



HAL
open science

Prise de décision en situation risquée ou ambiguë chez les primates : quels sont les mécanismes cognitifs, biais de jugement et calculs économiques impliqués ? : Étude comparative chez les singes, les grands singes et l'Homme

Amélie Romain

► **To cite this version:**

Amélie Romain. Prise de décision en situation risquée ou ambiguë chez les primates : quels sont les mécanismes cognitifs, biais de jugement et calculs économiques impliqués ? : Étude comparative chez les singes, les grands singes et l'Homme. Biologie animale. Université de Strasbourg, 2015. Français. NNT : 2015STRAJ014 . tel-01357479

HAL Id: tel-01357479

<https://theses.hal.science/tel-01357479>

Submitted on 29 Aug 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉCOLE DOCTORALE des Sciences de la Vie et de la Santé

IPHC, Département Écologie, Physiologie et Éthologie

THÈSE présentée par :

Amélie ROMAIN

soutenue le : 23 janvier 2015

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université de Strasbourg**

Discipline/ Spécialité : Sciences du Vivant – Écologie / Éthologie

Prise de décision en situation risquée ou ambiguë chez les primates :

quels sont les mécanismes cognitifs, biais de jugement et calculs
économiques impliqués ?

Étude comparative chez les singes, les grands singes et l'Homme

THÈSE dirigée par :

[Dr DUFOUR Valérie]

Chargée de recherche, Université de Strasbourg

RAPPORTEURS :

[Pr VERCAUTEREN Martine]

Professeur, Université Libre de Bruxelles

[Dr DECHAUME-MONCHARMONT François-Xavier]

Chargé de recherche, Université de Bourgogne

AUTRES MEMBRES DU JURY :

[Dr PETIT Odile]

Directrice de recherche, IPHC/Université de Strasbourg

[Pr BROIHANNE Marie-Hélène]

Professeur, EM Business School Strasbourg

[Pr WILLINGER Marc]

Professeur, Université de Montpellier

A Jean-Yves,

Remerciements

Au cours de cette thèse, j'ai eu la chance de faire de très belles rencontres, et qui m'ont apportées bien plus que ces quelques lignes pourront le dire. Néanmoins, je voudrais tout de même profiter de cette occasion de remercier tous ceux qui m'ont soutenue et entourée tout au long de cette thèse.

Je remercie chaleureusement les membres du jury, Pr. Martine Vercauteren, Dr. François-Xavier Dechaume-Moncharmont, Dr. Odile Petit, Pr. Marc Willinger et Pr. Marie-Hélène Broihanne, pour avoir accepté de prendre de lire et d'évaluer ce travail.

En premier lieu je souhaite vivement remercier ma directrice de thèse, Valérie Dufour, qui m'a donné l'opportunité de débiter ce projet. Je te remercie énormément de m'avoir fait confiance dès le master, et je te remercie surtout pour tout ce que j'ai appris à tes côtés. Merci pour ton enthousiasme, ta passion et ta curiosité du monde qui nous entoure et que tu sais si bien transmettre ! Ton soutien et ta disponibilité (même le dimanche ou à quelques milliers de kilomètres) m'ont été des plus précieux tout au long de cette thèse.

Un grand merci également à Marie-Hélène Broihanne, qui m'a fait découvrir avec enthousiasme (et patience) pour ce qui n'était pour moi qu'une inconnue : l'économie. Même si bien des choses me semblent encore obscures, je tiens à te remercier chaleureusement pour avoir commencé à éclairer ma lanterne et susciter mon envie d'en découvrir plus !

Le travail effectué au cours de cette thèse n'aurait pas été possible sans l'aide de nombreux collaborateurs, et j'ai eu la chance d'avoir toujours reçu un accueil chaleureux. Merci tout d'abord à François Criscuolo, responsable du DEPE, pour son accueil au sein du département. J'adresse également un très grand merci à Josep Call, pour m'avoir accueilli à l'Institut Max Planck, et malgré un emploi du temps toujours bien rempli, pour avoir pris le temps d'échanger avec moi, que ce soit pour partager quelques anecdotes palpitantes de nos chers cousins primates ou pour me donner des conseils forts avisés. Je tiens également à remercier Arianna de Marco, ainsi que sa famille, pour son accueil chaleureux, et pour veiller quotidiennement sur les macaques de Tonkéoan et les capucins bruns (entre autres !). Merci pour ce petit coin de paradis où l'expression *dolce vita* prend tout son sens ! Enfin, cette thèse n'aurait pas été la même sans un séjour au CIRMF, et je remercie Delphine Verrier, Barthélémy Ngoubangoye et Anaïs Herbert pour leur accueil au centre de primatologie du CIRMF. Je tiens également à remercier tous les animaliers des diverses institutions qui s'occupent au quotidien des primates avec lesquels j'ai eu la chance de pouvoir travailler.

J'en profite pour remercier Joanna Lignot, qui sait rendre la relecture d'un manuscrit drôle et agréable, grâce à ses commentaires humoristiques et ses conseils qui arrivent toujours à point nommé !

Merci à Elsa Bâtot, Claudia Wascher, Timothée Reichlin, Solène Loiseau, Anne-Cécile Dubois, Elizabeth Klenschi et Marine Riu, étudiants et stagiaires qui ont participé avec enthousiasme et sérieux à la récolte des données utilisées dans ce travail, cela a été un plaisir de travailler avec vous !

Je tenais à remercier également à Nicolas Claidière et à Giuseppe Attanasi, bien que de domaines plutôt différents, avec qui j'ai pu avoir des discussions passionnantes à propos de nombreuses questions scientifiques et les approches à adopter. Votre bienveillance, votre dynamisme et votre énergie sont un vrai plaisir lors de chacune de nos rencontres !

J'en profite également pour adresser un grand merci à Carole Dilger, Sarah Lux et Mylène Chaumette pour avoir préparé les chimpanzés et les gorilles à devenir addicts aux gâteaux. Un grand merci également à Guillaume et Peggy, pour m'avoir permis de suivre et de m'occuper les singes orphelins et pour m'avoir fait découvrir la faune gabonaise dans toute sa diversité. Et merci de m'offrir cette chance de poursuivre l'aventure au Congo ! Et bien sûr, sans oublier Julie et Noé, merci à vous tous pour ces bons moments passés au bout du monde !

De la même façon, merci à Shona, Kelly, James, Matthias, Franzie, Claudio, Christöph, que ce soit avec des discussions scientifiques enflammées sans fin ou par des sorties diverses et variées, vous avez contribué à faire de mon séjour à Leipzig une expérience formidable !

Pour revenir à Strasbourg, j'adresse un très grand merci à tous les membres du DEPE. En particulier, merci à vous Yan, Akiko, Thierry, JP, Sylvie, Yves, Caro et Yannick, dont les anecdotes diverses et variées (!) ont rendu les pauses déjeuner au soleil toujours agréables. Merci également à tous les (anciens et nouveaux) doctorants pour votre bonne humeur et les aventures partagées. « L'aventure » SERL tous ensemble a été une super expérience ! Emilio, Mathieu, Mathilde, Xavier, Fanny, Quentin, Robin, Audrey, Amandine, Valéria, bon courage à vous tous pour la suite de vos aventures ! Une grosse pensée pour toi Flo dans cette dernière ligne droite !

Et bien sûr, un immense merci à l'équipe d'étho, pour votre accueil chaleureux depuis plusieurs années déjà. Un merci tout particulier à Bernard, qui a ce talent de rendre passionnant n'importe quelle anecdote, mais surtout pour tes précieux conseils et tes encouragements tout au long de cette thèse. Un grand merci à toi Odile, pour ton dynamisme, tes conseils et ta réactivité ! Merci à Pierre, Christophe et Cristian pour leur bonne humeur quotidienne (et qui sait, peut-être que d'ici quelques années la machinette et les virgulettes auront leur place dans le dictionnaire !). Merci à toi ma belette pour ton amitié, et qui sait transformer n'importe quel banal trajet en voiture en un super moment ! Merci beaucoup Mathilde pour ton aide précieuse dans cette dernière ligne droite, et merci aussi pour ces

chouettes soirées ! Un grand merci bien sûr à Palmyre, ma collègue de bureau mais pas seulement, pour tous nos échanges, pour tes bijoux toujours plus jolis les uns que les autres, mais surtout pour ton immense soutien dans les moments difficiles ! Merci à Tommy, qui a su se faire sa place dans notre bureau, c'était un plaisir de t'avoir avec nous ! Enfin, je tiens à remercier particulièrement Léa, pour ton soutien indéfectible et à tout moment, pour ta capacité à me fait rire quel que soit le contexte. Je te remercie énormément pour tous ces très bons moments !

J'adresse également un très grand merci à Antoine et Sophie, pour leur soutien et leurs petites attentions dans cette dernière ligne droite, et surtout pour tous ces bons moments partagés au gré de ces trois dernières années ! Sans oublier Anne-Math et Romain, qui poursuivent leurs aventures aux quatre coins du globe mais qui restent toujours présents !

Parce qu'une thèse ce n'est pas seulement la vie au labo, j'en profite pour dire un très grand merci à Nora. Merci pour tes encouragements quand cela était nécessaire, et pour les moments de détente le reste du temps. Un immense merci également à Olivia, sans qui mes vacances durant cette thèse auraient eues moins de saveur ! Mais surtout merci pour tes petites anecdotes qui me font toujours rire et ton côté Mercurochrome ! Quel que soit la distance ou le décalage horaire, vous êtes toujours là et vous assurez ! Merci également à Anaïs & Thibaut, près ou loin mais toujours présents, d'avoir toujours continué à suivre mes péripéties ici et là....

Enfin, un immense merci à Gwen, pour ta présence et ton soutien sans faille au quotidien et tout particulièrement pour ta patience inépuisable dans cette dernière ligne droite ! Et nous voici déjà en route pour de nouvelles aventures !

Je souhaite également remercier toute ma famille, pour leur soutien et leurs encouragements, tout au long de ces quatre années, pour m'avoir écoutée parler de singes encore et encore, de Mikados et de voyages ...

Je remercie également tous les participants, enfants, parents, adultes, sans oublier capucins, macaques, gorilles, orangs-outans, chimpanzés et bonobos, sans qui ce travail n'aurait pu voir le jour. Chacun à votre façon, vous avez changé mon quotidien !

Enfin, ces remerciements seraient incomplets sans une immense pensée pour Jean-Yves, qui a su me faire partager sa passion du monde vivant, et qui a cru en moi dès le début... Je me suis tellement enrichie à tes côtés, merci pour tout ce que tu m'as apporté.

Cette thèse a été l'occasion de nombreuses rencontres remarquables et d'expériences enrichissantes, merci à vous d'y avoir contribué et j'espère sincèrement que nos routes se croiseront encore à l'avenir.

Publications

Publiées ou soumises

Steelandt S, Broihanne M-H, **Romain A**, Thierry B, Dufour V (2013) *Decision-Making under Risk of Loss in Children*. PLoS ONE 8(1): e52316. doi:10.1371/journal.pone.0052316

Romain A., Broihanne MH., Call J., Thierry B., Wascher C.A.F., De Marco A., Verrier D., Dufour V. (submitted) *Do primates dislike risk or loss? An answer from experimental economics*.

En préparation

Romain A., Broihanne MH., Call J. De Marco A., Ngoubangoye B., Dufour V. (in prep) *Analytic reasoning sustains decision making under risk and ambiguity in great apes and monkeys*.

Romain A., Broihanne MH., Dufour V. (in prep) *Framing effect in decision-making under risk in children*.

Romain A., Broihanne MH., Dufour V. (in prep) *How do children choose according to different level of ambiguity?*

Romain A., Broihanne MH., Dufour V. (in prep) *Some insights on human gambling behavior: validation of the exchange task*.

Communications concernant les travaux de thèse

Romain A. Broihanne MH., Thierry B., Call J., Dufour V. (2013) *Do apes and monkeys like risk? Attraction for gains drives gambling behaviour.* Oral communication. 33rd International Ethological Conference (IEC), Newcastle, UK. 4-8 August 2013.

Romain A. Broihanne MH., Thierry B., Call J., Dufour V. (2013) *Do apes and monkeys like risk? Attraction for gains drives gambling behaviour.* Poster. 9^{èmes} journées « Ecology & Behaviour », Strasbourg, France. 22-26 avril 2013.

Romain A., Broihanne MH., Thierry B., Call J., Dufour V. (2012) *Risky choices in a food-gambling task in primates.* Oral communication. VIth European Conference on Behavioural Biology. Essen, Germany. 17-19 July 2012.

Romain A., Dufour V. (2012) *The evolutionary origins of economics: Comparative study of cognitive calculations and biases involved in decision making in primates.* Oral communication. Social Structure Summer School . Göttingen, Germany. 03-07 September 2012.

Romain A. Broihanne MH., Thierry B., Call J., Dufour V. (2011) *Prise de risque et échange chez des primates non humains.* Poster. 41^{ème} colloque SFECA. Tour, France. 17-19 mai 2011.

Table des matières

Remerciements	iii
Publications	vi
Communications des travaux de thèse	vii
Table des matières	viii

Chapitre 1 - Introduction générale

1

1. Qu'est-ce que le risque ?

4

1.1. Le risque en écologie comportementale	4
1.1.1. <i>Chez l'animal : notion de survie et variance</i>	4
1.1.2. <i>Valeur adaptative et aspects cognitifs</i>	5
1.2. Significations du risque chez l'Homme	8
1.2.1. <i>Notions de danger</i>	8
1.2.2. <i>Notions de choix et de probabilités</i>	9
1.2.3. <i>Situations risquées et autres cas d'incertitude</i>	10

2. Choix en situation risquée – une approche économique

11

2.1. Théorie de l'espérance d'utilité (Expected Utility Theory)	13
2.2. Théorie des perspectives (Cumulative Prospect Theory)	18
2.3. Biais, erreurs de jugements et heuristiques	20
2.3.1. <i>L'aversion aux pertes (Loss aversion)</i>	20
2.3.2. <i>L'effet de présentation (Framing effect)</i>	21
2.3.3. <i>Effet de dotation (Endowment effect)</i>	22
2.3.4. <i>Heuristique de représentativité</i>	23
2.4. Neuroéconomie	24

3. Intérêts et challenges des études comparatives chez les primates

27

3.1. Biologie et économie : un mariage heureux ?	27
3.2. Comparaisons ontogénique et phylogénétique	28
3.2.1. <i>Approche ontogénique : prise de décision chez les enfants</i>	28
3.2.2. <i>Approche phylogénétique : prise de décision chez les primates non humains</i>	30
3.3. Risque et ambiguïté : études expérimentales	33
3.3.1. <i>Études portant sur la prise de décision chez les adultes et les enfants</i>	33
3.3.2. <i>Études réalisées chez les primates non humains</i>	39

4. Objectif de la thèse

47

Chapitre 2 – Méthodes générales	49
1. Espèces et groupes étudiés	50
1.1. Primates non humains	50
1.1.1. <i>Capucins bruns</i>	50
1.1.2. <i>Macaques de Tonkéoan</i>	50
1.1.3. <i>Orangs-outans</i>	51
1.1.4. <i>Gorilles</i>	51
1.1.5. <i>Chimpanzés</i>	52
1.1.6. <i>Bonobos</i>	52
1.2. Primates humains	55
1.2.1. <i>Enfants</i>	55
1.2.2. <i>Adultes</i>	55
2. Procédures de tests et études réalisées	55
2.1 Procédure expérimentale	55
2.2. Entraînement à l'échange chez les primates non humains	58
2.2.1. <i>Isolement des individus</i>	58
2.2.2. <i>Phase 1 : échange qualitatif</i>	59
2.2.3. <i>Phase 2 : échange quantitatif</i>	60
2.2.4. <i>Familiarisation avec le dispositif expérimental</i>	61
2.3. Déroulement d'une séance chez les enfants et les adultes	61
2.3.1. <i>Recrutement et matériel utilisé</i>	62
2.3.2. <i>Procédure de test</i>	62
3. Collecte et analyse des données	63
Chapitre 3 – Prise de décision en situation risquée	64
Article 1 – La prise de décision en situation risquée chez les singes et grands singes	65
Article 2 – Perception d'une situation risquée et stratégies utilisées par les enfants	94
Article 3 – Validation d'un protocole non monétaire chez les adultes	116
Chapitre 4 – Prise de décision en situation d'incertitude	133
Article 4 – Prise de décision en situation incertaine chez les primates non humains	134
Article 5 – Réponse à l'ambiguïté chez les enfants	160
Chapitre 5 – Discussion générale	176

1. Mécanismes de la prise de décision	177
1.1. Facteurs cognitifs	177
1.2. Mémoire et probabilités	180
1.3. Risque et ambiguïté	181
2. Erreurs de jugement et heuristiques	183
2.1. Effet de présentation	184
2.2. Aversion au risque	188
2.3. Aversion aux pertes	189
2.4. Distorsion des probabilités	190
2.5. Autres biais cognitifs	191
3. Approches complémentaires	193
3.1. Tempérament et émotions	193
3.2. Espèce ou individu ?	195
3.3. Effet social	196
4. Conclusions & perspectives	197
Références bibliographiques	202
Annexe	230
<i>Article 6 : Decision-making under risk of loss in children.</i>	230
<i>Curriculum vitae</i>	241

Chapitre 1

Introduction générale

« *Nothing in biology makes sense except in the light of evolution.* » T. Dobzhansky

De tout temps, l'observation des êtres vivants dans la nature a constitué pour l'homme une source de curiosité. Notre vision des êtres vivants s'est fortement modifiée au cours des siècles jusqu'à l'émergence de la théorie de l'**évolution** et de **sélection naturelle** des espèces, par Charles Darwin en 1859. Bien qu'en premier lieu formulé par Lamarck (1744-1829) dans sa théorie du transformisme, Darwin a su mettre en évidence, dans son célèbre ouvrage « *L'origine des espèces* » (Darwin, 1859) le fait que les espèces n'ont pas été créées indépendamment les unes des autres et que les organismes vivants ne sont pas immuables. Au contraire, ils partagent tous un ancêtre commun, et n'ont cessé de se transformer et de se différencier au cours de millions d'années. La diversité et la complexité des comportements observés n'ont cessé d'étonner et de fasciner les biologistes, donnant ainsi naissance à plusieurs disciplines consacrées à l'étude des comportements, à savoir l'éthologie, l'écologie comportementale, et dans une certaine mesure la psychologie.

Prenons l'exemple du comportement d'une femelle chimpanzé, affamée, qui se trouve à proximité d'une termitière. Elle se saisit d'une longue brindille, s'approche de la termitière, et lorsqu'elle découvre un tunnel elle y insère la brindille. Quelques instants plus tard, elle extrait la brindille, à laquelle une douzaine de termites se sont accrochées. Elle consomme sa cueillette et réitère le processus plusieurs fois, ce qui aura pour conséquence d'épuiser – dans un avenir plus ou moins immédiat – le nombre de termites disponibles qui cherchaient à défendre leur nid. A quel moment doit-elle quitter ce tunnel pour en chercher un autre ? Est-il plus efficace de chercher directement une nouvelle termitière ? Parmi les divers choix possibles, comment choisir celui qui se révélera le plus optimal ? Quels sont les processus cognitifs impliqués dans cette décision ?

Ce type d'observation soulève de nombreuses questions pour tout scientifique intéressé par les processus de prise de décision chez les humains et les animaux non-humains. D'après Tinbergen, un des pères fondateurs de l'éthologie, un comportement peut être étudié selon quatre niveaux de causalité (Tinbergen, 1963). En premier lieu, la question concerne la **causalité immédiate** : quels sont les facteurs qui déclenchent le comportement observé ? Il s'agit ici de mécanismes physiologiques ou stimuli externes. Le second niveau concerne l'**ontogenèse** de ce comportement. Dans l'exemple ci-dessus, à quel moment de son existence

cette femelle chimpanzé a-t-elle appris à « pêcher » des termites ? Ensuite, vient la question de la valeur adaptative : quel est la **fonction** ultime de ce comportement ? Enfin, quelle est la **phylogénèse** de ce comportement ? En d'autres termes, à quel moment au cours de l'histoire évolutive des espèces ce comportement est-il apparu ?

Pour en revenir à l'exemple de la pêche aux termites, les biologistes évolutionnistes s'intéresseront plutôt à la raison pour laquelle les décisions comportementales existent d'un point de vue fonctionnel. Par exemple, quel est l'avantage de quitter la termitière maintenant plutôt que dix minutes plus tard ? Les psychologues se concentreront surtout sur les mécanismes cognitifs impliqués dans la prise de décision. Par exemple, quelle information le chimpanzé peut-il/elle utiliser pour décider quand partir, et comment peut-elle acquérir cette information ? Pendant longtemps, ces questions ont été étudiées de façon séparée par des biologistes et des psychologues, pour la plupart réticents à franchir les frontières disciplinaires (Stevens, 2008). Pourtant, depuis plusieurs années nous assistons à une émergence d'approches interdisciplinaires pour étudier ces questions, avec pour objectif commun d'intégrer la fonction du comportement observé mais également son origine évolutive, ce qui peut être étudié grâce à des comparaisons interspécifiques. C'est particulièrement le cas en ce qui concerne la prise de décision, où les biologistes et les psychologues ont adopté des concepts empruntés aux économistes, notamment lorsqu'ils cherchent à modéliser les choix observés (Danchin *et al.*, 2005).

Dans cette introduction, nous rappellerons dans un premier temps les contextes dans lesquels les individus peuvent réaliser leur choix : situation risquée ou situation ambiguë. Ensuite, nous exposerons les mécanismes cognitifs connus pour être impliqués dans la prise de décision ainsi que les méthodes appliquées en biologie et en économie. Enfin, nous expliquerons en quoi l'étude de la prise de décision chez les primates humains et non humains peut bénéficier aux deux disciplines. En effet, pour les biologistes, les théories économiques, ainsi que les avancées récentes en économie expérimentale, peuvent se révéler des outils précieux pour mesurer et décrire les choix des individus. Les économistes quant à eux peuvent affiner leur compréhension des comportements observés chez l'Homme en les interprétant d'un point de vue évolutif.

1. Qu'est-ce que le risque ?

Le terme de « risque » est familier à chacun. Il s'agit d'un terme couramment employé, et lorsque l'on parle de risque (ou que l'on entend parler de risque), chacun a une - voire plusieurs - idées quant à sa signification. Ce terme peut effectivement être associé à plusieurs définitions et peut être utilisé pour illustrer des notions qui peuvent être très distinctes (Egan *et al.*, 2011). Ainsi, pour éviter toute source d'incompréhension ou d'interprétations erronées, en préambule de ce travail, nous nous attèlerons à définir les différentes significations du mot risque en fonction du contexte dans lequel il est employé.

1.1. Le risque en écologie comportementale

1.1.1. Chez l'animal : notion de survie et variance

Chez l'animal, la notion de risque est souvent associée à la notion de risque de prédation, impliquant *in fine* un objectif de survie. Le risque de prédation se traduit par un coût de vigilance vis-à-vis des prédateurs dont un excès peut également mener à la mort de l'individu. Le temps consacré à la vigilance réduit le temps consacré à la recherche alimentaire. L'individu, pour survivre, doit donc chercher au maximum à réduire ce coût. La notion de risque s'applique également dans le domaine alimentaire. Selon la théorie de l'approvisionnement optimal (*Optimal Foraging Theory*), un individu doit chercher à maximiser son taux net de gains énergétiques en augmentant le rapport bénéfices / coûts (Charnov, 1976; MacArthur & Pianka, 1966). Par exemple, la décision de quitter un patch de nourriture pour en trouver un autre (potentiellement plus intéressant) va résulter d'un compromis entre les bénéfices et les coûts associés à l'issue de chaque option (Cuthill & Houston, 1997).

Une même stratégie ne sera pas toujours la plus bénéfique pour l'individu et son efficacité dépend en grande partie du budget énergétique initial de l'animal. Prenons l'exemple d'un oiseau se nourrissant majoritairement d'insectes. Deux types d'habitats se trouvent dans son aire de recherche alimentaire. Dans l'un des habitats, le nombre d'insectes (x) est constant. Dans le second en revanche, le nombre d'insectes est variable, et l'oiseau peut y trouver, de manière équiprobable mais imprévisible, soit $2x$ insectes, soit aucun insecte. Le nombre espéré d'insectes est donc identique entre les deux habitats (x insectes). Cependant, l'un des

habitats offre une option constante tandis que l'autre offre une option variable. Cette variance peut affecter l'aptitude phénotypique de l'animal (Caraco *et al.*, 1980). En effet, si l'oiseau a besoin d'une quantité x d'insectes pour survivre, alors il devrait choisir préférentiellement le premier type d'habitat. Par contre, si ses besoins énergétiques augmentent (par exemple en saison de reproduction) et qu'il a besoin cette fois de consommer deux fois plus d'insectes pour survivre, alors il devrait choisir préférentiellement le second type d'habitat (en effet, le 1^{er} habitat le conduit à une mort certaine tandis que le 2^{ème} lui offre 50% de chances de survie). Dans cet exemple, le choix de l'individu est directement lié à son budget énergétique et le mot « risque » est synonyme de « variabilité » (Caraco & Pulliam, 1984; Caraco, 1981a; Stephens, 1981). Lorsque l'animal se trouve en budget énergétique négatif, il est avantageux pour lui d'être enclin au risque (« risk-prone » ou « riscophile »). Lorsque l'animal se trouve en budget énergétique positif, il devrait cette fois se montrer averse au risque (« risk-averse » ou « riscophobe »). Cette prédiction est supportée par plusieurs études chez différentes espèces d'oiseaux et de mammifères (pour une revue complète, voir (Kacelnik & Bateson, 1996). Dans ces travaux, les sujets étaient généralement en partie privés de nourriture avant l'expérience (les individus ne sont par exemple nourris qu'à 80% de leur besoins énergétiques) et leurs réponses sont comparées à celles obtenues dans une même expérience mais sans réduction énergétique. Les préférences des sujets sont évaluées entre deux options : l'une constante (par exemple 3 grains de raisin) et l'autre variable (par exemple soit 6 grains de raisin, soit 0). Chacune des options donne le même gain total sur la séquence (c'est-à-dire que le choix constant de l'une ou l'autre option mènera, par exemple, à 24 grains de raisins) (Bateson, 2002; Brunner *et al.*, 1992; Caraco & Lima, 1985; Kacelnik & Bateson, 1996). Chez toutes les espèces étudiées, la majorité des individus étaient averses au risque lorsqu'ils étaient en budget énergétique positif mais préféraient l'option variable (et étaient donc riscophiles) lorsqu'ils se trouvaient en budget énergétique négatif (Kacelnik & Bateson, 1996). En biologie, la méthode la plus fréquemment utilisée pour proposer un contexte risqué est donc de le traduire en un choix entre deux options de variance différente

1.1.2. Valeur adaptative et aspects cognitifs

Lorsque l'individu est en budget énergétique positif, une attitude d'aversion au risque semble donc bénéfique pour maximiser la survie et le succès reproducteur (*fitness*) de l'individu, et

ce trait de comportement peut être considéré comme une adaptation évolutive (Hintze *et al.*, 2013; Kacelnik & Bateson, 1996). Plusieurs mécanismes pourraient alors être mis en œuvre pour aboutir à cette réponse comportementale. Krebs & Davies (1997) ont émis l'hypothèse que, plutôt que des mécanismes complexes et coûteux (dépense énergétique au moment de la décision et coût antérieur lié à la durée du développement ontogénique, i.e. comme ceux que pourraient engendrer des mécanismes cognitifs complexes par exemple), des mécanismes simples, rapides à mettre en œuvre et globalement efficaces (par exemple des déterminants d'ordre physiologique) pourraient sous-tendre ces choix (Krebs & Davies, 1997). Ces mécanismes pourraient être ceux mis en œuvre par exemple lorsque les individus doivent faire un choix entre deux options ayant des variances différentes, puisque la plupart des espèces testées avec ce paradigme expriment une réponse similaire, en préférant l'option sûre (non variable) à l'option risquée (variable).

Cependant, ces mécanismes simples présenteraient également un coût, car ils ne permettent pas forcément une flexibilité des réponses comportementales en fonction du contexte dans lequel la décision est prise. Même si l'aversion au risque peut se révéler une stratégie adéquate pour éviter les prédateurs, elle peut, si elle est trop prononcée, se révéler inadéquate pour rechercher de la nourriture dans un nouvel environnement (Lima, 2009; Vehanen, 2003). D'autres mécanismes interviennent donc très probablement dans la prise de décision pour permettre un minimum de flexibilité comportementale.

La création et le maintien de relations sociales avec les congénères chez les espèces sociales est un autre contexte dans lequel la flexibilité comportementale est de mise (Parker & Gibson, 1979; Michael Tomasello, 2000). Chez les primates, notamment, cette complexification des interactions sociales pourrait avoir sous-tendue l'évolution de capacités cognitives élaborées (la capacité de faire des choix comportementaux flexibles, basés sur des informations précédemment acquises et mentalement représentées) (de Waal *et al.*, 2002; Dunbar, 1995). Les primates possèdent la plus longue période de maturation cognitive chez les mammifères (Richard, 1985). Au cours de l'ontogénèse, l'individu développe des compétences variées telles que la compréhension des propriétés physiques des objets, des quantités, des capacités de catégorisation abstraite d'objet, de coopération, de compétition, de communication et d'apprentissage social (pour une synthèse voir (Byrne & Bates, 2010; Call & Tomasello, 1997; Seed & Tomasello, 2010). Ces compétences pourront être mises en jeu plus tard dans

différents types de situations, que ce soit dans des contextes de recherche alimentaire, d'évitement de prédateurs ou sociaux. En effet, vivre dans une société présentant une structure sociale complexe implique des décisions et des choix en situation imprévisible (ou peu prévisible) fréquents. Par exemple, lors d'un conflit, il est fréquent qu'un individu apporte son soutien à l'un des protagonistes. Si, grâce à cet appui, l'issue du conflit est favorable pour le protagoniste soutenu, et si ceci mène à un changement de statut de dominance, l'individu pourra éventuellement accéder à un rang hiérarchique plus élevé et ainsi avoir un meilleur accès aux ressources ou aux femelles. Au contraire, si l'issue du conflit est défavorable, cela peut s'avérer couteux pour les deux individus. Ou encore, lorsqu'un individu trouve une ressource, il peut choisir de la partager avec un congénère (avec un retour possible, mais incertain) ou de la monopoliser (dans les deux cas, le coût associé à chaque décision peut être une perte de l'aliment convoité et une mise à mal de la relation entre les deux individus).

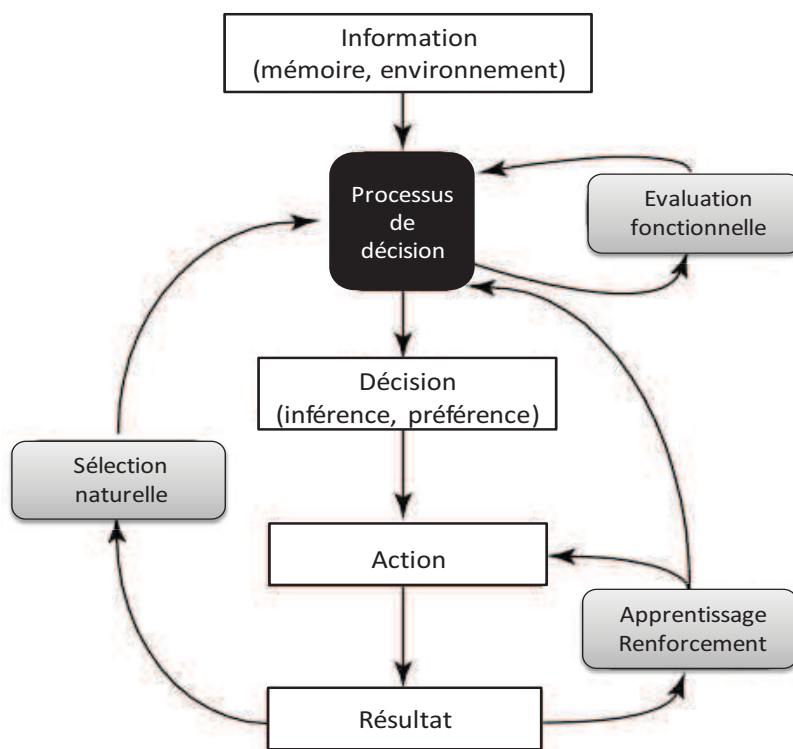


Figure 1. Mécanisme schématique de la prise de décision. D'après Stevens, 2008.

Autrement dit, la diversité des contextes auxquels les individus, et tout spécialement les individus sociaux, sont exposés nécessite probablement une évaluation des options en présence et des coûts/bénéfices associés. Pourtant, les mécanismes sous-jacents de cette évaluation coûts/bénéfices, qu'ils soient cognitifs ou non, restent encore mal connus. Le

processus de prise de décision débute avec la réception d'une information (i.e. stimuli interne ou externe) qui peut mener à une action et se traduire par des modifications observables au niveau comportemental (Figure 1). Ce processus peut être influencé par différents mécanismes par la sélection naturelle, l'apprentissage par renforcement (positif ou négatif), et l'évaluation fonctionnelle (de la réponse comportementale), en fournissant une rétroaction sur les résultats réalisés ou possibles. Ceci peut donc mener à un apprentissage de stratégies diverses (Stevens, 2008).

De plus, au vu de l'enjeu de survie associé à la prise de décision en contexte risqué (qu'il s'agisse d'un risque de prédation ou d'un risque alimentaire) il est fort probable que l'émergence des diverses stratégies utilisées, qui peuvent être plus ou moins complexes, puisse être visible et retracées au niveau des espèces et de leur évolution respective.

1.2. Significations du risque chez l'Homme

1.2.1. Notions de danger

Dans le langage courant, le risque est souvent synonyme de danger ou d'inconvénient. La notion de risque est associée à une issue négative, qui peut aller du simple désagrément (par exemple un risque de pluie) à une catastrophe (un risque de tempête). Le terme « risque » représente parfois un événement aléatoire, parfois la probabilité de cet événement. Par exemple, lorsque l'on parle de risque d'inondation, on parle d'un événement aléatoire. En effet, l'inondation peut se produire ou ne pas se produire. On en revient à la notion de danger. Mais lorsqu'on dit d'une maison située sur une colline qu'elle présente un risque d'inondation plus faible qu'une maison située au bord d'une rivière, il s'agit ici de la probabilité de réalisation de l'événement. En économie, les assureurs cherchent à modéliser ce type d'événement afin de définir une valeur de prime de risque, qui pourra par exemple être intégrée dans un contrat d'assurance (Arrow, 1971; Mossin, 1968) ; pour une synthèse voir (Ditzler, 2005).

Le risque peut être directement lié au comportement d'un individu. Par exemple, certains individus sont plus prompts à prendre des risques que d'autres (pratique de sports extrêmes, etc.). Cette fois, c'est dans le domaine de la psychologie que la plupart des études ont été réalisées (Hogarth, 1987; Lopes, 1987; Slovic, 1972). Il s'agit de risques qui peuvent avoir des conséquences négatives, qu'elles soient d'ordre physique ou psychique. La fréquence et

l'intensité des comportements à risque sont variables au cours de la vie d'un individu, avec notamment une recrudescence des conduites à risque au cours de l'adolescence (Dir *et al.*, 2014; Maslowsky *et al.*, 2011). L'attitude face au risque d'un individu peut alors être déduite en fonction de la fréquence et l'intensité des comportements à risque qui sont observés.

Enfin, il est important de noter que dans le langage courant, lorsque l'on veut parler d'une éventualité positive, on emploie le mot « chance ». Par exemple, on parle de « risque d'échec » mais de « chances de succès » (Cayatte, 2009). Il s'agit ici d'une différence clé avec la terminologie utilisée en économie : le mot « risque » est employé même lorsque toutes les conséquences possibles d'un choix sont positives.

1.2.2. Notions de choix et de probabilités

Prendre son parapluie ou se dire qu'il ne pleuvra pas, hésiter entre l'itinéraire le plus court en kilomètres ou en minutes, louer ou acheter une maison... Bien qu'ils n'aient pas tous les mêmes conséquences en termes de valeur ou de bien-être, les choix sont omniprésents dans notre quotidien, ce qui nous amène à prendre très régulièrement des décisions. La prise de décision est un processus cognitif complexe permettant de choisir une option parmi plusieurs (Byrnes, 2002). En économie, le risque n'est pas lié à une issue négative ou positive de l'action, mais à la variance des probabilités associées aux issues possibles. Lorsque les probabilités associées à chacune de ces options sont connues (par exemple 1 chance sur 4 d'obtenir l'option A et 3 chances sur 4 d'obtenir l'option B), il s'agit d'une situation risquée (Knight, 1921).

Depuis le début du XX^{ème} siècle, de nombreux économistes se sont intéressés au comportement individuel en situation risquée. Sur quels éléments l'individu se base-t-il pour effectuer son choix ? Plusieurs théories, qui seront détaillées dans le paragraphe suivant, ont été proposées pour modéliser et analyser ces comportements (Kahneman & Tversky, 1979; Tversky & Kahneman, 1992; Von Neumann & Morgenstern, 1944). Dans ces théories, les choix élémentaires sont généralement proposés sous forme de loterie, ce qui permet de représenter différentes situations économiques (par exemple des investissements monétaires) et de faire varier les probabilités (entre 0 et 1) associées à chaque option. Grâce

à ces modèles, les économistes ont cherché à décrire (voire prédire) les attitudes des individus en situation risquée.

Cependant, un être humain n'est pas un organisme statique et tout individu évolue au cours de sa vie. Par exemple, il développe progressivement son potentiel cognitif au cours de l'enfance et acquiert de l'expérience à partir des situations rencontrées en grandissant (et en vieillissant). Ces éléments peuvent expliquer que les comportements d'un individu en situation risquée soient variables en fonction de l'âge (Paulsen *et al.*, 2012). De la même façon, un choix impliquant un risque physique ne sera pas forcément perçu de la même façon qu'un choix entre deux loteries. En effet, que ce soit chez les enfants ou les adultes, les résultats des individus peuvent être stables et comparables au sein d'un domaine spécifique, mais les comportements observés entre plusieurs situations différentes ne sont pas forcément corrélés (Egan *et al.*, 2011; Morrongiello *et al.*, 2009). Il faut donc rester prudent dans les conclusions et limiter les généralisations ou des prédictions inter-domaines, qui pourraient se révéler incorrectes.

1.2.3. Situations risquées et autres cas d'incertitude

Lorsque les individus doivent faire un choix, ils ne connaissent pas forcément les issues possibles de ce choix, et donc ne se trouvent pas toujours en situation risquée. Dès 1921, Knight a ainsi défini deux types de situations : celles où les probabilités sont connues, et où il s'agit donc d'une situation risquée, et les autres cas, où les probabilités ne sont pas connues et où la situation est donc décrite comme incertaine. Cette distinction entre les deux types de situations perdure encore aujourd'hui en économie. Depuis, la notion d'ambiguïté a été introduite par Ellsberg en 1961 (Ellsberg, 1961). Dans le jeu proposé par Ellsberg (détaillé au paragraphe 2.1), les individus connaissent la probabilité maximale et la probabilité minimale qu'un événement survienne, mais ne connaissent pas les probabilités exactes de toutes ou d'une partie des options. Une illustration d'un choix en ambiguïté est, par exemple, le cas d'un individu qui sait qu'il a entre 3 et 6 chances d'obtenir une boule rouge parmi les 10 boules contenues dans l'urne. Tout comme le terme « risque », le terme « ambiguïté » peut avoir des définitions relativement différentes. Par exemple, au sein même des études en économie et en psychologie de la décision, Camerer & Weber ont recensé déjà plus de 5 interprétations

différentes (Camerer & Weber, 1992). Nous ne détaillerons pas toutes les définitions ici (voir (Cabantous & Hilton, 1999) pour un recensement des concepts). Cependant, comme précisé en préambule, pour éviter tout quiproquo ou mauvaise interprétation, lorsque d'autres études portant sur l'ambiguïté seront discutées, la définition utilisée par les auteurs sera également énoncée. Au cours de ce travail, nous n'aborderons pas les choix en situation certaine, mais uniquement ceux en situation risquée ou ambiguë. Nous nous baserons donc sur les distinctions suivantes : en situation *risquée*, les probabilités associées à chaque option sont connues ; en situation *ambiguë*, la probabilité maximale et la probabilité minimale qu'un événement survienne sont connues, mais pas sa probabilité exacte ; en situation *incertaine* : les probabilités associées aux options ne sont pas connues.

Pour terminer cette première partie concernant la terminologie du terme « risque », il apparaît que les attitudes des individus face au risque et les stratégies employés sont des questions qui intéressent aussi bien les biologistes que les économistes depuis plusieurs années. Cependant, les conséquences du risque en biologie et en économie ne sont pas les mêmes. En biologie, le risque peut être synonyme de perte total (en cas de prédation par exemple), tandis qu'en économie le risque n'est pas associé à une notion de survie. La seconde distinction importante concerne l'univers dans lequel les choix sont réalisés : les animaux ne perçoivent pas forcément leur environnement comme un univers probabilisable, contrairement aux économistes se trouvent en univers probabilisable (où le risque se mesure comme étant la variance des résultats possibles). Ces deux approches diffèrent en terme de mécanismes impliqués dans la décision (et notamment pour les mécanismes cognitifs), puisque en économie, les sujets sont sensés connaître les probabilités associés à chaque option dans un choix risqué, ce qui n'est pas nécessairement le cas en biologie.

2. Choix en situation risquée – une approche économique

Comme présenté ci-dessus, les économistes considèrent qu'une situation est risquée lorsque les probabilités associées à chaque événement possible sont connues. Si l'on raisonne de manière mathématique, en situation risquée, l'individu devrait faire son choix en fonction de l'espérance mathématique (box 1).

Cependant, dès 1713, l'exemple du **Paradoxe de Saint Pétersbourg** nous indique que les choix ne sont pas uniquement faits en fonction de l'espérance mathématique. Dans la réalité, même si un jeu présente une espérance mathématique de gain infini, un individu ne sera prêt à payer qu'une faible somme d'argent pour participer. Le paradoxe de Saint Pétersbourg peut être illustré avec l'exemple du jeu de pile ou face. L'individu doit lancer en l'air une pièce de monnaie autant de fois qu'il le faut jusqu'à ce qu'elle tombe une première fois sur face. L'individu reçoit un gain de 2 (gain en euros par exemple) si « pile » tombe au premier essai, 4 s'il tombe au deuxième, 8 au troisième, et ainsi de suite. Le gain obtenu est donc de 2^n pour le n ième essai. Bien que ce jeu ait une utilité (probabilité de gain) infinie, il ne viendrait pourtant à l'idée de personne de miser une somme infinie – ou même simplement considérable – pour y participer.

Box.1. Espérance mathématique

Elle est définie par les gains possibles x_i et leur probabilité d'apparition p_i :

$$E = \sum p_i x_i$$

L'espérance mathématique de gain est donc la moyenne pondérée des x_i au moyen de leurs probabilités respectives.

Si un individu se base uniquement sur l'espérance mathématique, face à une situation aléatoire, la meilleure stratégie est celle dont l'espérance mathématique de gain est maximale.

Pour expliquer cette réponse, Daniel Bernoulli (1738) a proposé une solution nouvelle : l'existence d'une évaluation subjective des gains monétaires. Selon Bernoulli, « la détermination de la valeur d'un item doit reposer non pas sur son prix, mais plutôt sur l'utilité qu'il rapporte » (Bernoulli, 1738, 1954). Ainsi apparaît la notion d'utilité pour l'individu, il s'agit de la satisfaction (ou du bien-être) de l'individu liée à la récompense obtenue. Mathématiquement, l'utilité peut être représentée sous forme de fonction, dont la forme est croissante, concave (non linéaire), ce qui permet ainsi de la décroissance de l'utilité marginale. La décroissance de l'utilité marginale correspond au fait que la satisfaction procurée par un gain reçue est moins forte lorsqu'un individu reçoit ce gain pour la n ième fois que lorsqu'il reçoit ce gain pour la première fois (c'est par exemple le cas si le premier carré mangé d'une tablette de chocolat apporte un bien-être plus intense que le dixième carré de chocolat mangé). Bernoulli propose d'incorporer l'utilité dans l'analyse de la prise de décision en situation risquée, afin de mieux comprendre pourquoi les individus choisissent une option plutôt qu'une autre.

2.1. Théorie de l'espérance d'utilité (Expected Utility Theory)

Il faudra néanmoins attendre deux siècles et la *théorie de l'espérance d'utilité* (Expected Utility Theory) décrite par Von Neumann et Morgenstern (Von Neumann & Morgenstern, 1944) avant que cette utilité puisse être mesurée. La théorie de l'espérance d'utilité (EU) est construite sur un raisonnement mathématique et se base sur un certain nombre d'axiomes qui permettent de représenter les préférences des individus sur un ensemble de loteries par l'espérance d'utilité associée à chaque loterie. Il s'agit des axiomes suivants (d'après Broihane *et al.*, 2004) :

- *Axiome de préférence ou de comparabilité* : l'individu est toujours capable de classer toutes paires de loteries. Par exemple, entre une loterie A et une loterie B, il doit être capable d'affirmer s'il préfère l'une à l'autre ou s'il est indifférent aux deux.
- *Axiome de transitivité ou de cohérence* : si la loterie A est préférée à la loterie B et si la loterie B est préférée à la loterie C, alors la loterie A sera préférée à la loterie C.
- *Axiome de non saturation ou de dominance* : l'individu peut toujours augmenter sa satisfaction.
- *Axiome de continuité* : l'ordre de préférence de l'individu n'est pas perturbé par un changement mineur de probabilités d'occurrence des différentes loteries.
- *Axiome d'indépendance* : ajouter - ou remplacer - une conséquence commune à deux loteries ne doit pas changer l'ordre de préférence entre ces deux loteries. En d'autres termes, si deux loteries sont mélangées avec une troisième, les préférences de l'individu ne sont pas perturbées par la nature de la troisième loterie.

Un individu confronté à un choix risqué devrait donc toujours choisir l'alternative qui lui permet de maximiser son espérance d'utilité. L'utilité d'une option risquée est définie par l'espérance d'utilité de ses issues, obtenue en multipliant la valeur de chaque conséquence possible par sa probabilité d'occurrence. En d'autres termes, un choix est défini par la désirabilité d'un objectif et par le degré d'accessibilité de ce dernier. La fonction d'utilité permet de traduire la valeur subjective que l'individu associe aux différents résultats potentiels.

Telle que formulée par Von Neumann et Morgenstern, la théorie de l'espérance d'utilité permet de modéliser des décisions d'un individu lorsque celui-ci se trouve en situation certaine ou risquée (c'est-à-dire lorsque les probabilités sont « objectives », **box 2**).

Cependant, dans la réalité, beaucoup de situations correspondent à des situations d'incertitude, où les individus font des choix sans connaître les probabilités objectives associées aux conséquences possibles. Quelques années plus tard, afin de s'affranchir de cette limite, le statisticien Leonard Savage a su étendre ce théorème à des situations incertaines

Box.2. Probabilités objectives et probabilités subjectives

Lorsque l'individu connaît les probabilités objectives (basées sur les probabilités réelles), il se trouve dans une situation risquée. Quand il est face à des probabilités subjectives (basées sur ses croyances et non pas sur des probabilités réelles), il se trouve dans une situation incertaine.

(Savage, 1954). Pour cela, il a développé le concept des « probabilités subjectives », c'est-à-dire que les probabilités sont conçues comme une mesure des degrés de croyance de l'individu. Ainsi, même en situation d'incertitude, tous les événements sont probabilisés, mais leurs probabilités peuvent différer d'un individu à un autre. Deux individus placés dans la même situation et avec les mêmes informations, peuvent développer des degrés de croyance différents et effectuer des choix différents. Par

exemple, dans les courses de chevaux, les probabilités objectives de victoire (fréquences relatives de victoire) des chevaux diffèrent de leurs probabilités subjectives (probabilités estimées par les parieurs) (Broihanne, 2004). Les individus ayant des probabilités subjectives, tous ne parient donc pas sur le même cheval.

Bien que jamais citée de manière explicite par Von Neumann et Morgenstern, la conception sous-jacente de leur théorie repose sur la rationalité parfaite des individus. Un individu est considéré comme étant rationnel « lorsqu'il poursuit des fins cohérentes avec elles-mêmes et qu'il emploie des moyens appropriés aux fins poursuivies » (Allais, 1953). Savage se base sur des axiomes de rationalité déterminant à la fois l'existence de probabilités subjectives et de préférences rationnelles (*SUE - Subjective Utility Theory*). Ainsi, en ramenant toute situation d'incertitude à une situation de risque subjectif, les décisions peuvent être évaluées par le critère de l'espérance d'utilité. En d'autres termes, il a gardé les axiomes décrits par la théorie de l'espérance d'utilité, mais les probabilités sont subjectives.

Au cours de la seconde moitié du XXème siècle, au-delà de son rôle normatif permettant de d'exposer les conditions d'un comportement rationnel, la théorie de l'espérance d'utilité a été largement proposée en économie comme modèle descriptif du comportement des individus (Camerer & Weber, 1992; Eber & Willinger, 2005). Néanmoins, comme nous l'avons vu précédemment, les axiomes sont basés sur la rationalité de l'individu, et ce modèle n'intègre pas de considérations psychologiques qui peuvent affecter la prise de décision. Lorsque la théorie de l'espérance d'utilité, mais également la théorie de l'espérance d'utilité subjective (EU et SEU), ont été appliquées afin de modéliser le comportement des individus dans des situations risquées ou incertaines, plusieurs anomalies ont été décelées. Les plus célèbres concernent la violation de l'axiome d'indépendance décritent dans le paradoxe d'Allais et dans le paradoxe d'Ellsberg).

○ *Le paradoxe d'Allais*

Dès 1951, le principe de ces axiomes a été remis en question, notamment l'axiome d'indépendance par Maurice Allais (1953), puis par Daniel Ellsberg (1961). En 1951, lors d'une conférence - devenue depuis célèbre - Allais a proposé 2 choix successifs aux participants :

<i>Choix A</i>	<i>Choix B</i>
<ul style="list-style-type: none"> • 100 % de chances d'obtenir 1 million de dollars 	<ul style="list-style-type: none"> • 10 % de chances d'obtenir 5 millions de dollars • 89% de chances d'obtenir 1 million de dollars • 1% de chances d'obtenir 0 dollars

Puis :

<i>Choix C</i>	<i>Choix D</i>
<ul style="list-style-type: none"> • 11 % de chances d'obtenir 1 million de dollars • 89% de chances d'obtenir 0 dollars 	<ul style="list-style-type: none"> • 10 % de chances d'obtenir 5 millions de dollars • 90% de chances d'obtenir 0 dollars

Dans cet exemple, les loteries C et D se déduisent respectivement de A et B en remplaçant pour chacun la conséquence commune. Par exemple, l'option A et l'option B offrent chacune (au moins) 89% de chances d'obtenir 1 million. Si l'on soustrait cette conséquence commune à chacune des options, le choix A offre 11% d'obtenir 1 million tandis que le choix B offre 10%

de chances d'obtenir 5 millions et 1% de chances d'obtenir 0. De la même façon, les options C et D offrent au moins 89% de chances d'obtenir 0. Si l'on soustrait cette conséquence commune à chacune des options, le choix C offre 11% d'obtenir 1 million tandis que le choix B offre 10% de chances d'obtenir 5 millions et 1% de chances d'obtenir 0. Selon l'axiome d'indépendance, ajouter - ou remplacer - une conséquence commune aux deux options ne doit pas changer l'ordre de préférence. Ainsi, si l'axiome d'indépendance est respecté, le choix de B implique celui de D, et le choix de A implique celui de C.

Pourtant, la plupart des individus interrogés ont choisi A contre B puis D contre C. Parmi les participants, Léonard Savage était présent et a choisi A puis D, mettant lui-même en défaut sa théorie. Lorsqu'il publia un nouvel ouvrage en 1954, Savage attribua son erreur à la manière dont les loteries lui avaient été présentées (Savage, 1954). Par là même, il reconnaissait que la théorie de l'espérance d'utilité était avant tout une théorie normative plutôt qu'une théorie descriptive (**box 3**).

Box 3. Les modèles classiques utilisés en économie : modèle normatifs et modèles descriptifs

- Les modèles **normatifs** (ex : EUT) ont pour but de dire (voire même de dicter) la manière dont devrait se comporter les agents, en comparant les choix à une norme idéale.
- Les modèles **descriptifs** (ex : CPT) évaluent la capacité du modèle à expliquer les décisions des agents.

Allais ne remet pas seulement en cause la théorie de l'espérance d'utilité, il propose également différents ajustements à intégrer si l'on veut obtenir un modèle descriptif plus proche des comportements observés. Il propose de tenir compte de la valeur du « capital psychologique », en faisant apparaître une discontinuité de la fonction d'utilité au point $x=0$ (avec $u(x)=0$), puisque la concavité de la fonction est plus marquée pour les gains que pour les pertes. Il propose également d'illustrer une pente plus forte de la fonction d'utilité pour les pertes que pour les gains. Ces ajustements seront par ailleurs repris quelques années plus tard par Kahneman & Tversky dans leur théorie des perspectives (Kahneman & Tversky, 1979; Tversky & Kahneman, 1992).

○ *Le paradoxe d'Ellsberg*

D'après Savage, les probabilités subjectives peuvent être déduites à partir des préférences des individus. Ellsberg a tenté de vérifier ce postulat de manière expérimentale (Ellsberg, 1961).

Les individus devaient effectuer leur choix dans les cas suivants (Figure 2) :

Imaginez une urne contenant 30 boules bleues et 60 boules, qui sont soit rouges, soit jaunes, dans des proportions inconnues. Dans chacun des choix (i.e. 1 et 2), quelle option préférez-vous ?

Choix n°1 :

- A. Participer à un jeu dans lequel le tirage d'une boule bleue vous apporte 100 dollars.
- B. Participer à un jeu dans lequel le tirage d'une boule rouge vous rapporte 100 dollars.

Choix n°2 :

- C. Participer à un jeu dans lequel le tirage d'une boule bleue ou d'une boule jaune vous apporte 100 dollars
- D. Participer à un jeu dans lequel le tirage d'une boule rouge ou d'une boule jaune vous rapporte 100 dollars.

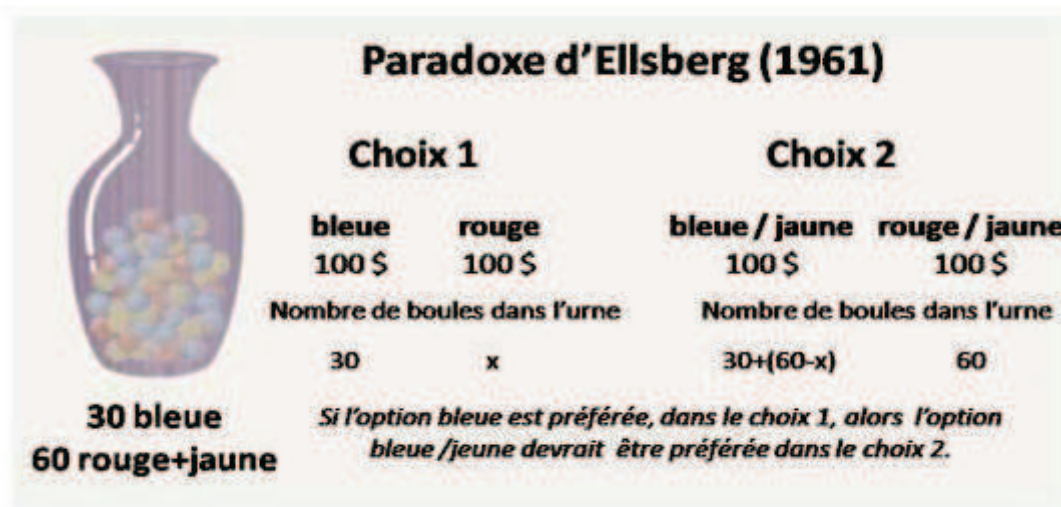


Figure 2. Illustration du paradoxe d'Ellsberg (d'après Glimcher, P. W., & Rustichini, A., 2004)

Lors du premier choix, la probabilité du choix A est connue, tandis que la probabilité du choix B est inconnue (comprise entre 0 et 60). Lors du second choix, la probabilité du choix C est inconnue (puisque la probabilité du nombre de boules jaunes est inconnue) et la probabilité du choix D est connue. Le choix de l'option A suppose qu'il y ait plus de boules bleues que de boules rouges dans l'urne, en d'autres termes que l'urne contient moins de 30 boules rouges. La probabilité (p) d'obtenir une boule bleue est donc $p_B = 30$, la probabilité d'obtenir une boule

jaune est $p_J > 30$ et la probabilité d'obtenir une boule rouge est $p_R < 30$. D'après le choix de l'option A, on peut en déduire que la probabilité d'obtenir une boule bleue ($p_B = \frac{30}{90}$) ou une boule jaune ($p_J > 30$) (choix C) est plus importante que la probabilité d'obtenir une boule jaune ($p_J > 30$) ou une boule rouge ($p_R > 30$) (choix D).

Pour être cohérents, les individus ayant choisi l'option A devrait ensuite choisir l'option C. Et pourtant, la majorité des individus préfèrent A à B puis D à C. Les options A et D présentent un point commun : ce sont les deux seules options où les probabilités étaient connues.

Ellsberg a ainsi mis en évidence l'aversion à l'ambiguïté, qui peut impliquer des choix incohérents de la part des individus.

2.2. Théorie des perspectives (Cumulative Prospect Theory)

La validité du modèle d'espérance d'utilité en tant que modèle descriptif a donc été remise en cause dès cette époque et de nombreux économistes ont cherché à proposer d'autres modèles (Handa, 1977; Kahneman & Tversky, 1979; Machina, 1989; Quiggin, 1982; Yaari, 1987). Parmi les théories alternatives à la théorie de l'espérance d'utilité qui ont été proposées au cours de ces dernières années, nous détaillerons uniquement la théorie des perspectives, qui est aujourd'hui considérée comme étant le modèle descriptif le plus pertinent pour décrire le comportement des individus en situation risquée (Broihanne *et al.*, 2004; Camerer & Loewenstein, 2004; Camerer & Weber, 1992; Camerer, 2008).

En 1979, Kahneman & Tversky, ont ainsi proposé « la théorie des perspectives » (Kahneman & Tversky, 1979) comme une nouvelle théorie des choix, révisée quelques années plus tard (1992) par les mêmes auteurs (*Cumulative prospect theory, CPT*) (Tversky & Kahneman, 1992). Il s'agit d'un modèle descriptif, issu directement d'observations expérimentales et qui est basé sur 3 hypothèses :

1. *Dépendance à un point de référence* : les individus évaluent leurs perspectives en termes de gains et de pertes par rapport à un point de référence (statut quo), plutôt qu'en termes de résultat final net.

2. *Sensibilité décroissante* : la valeur perçue d'un gain ou d'une perte est perçue de manière décroissante.

3. *Aversion aux pertes* : une perte a d'avantage d'impact psychologique qu'un gain de même montant.

Avec ce modèle, l'hypothèse de rationalité parfaite des individus est abandonnée. Il apparaît également compatible avec les anomalies décrites par Allais et Ellsberg. Une des différences fondamentale par rapport au modèle EU est la prise en compte du fait que les individus, au moment de leur choix, plutôt que d'intégrer directement les gains et les pertes à la richesse initiale, raisonnent en fonction du domaine (gains ou pertes) dans lequel ils se trouvent (Figure 3). De manière expérimentale, Kahneman et Tversky ont montré que les choix des individus diffèrent selon que les loteries engendrent des gains ou des pertes (Tversky & Kahneman, 1981, 1986). En situation de gains, les individus sont généralement averses au risque, tandis qu'en situation de pertes, ils sont plutôt enclins à prendre des risques (nous y reviendrons au paragraphe 2.3.1). Cela se traduit par une fonction d'utilité qui doit être concave pour les gains et convexe pour les pertes (Figure 3).

Actuellement, cette théorie est de plus en plus appliquée pour décrire le comportement des individus face au risque, et parfois même pour décrire les comportements en situation d'ambiguïté (Wakker, 2010). Certains économistes et expérimentalistes ont d'ailleurs déjà remis en cause l'utilisation de la théorie de l'espérance d'utilité au profit de la théorie des perspectives (Abdellaoui *et al.*, 2011; Camerer & Loewenstein, 2004).

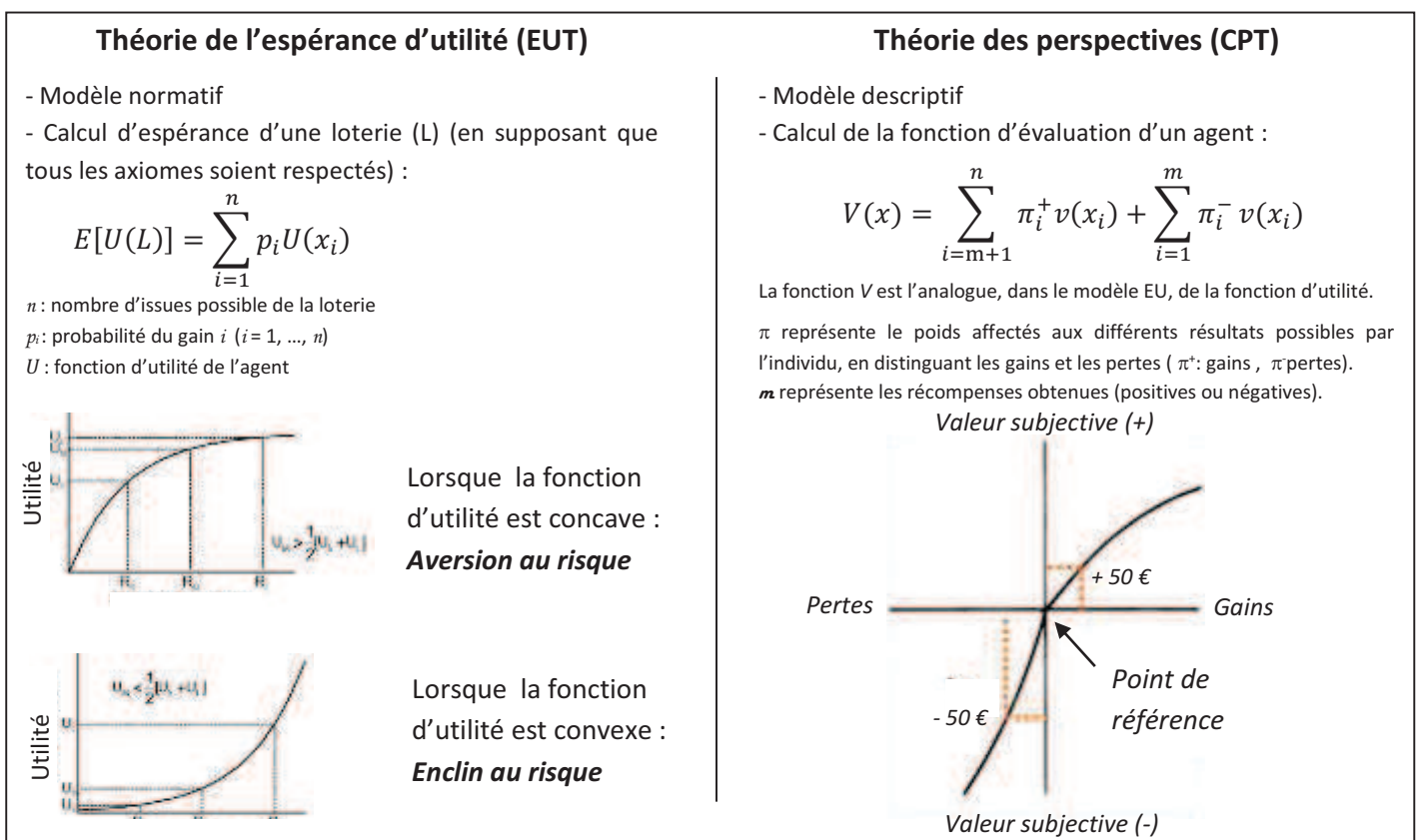


Figure 3. Représentation des modèles issus de la théorie de l'espérance d'utilité et de la théorie des perspectives (Représentations d'après Kalenscher & van Wingerden, 2011 et d'après Broihanne *et al.*, 2004).

2.3. Biais, erreurs de jugements et heuristiques

Les individus ne prennent pas toujours leurs décisions de façon purement rationnelle, et notamment en situation risquée ou ambiguës. Un des exemples les plus documentés concerne l'aversion aux pertes : les individus sont plus sensibles à une perte qu'à un gain de même montant. Souvent, les individus confrontés à un choix complexe opèrent des raccourcis de raisonnement, afin de prendre une décision plus rapidement (Tversky & Kahneman, 1974). Les décisions résultent donc de règles simplifiées, appelées « heuristiques ». Il s'agit de règles décisionnelles rapidement applicables, faciles à utiliser et qui ne reposent pas sur un calcul d'optimisation. Bien que généralement efficaces et peu coûteuses pour l'individu, elles peuvent aboutir à des comportements éloignés de ce qui est prédit par la théorie (c'est-à-dire, si un calcul visant à maximiser les gains était réalisé). Dans ce cas, ces déviations sont qualifiées de « biais ».

Parmi les nombreux biais cognitifs, erreurs de jugement et heuristiques qui ont été décrit chez l'Homme, ce chapitre va présenter seulement ceux connus pour affecter particulièrement la prise de décision des individus en situation risquée ou ambiguë.

2.3.1. L'aversion aux pertes (*Loss aversion*)

L'aversion aux pertes est un biais cognitif très répandu qui a une forte influence sur la prise de décision. Il s'agit de la tendance des individus à ressentir une perte plus fortement qu'un gain de même amplitude. Pour la plupart des individus, s'enrichir puis perdre tout ce qu'on a gagné ne donne pas la sensation d'un retour à l'état psychologique initial. Tversky et Kahneman (1986) ont démontré l'existence de l'aversion à la perte en proposant à des personnes interrogées les deux choix ci-dessous, où chaque option est définie par les gains qu'elle peut procurer et sa probabilité :

Problème 1 : Supposez que vous avez 300 dollars de plus qu'actuellement. Que choisissez-vous :

- Un gain certain de 100 dollars [option choisie par **72%** des participants]
- 50 % de chance de gagner 200 dollars, 50 % de chance de perdre 200 dollars 50 % de chance de ne rien gagner [option choisie par **28%** des participants]

Problème 2 : Supposez que vous avez 500 dollars de plus qu'actuellement. Que choisissez-vous :

- Une perte certaine de 100 dollars [option choisie par **36%** des participants]
- 50 % de chance de gagner 200 dollars, 50 % de chance de perdre 200 dollars 50 % de chance de ne rien gagner [option choisie par **64%** des participants]

Dans les deux problèmes, les conséquences finales étaient identiques : le résultat obtenu est de 400 dollars avec l'option certaine et le résultat est 50% de chances d'avoir 300 dollars et 50% de chances d'avoir 500 dollars avec l'option 50:50. Ainsi, les participants auraient dû choisir constamment A ou constamment B, quel que soit le problème posé. Cependant, les choix observés montrent que les individus ne perçoivent pas les perspectives de gains et de pertes de la même façon, puisqu'ils montrent une propension accrue à prendre l'option risquée en situation de pertes potentielles. Les individus ne valorisent donc pas les résultats en termes de richesse finale, mais en termes de variation par rapport à un point de référence (cf. théorie des perspectives).

2.3.2. L'effet de présentation (Framing effect)

On parle d'effet de présentation ou de cadrage lorsque la manière de formuler un problème de décision conduit un individu à changer ses préférences : le choix dépend autant de la manière dont le problème est posé que des caractéristiques objectives du problème. Cet effet de présentation a été mis en évidence par Kahneman & Tversky en 1981 (Tversky & Kahneman, 1981). Ils ont présenté un problème avec 2 sets de choix équivalents en termes de probabilités mais différents en termes de vocabulaire utilisé. Il s'agissait d'un programme de soin concernant une maladie (« *a unusual Asian disease* »), et 2 programmes de soin étaient proposés. Les individus devaient choisir entre le programme A (200 personnes sur 600 sauvées) et le programme B (1 chance sur 3 de tous les sauver et 2 chances sur 3 de n'en sauver aucun). La majorité des personnes ont choisi le programme A. Ensuite, ces 2 mêmes programmes leur ont été de nouveaux proposés, mais en modifiant le vocabulaire utilisé (Programme A : 400 personnes sur 600 décédées ; Programme B : il y a une chance sur trois que personne ne meure et deux chances sur trois que tous meurent). Dans ce cas, la majorité des personnes choisissent le programme B. Les individus ont donc effectué des choix différents en fonction de l'énoncé du problème. De manière générale, les individus

manifestent une aversion à prendre des risques en situation de gain et au contraire une propension à en prendre en situation de perte (Tversky & Kahneman, 1981).

2.3.3. Effet de dotation (*Endowment effect*)

L'effet de dotation fut l'un des premiers phénomènes pour lesquels une explication en termes d'aversion aux pertes a été proposée (Kahneman *et al.*, 1990). L'effet de dotation traduit le fait que les gens ne donnent pas la même valeur pour acquérir ou vendre un objet. En général, les gens exigent plus d'argent pour vendre un objet qui leur appartient que ce qu'ils seraient prêts à investir pour acheter ce même objet. Contrairement aux biais décrits précédemment, l'effet de dotation s'observe également lorsque les individus se trouvent en situation certaine. L'effet de dotation a été mis en évidence par Knetsch (Knetsch, 1989). Il constitua 3 groupes d'individus : ceux du premier groupe recevaient une tasse, ceux du groupe 2 une barre de chocolat et les individus du 3^{ème} groupe ne recevaient rien, mais devaient choisir entre la tasse et la barre de chocolat. Les individus qui avaient reçu une tasse ou une barre de chocolat pouvaient quant à eux ensuite échanger leur dotation initiale contre l'autre objet. La majorité de ceux qui ont reçu initialement un objet ont préféré le garder (la tasse a été gardée par 89% des individus et la barre de chocolat a été gardée par 90% des individus). Ceux qui n'avaient rien reçu ont choisi de manière similaire la tasse (56%) ou la barre de chocolat (44%). Il apparaît ici que les individus ont été sensibles à l'effet de dotation, qui les a conduits à préférer le bien qui leur a été attribué au départ. Dans une autre étude, les individus étaient séparés en 2 groupes. Ceux du groupe 1 avaient cette fois soit la possibilité de garder un objet reçu initialement (toujours une tasse) ou de le vendre pour un montant compris entre 0,5 et 9,5 dollars. Ceux du groupe 2 ne reçoivent rien mais doivent choisir entre recevoir une tasse ou obtenir une somme d'argent déterminée. Dans les deux cas, les individus doivent exprimer leurs préférences entre la tasse et une somme d'argent (et ainsi révéler la valeur estimée de la tasse). Dans le groupe 1, la valeur médiane estimée de la tasse est de 7,12 dollars alors que la valeur médiane est de 3,12 dollars. On peut en conclure que la perte d'utilité qu'un individu perçoit lorsqu'il se sépare d'un bien est plus importante que le gain d'utilité qu'il perçoit lorsqu'il reçoit ce même bien (Eber & Willinger, 2005).

2.3.4. Heuristique de représentativité

L'heuristique de représentativité conduit les individus à avoir une perception erronée des événements indépendants. En effet, dans le cas d'un événement aléatoire, la probabilité que celui-ci se produise ne dépend pas du résultat de l'événement précédent. Néanmoins, les individus ont souvent tendance à généraliser une issue (ou à faire des prédictions) en se basant sur un cas particulier. On observe dans ce cas deux biais de jugement possible : l'effet main chaude (« Hot-hand effect ») et l'illusion du joueur (« Gambler's fallacy ») (Gilovich, Vallone, & Tversky, 1985; Tversky & Kahneman, 1974).

- L'effet main chaude (Hot-hand fallacy)

Lorsque les individus pensent qu'« un succès en apportera un suivant », on parle d'effet main chaude (« hot-hand effect »). Par exemple, si à un jeu de dés, le 4 est sorti plusieurs à plusieurs tirages, le joueur va penser qu'il faut continuer à parier sur le 4, oubliant ainsi que chaque tirage est aléatoire. Cet effet a été mis en évidence en 1985 (Gilovich *et al.*, 1985) chez les supporters de basket : 91% d'entre eux pensaient qu'un joueur qui venait de marquer deux buts avait plus de chances de marquer la 3^{ème} fois que s'il avait raté ses marquages les fois précédentes, ce qui n'a pas de sens d'un point de vue statistique.

- L'illusion du joueur (The Gambler's fallacy)

L'illusion du joueur est l'inverse de l'effet main chaude : si une série se poursuit, alors à l'essai suivant le résultat alternatif devrait se produire. Par exemple, dans un jeu de pile ou face, si après 4 lancers les résultats sont « face-face-pile-face » alors le joueur va avoir tendance à penser que « pile » va sortir au 5^{ème} lancer. Là encore, statistiquement, au 1^{er} comme au $n^{\text{ème}}$ lancer, il y a 50% de chance pour que la pièce tombe sur « pile » et 50% de chance pour qu'elle tombe sur « face ». Le joueur ne devrait donc pas penser qu'une alternative est plus probable que l'autre s'il se basait uniquement sur les probabilités.

L'origine de ces erreurs de jugement reste à éclaircir. Elles pourraient être d'origine culturelle, et dans ce cas dépendantes des contextes dans lesquels elles sont exprimés (notamment dans nos sociétés modernes où la valeur monétaire est primordiale), ou, si elles ont une valeur adaptive, avoir une origine plus ancienne. Ces erreurs pourraient également traduire les limites cognitives de l'individu, puisque l'information est perçue ou traitée de façon inexacte, et pourraient ainsi être la réponse comportementale d'activations neuronales spécifiques.

2.4. Neuroéconomie

La neuroéconomie est une discipline récente, qui résulte des neurosciences, de la psychologie et de l'économie. Encore inexistante dans les années 1990, elle connaît un développement florissant depuis le début des années 2000 (Camerer, 2008; Santos & Chen, 2008). Considérée parfois comme le prolongement ou comme une approche complémentaire à l'économie expérimentale (Camerer, 2004), un des enjeux de la neuroéconomie est de comprendre les processus mis en œuvre lorsqu'un individu doit prendre une décision (Glimcher, 2003). Elle est considérée par certains chercheurs comme une suite logique des observations empiriques, puisque le comportement observé est le résultat des diverses informations récoltées et traitées par le cerveau, et non uniquement d'abstractions mathématiques. Ainsi, comprendre les processus cérébraux impliqués pourrait permettre de trouver de nouvelles fondations pour les théories économiques, ce qui permettrait de réduire l'écart entre les approches normatives de la théorie économique (e.g. EUT) et les approches descriptives de l'économie comportementale (Camerer *et al.*, 2005).

Parmi les champs d'application de la neuroéconomie, les décisions individuelles suscitent l'intérêt de nombreux chercheurs et un nombre croissant d'études sont publiées à ce sujet (Glimcher *et al.*, 2009). Au moment de prendre des décisions, notre cerveau fait parfois appel à des heuristiques, permettant de s'affranchir ou de diminuer le coût (gain de temps et d'énergie) d'un calcul élaboré. Avant que l'individu ne prenne une décision, le cerveau reçoit l'information, doit la traiter et envoyer les signaux appropriés pour que l'individu exprime le comportement adéquat (i.e. fasse un choix). C'est dans le cortex préfrontal, zone cérébrale particulièrement développée chez les mammifères, et notamment chez les primates que les informations sont traitées. Récemment, des études d'imagerie cérébrale ont montré que les zones du cortex activées diffèrent selon le contexte de décision, comme par exemple en situation risquée (cortex insulaire / orbitofrontal) ou en situation ambiguë (cortex dorso-médian) (Hsu *et al.*, 2009; Levy, Snell, Nelson, *et al.*, 2010; Smith *et al.*, 2002) (Figure 4).

De même, l'aversion à l'ambiguïté mise en évidence par Ellsberg de manière expérimentale aurait un corollaire cérébral (Hsu & Camerer, 2004; Levy, Snell, & Nelson, 2010). Les chercheurs ont également cherché à savoir si les biais cognitifs observés expérimentalement, comme par exemple l'aversion aux pertes ou l'effet de dotation, se traduisaient par une activité spécifique au niveau cérébral. Tom et ses collègues ont en effet observé que lorsque

les sujets exprimaient dans leur comportement une aversion aux pertes, celle-ci était corrélée avec différentes activités cérébrales (dans le striatum et cortex préfrontal médian), selon la variation des gains et des pertes (Tom *et al.*, 2007). Concernant l'effet de dotation, nous avons vu que lorsqu'un individu se sépare d'un bien, la perte d'utilité perçue semble plus importante que le gain d'utilité. Les analyses d'imagerie cérébrale (IRMf) suggèrent que ceci n'est pas dû à une estimation exagérée de la valeur du bien, mais que la vente du bien en question provoque une sensation intense de perte détectée dans le cortex préfrontal médian (Knutson *et al.*, 2008).

D'autres études de ce type ont été réalisées chez des primates non humains, et notamment chez des macaques (Long *et al.*, 2009; McCoy & Platt, 2005; Platt & Glimcher, 1999; Santos & Platt, 2014) en apportant des conclusions similaires. Platt & Glimcher ont été parmi les premiers à montrer que des macaques rhésus pouvaient à la fois encoder la probabilité et la valeur associées à une récompense (Platt & Glimcher, 1999). Ils ont observé que les variations des probabilités de récompenses étaient corrélées avec l'activation neuronale du cortex pariétal inférieur, suggérant qu'un signal non sensoriel et non moteur était encodé par le cerveau. Les auteurs ont interprété ce signal comme une preuve que les macaques étudiés cherchaient avant tout à maximiser leurs probabilités de gains, signe que les comportements observés chez les hommes auraient une origine évolutive ancienne.

Cependant, plusieurs chercheurs ont pondéré l'enthousiasme suscitée par cette nouvelle approche (Dubreuil, 2010; Kenning & Plassmann, 2005; Pelloux *et al.*, 2009; Poldrack, 2006). Comme toute discipline expérimentale, la neuroéconomie comporte un certain nombre de limites d'ordre méthodologique (appareillage complexe, nombre de sujets restreints, etc.). En effet, la neuroéconomie peut décrire les bases neuronales de certains phénomènes comportementaux bien établis, mais l'interprétation d'images neurales ou de données neurobiologiques est complexe (Fudenberg, 2006). Par exemple, les processus cognitifs ne peuvent pas toujours être inférés par des données de neuroimagerie, aux vues de la multiplicité des fonctions d'une même zone cérébrale (Poldrack, 2006). Il n'est donc pas pertinent - et voire même incorrect - de vouloir établir des correspondances univoques entre les régions particulières du cerveau et un ensemble de processus cognitifs particuliers, rappelant ainsi que corrélation n'est pas causalité (Kenning & Plassmann, 2005).

Pour résumer, dire qu'un comportement est corrélé à un type d'activité neuronale ne constitue pas en soi une information pertinente pour un statisticien. En revanche, être en mesure d'expliquer comment les comportements sont dépendants de conditions psychologiques, biologiques et neurobiologiques, que ce soit de manière ponctuelle ou sur une échelle temporelle plus vaste, conduit à des perspectives intéressantes quant aux conditions naturelles d'émergence de ces comportements. Il convient tout de même de noter que la neuroéconomie permet elle aussi de s'intéresser à la dimension évolutive des choix et à la raison pour laquelle le comportement s'éloigne parfois de la rationalité.

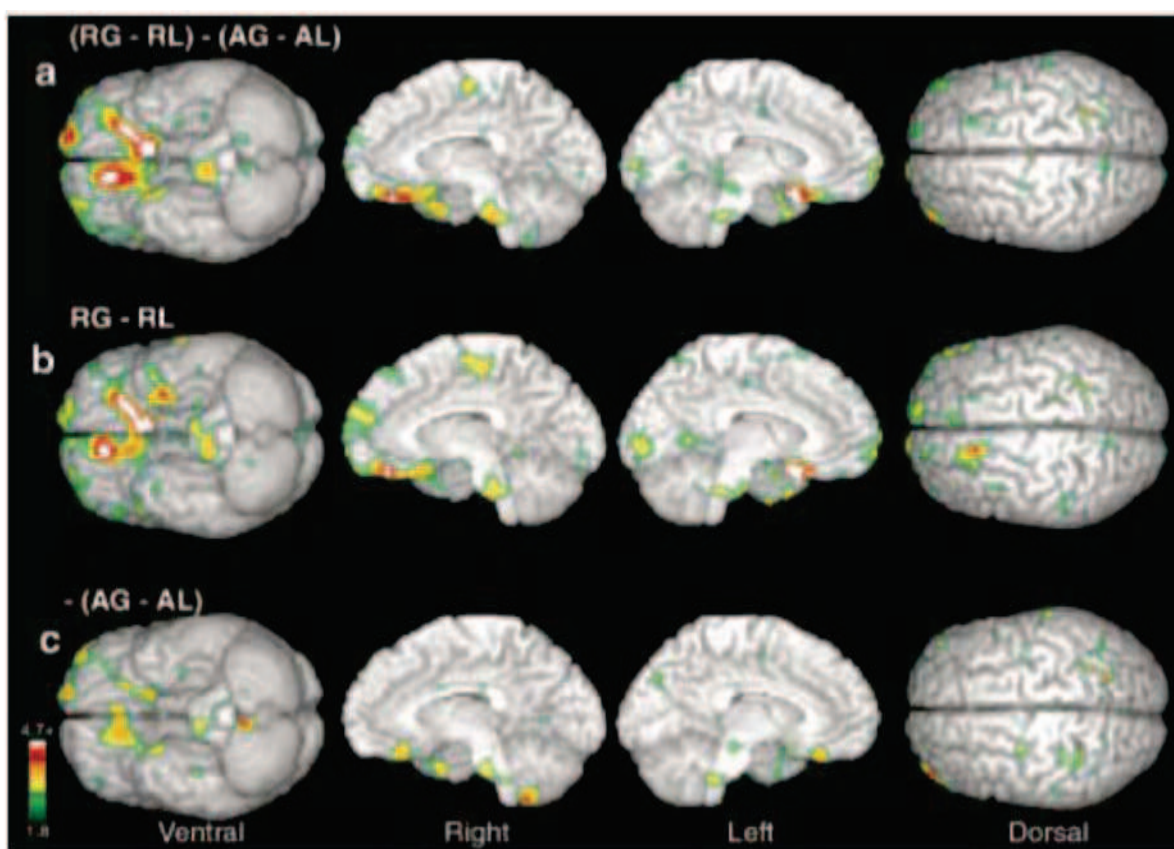


Figure 4. Activité neuronale au cours du traitement des choix en risque et en ambiguïté selon qu'il s'agisse de gains ou de pertes. R = risque; A = ambiguïté; G = gains, L= pertes. a) La ligne du haut montre les endroits du cerveau activés différemment par le contraste entre le gain par rapport à la perte dans le risque, et entre le gain par rapport à la perte dans l'ambiguïté, [(RG - RL) - (AG - AL)], révélant un réseau ventromédian. (b) activation liée au risque seul : le paramètre « risque » est en grande partie responsable de l'interaction. (c) Activation liée à l'ambiguïté seule : le paramètre d'ambiguïté joue un rôle moins important dans l'activation de cette zone. (Smith & Dickenaut, 2002).

3. Intérêts et challenges des études comparatives chez les primates

3.1. Biologie et économie : un mariage heureux ?

L'histoire raconte que la théorie de la sélection naturelle proposée par Darwin, lorsqu'il a rédigé « *L'origine des espèces* » lui aurait été en partie inspirée par Adam Smith, considéré lui-même comme père fondateur de l'économie (Foster, 1997; Gowdy, 1997; Hannon, 1997; Robson, 2001). La notion d'évolution en économie est apparue dès 1911 (Schumpeter, 1911). Même si les collaborations entre les chercheurs de ces disciplines sont récentes, depuis plusieurs siècles l'économie a été source d'inspiration pour les biologistes et inversement.

L'analogie entre la prise de décision et l'adaptation rationnelle par la sélection naturelle a généré plusieurs théories en biologie qui sont basées sur des concepts économiques (Bowles & Hammerstein, 2003; Hammerstein, 2001). Parmi les exemples les plus connus, on peut citer la théorie de l'approvisionnement optimal (pour analyser la prise de décision lors de la recherche de nourriture (cf. paragraphe 1.1.1) ou encore la théorie des jeux (pour analyser la valeur d'une stratégie en fonction des autres stratégies adoptées par les congénères) (Maynard Smith, 1982). Les économistes s'inspirent également des découvertes réalisées en biologie, comme le prouve l'émergence de disciplines telles que l'économie comportementale ou encore la neuroéconomie, et intègrent de plus en plus leurs observations dans un cadre évolutionniste (Camerer, 2008; Hammerstein & Hagen, 2005). Comme nous l'avons vu dans les paragraphes précédents, la prise de décision et les attitudes face au risque des individus suscitent de nombreuses études, aussi bien chez les économistes que chez les biologistes (Caine *et al.*, 1995; Glimcher, 2003; Hutchinson & Gigerenzer, 2005), mais les questions restent encore nombreuses.

L'Homme présente un cerveau particulièrement développé, des compétences cognitives variées, une capacité de flexibilité dans ses comportements, et pourtant, il n'effectue pas toujours ses choix de façon rationnelle, au moins d'un point de vue mathématique. Mais est-ce que l'Homme doit être rationnel ? Par exemple, la perspective économique considère la maximisation du bien-être comme étant à la base des processus décisionnels. Mais l'espèce humaine est avant tout le résultat de la sélection naturelle, et le choix le plus rationnel pour l'homme ne devrait pas consister à chercher à tout prix le bonheur mais bien à s'adapter, survivre et se reproduire.

Les individus sont rarement capables de faire des choix de façon rationnelle (mathématiquement parlant) lorsqu'ils sont dans des situations risquées ou ambiguës, mais dans ce cas, l'information disponible peut être parcellaire, et les alternatives possibles tout comme leurs conséquences ne sont pas toujours connues. De plus, le temps disponible pour prendre la décision est généralement limité. Ainsi, il peut sembler préférable d'avoir recours à des règles empiriques : c'est le concept de « rationalité limitée » (« bounded rationality ») (Simon, 1982). En se basant sur la rationalité limitée, les biais et erreurs de jugement décrits lors de la prise de décision ne seraient donc pas synonymes de contraintes cognitives mais pourraient au contraire avoir une valeur adaptative. En étant créés sur des règles empiriques, ces biais pourraient permettre à l'individu d'effectuer ses choix de façon plus rapide. Si cette valeur adaptative est réelle et non négligeable, il devrait ainsi être possible de retracer l'apparition de ces erreurs au fur et à mesure de l'évolution des espèces, et ainsi mieux comprendre la part des mécanismes cognitifs et/ou culturels qui pourraient influencer la prise de décision. C'est donc en intégrant ces approches complémentaires que sont la biologie et l'économie que l'on pourra mieux comprendre nos choix et nos décisions.

3.2. Comparaisons ontogénique et phylogénétique

3.2.1. Approche ontogénique : prise de décision chez les enfants

En économie, les enfants ont bénéficié de beaucoup moins d'attention que les adultes et les études restent encore peu nombreuses. Pourtant, les enjeux de ce type de recherche se révèlent tout aussi informatifs puisqu'il s'agit de savoir si certains comportements économiques, tels que les échanges, la maximisation des gains, ou encore les heuristiques seraient d'origine génétique et s'exprimeraient dès le plus jeune âge, ou si ces comportements sont acquis dans le cadre de la socialisation de l'enfant. Il est en effet vraisemblable qu'il existe une relation entre le développement des facultés cognitives (c'est-à-dire les stades connus du développement sociocognitif chez l'enfant) et la justesse de leurs décisions (John, 1999; Steelandt, 2012).

Le développement des capacités cognitives et sociales a néanmoins été bien étudié et Piaget a été l'un des premiers à estimer l'âge auquel les enfants développent de nouvelles compétences (Piaget, 1972 ; Piaget & Inhelder, 1966). Bien que des études antérieures aient

rapporté des différences relatives à l'âge de l'acquisition de ces compétences, et que les méthodologies utilisées ont depuis été affinées (Clifton, 2001), la théorie de Piaget constitue un cadre général, permettant des comparaisons interspécifiques (Doré & Dumas, 1987; Pepperberg, 2002). Piaget a ainsi subdivisé ces apprentissages en quatre périodes. Depuis la naissance jusqu'à deux ans, il s'agit un stade sensori-moteur, limité à la coordination sensorielle et motrice des actions. Entre 2 et 7 ans, les enfants entrent dans le stade préopératoire, où ils apprennent à utiliser des instruments symboliques, vont commencer à acquérir des capacités de représentation imagées et conceptuelles (par exemple le langage) et se créent des représentations pour voir le monde avec leur propre perspective. Jusqu'à 11-12ans, les enfants sont dans un stade opératoire concret, c'est-à-dire qu'ils sont maintenant capables de prendre en compte un autre point de vue et plusieurs perspectives à la fois. Enfin, après 12 ans, les enfants entrent dans le stade opératoire formel, où ils apprennent à raisonner, penser de façon logique et confronter différents points de vue au cours d'une conversation.

Chez l'Homme, les compétences variées (telle que l'estimation des quantités, la patience, la confiance, l'anticipation) utilisées lorsqu'un individu se trouve face à un choix, apparaissent progressivement au cours de l'enfance. Dès six mois, les nourrissons apprennent à discriminer entre deux quantités différentes lorsque le ratio est important (Lipton & Spelke, 2003; Xu & Spelke, 2000). A 10-12 mois, ils discriminent entre deux et trois items mais apparaissent encore incapables de faire la différence entre trois et quatre (Strauss & Curtis, 1981). Les nourrissons sont capables de participer à des jeux coopératifs dès 14 mois (Michael Tomasello & Carpenter, 2007). Ils peuvent échanger avec un adulte non familier un objet ou une friandise pour obtenir une récompense qualitativement ou quantitativement supérieure dès l'âge de 15 mois (Steelandt, 2012). La capacité de self-control apparaît un peu plus tardivement. Dans les expériences de délai réalisées chez les enfants, les sujets ont par exemple le choix entre consommer une friandise immédiatement ou attendre et en recevoir une deuxième (Mischel *et al.*, 1989). Dès l'âge de 4 ans, certains sujets sont capables de patienter 15 à 20 minutes afin de recevoir la meilleure récompense (Steelandt *et al.*, 2012). Ceci indique que, dès cet âge, ils comprennent les conséquences futures de leurs actes. C'est également à cette période qu'ils commencent à développer une compréhension mathématique. Dès l'âge de quatre ans, les enfants utilisent les probabilités de manière intuitive pour résoudre un problème simple

(Denison *et al.*, 2006; Schlottmann, 2001). A partir de 5-6 ans, les enfants tiennent compte à la fois de la probabilité et de la désirabilité de la récompense avant d'effectuer leur choix entre deux récompenses possibles (Schlottmann & Anderson, 1994; Schlottmann, 2001).

Ainsi, il semble que dès le plus jeune âge, les enfants disposent de capacités nécessaires à la représentation de différentes options lorsqu'ils sont face à un choix. Quelle est la justesse de leurs décisions ? Sur quels indices se basent-ils lorsqu'ils doivent prendre des décisions en situation risquées ou ambiguës ? Ces facteurs / indices sont-ils similaires à ceux utilisés par les adultes ? Sont-ils au contraire plus sensibles à des heuristiques ou utilisent-ils des raccourcis cognitifs pour réussir à prendre une décision ?

Pour répondre à ces questions, il apparaît donc nécessaire de comparer les comportements observés chez les enfants d'une part en fonction des classes d'âges (un enfant de 3 ans n'aura probablement pas les mêmes outils cognitifs à sa disposition qu'un enfant de 8 ans) et d'autre part de les comparer aux comportements observés chez des adultes, dans ces mêmes situations.

3.2.2. Approche phylogénétique : prise de décision chez les primates non humains

Une approche fondamentale de l'éthologie évolutive est de comprendre comment un comportement résulte à la fois de l'histoire évolutive des espèces et des caractéristiques propres aux individus et à leur environnement (Danchin *et al.*, 2005). En d'autres termes, il s'agit de comprendre comment, quand et pourquoi un comportement est apparu chez une espèce donnée. Il s'agit également d'examiner si ce comportement est propre à une espèce, ou s'il existe chez différentes espèces.

L'approche phylogénétique est particulièrement intéressante puisque grâce à des comparaisons interspécifiques, il est possible d'examiner le degré de similitude d'un comportement (ou des compétences cognitives) chez différentes espèces et ainsi retracer son évolution au cours du temps (Gómez, 2005; MacLean *et al.*, 2011).

Par exemple, l'économie est au cœur de nos sociétés modernes et chez l'Homme les comportements de type économiques (dons, trocs, échanges, attribution de valeurs marchandes etc.), qui impliquent des compétences cognitives complexes, sont particulièrement bien développés. En étudiant d'autres espèces, on pourra définir si ces comportements sont spécifiques à l'Homme, et caractériser les compétences cognitives, ainsi

que les facteurs contextuels, nécessaires à leur apparition. Pour mieux comprendre la valeur adaptative de certains comportements observés lors des prises de décision, il paraît donc naturel de se tourner vers les espèces avec lesquelles nous partageons la part la plus importante de notre capital génétique : les primates non humains.

Les nombreuses études réalisées ces dernières années chez les primates non humains ont permis de mettre en lumière leurs facultés cognitives élaborées dans de nombreux domaines. Certains auteurs ont même mis en relation les capacités observées avec les différents stades décrits par Piaget, notamment en ce qui concerne le stade sensori-moteur, et qui inclut le concept de permanence de l'objet (savoir qu'un objet se trouve à un endroit donné même s'il n'est plus visible par l'individu). Les grands singes – orangs-outans (*Pongo pygmaeus*), gorilles (*Gorilla gorilla*), chimpanzés (*Pan troglodytes*) et bonobos (*Pan paniscus*) – maîtrisent cette compétence (Barth & Call, 2006; Parker & Gibson, 1979). Chez les singes, les résultats sont plus variables en fonction des études. Des tamarins pinchés (*Saguinus oedipus*), des capucins bruns (*Cebus apella*) et macaques rhésus (*Macaca mulatta*) ont également réussi cette tâche alors que des singes écureuils (*Saimiri sciureus*) et un macaque japonais (*Macaca fuscata*) ont échoué (de Blois *et al.*, 1998; Natale *et al.*, 1986; Neiworth *et al.*, 2003; Paukner *et al.*, 2009; Sumiyama *et al.*, 2000).

L'estimation des quantités, la patience, la confiance, l'anticipation ont été également étudiés chez plusieurs espèces. En ce qui concerne l'estimation de quantités, les primates non humains sont capables de différencier des volumes et d'estimer des quantités, continues ou discrètes. Par exemple, des orangs-outans et des chimpanzés sont capables de choisir le volume le plus important parmi deux volumes même si la dimension et/ou la forme du récipient diffèrent (Beran, 2010; Call & Rochat, 1996, 1997). Des capucins bruns et des macaques japonais sont capables de comparer plusieurs quantités de nourriture et de choisir l'option la plus importante (capucins : Addessi *et al.*, 2008; Beran, 2008; Beran, Harris, *et al.*, 2008; macaques : Silberberg & Fujita, 1996, tout comme les grands singes (Boysen *et al.*, 1995, 1996; Call, 2000; Hanus & Call, 2007; Vonk *et al.*, 2014). Cependant, une étude récente chez les chimpanzés a montré que ceux-ci peuvent faire des erreurs lorsque la taille du plat dans lequel la nourriture est présentée est trop variable (Parrish & Beran, 2014). D'autre part, lorsque parmi la taille des récompenses visibles l'une est beaucoup plus saillante que les autres, cela peut les conduire à réaliser des choix incorrects. Par exemple si 1 grand item

correspond au volume de 4 petits items et qu'ils doivent choisir entre un set contenant 1 seul grand item et un autre set contenant 5 petits, ils auront tendance à choisir le grand item. Lorsque les sets présentent uniquement des petits items, ils choisissent toujours la quantité la plus importante (Beran, Evans, & Ratliff, 2009). Des orangs-outans ont su choisir la quantité la plus importante entre deux options, même lorsque celles-ci leur étaient présentées de manière successive (i.e. option 1 visible puis option 2 visible, puis choix entre options 1 et 2). Ils ont donc été capables de mémoriser chacune des options, puisqu'ils ne pouvaient pas simultanément et visuellement évaluer les quantités au moment de leur choix. De plus, lorsque les quantités initiales sont augmentées ou réduites, les orangs-outans ont réussi à combiner mentalement les quantités afin d'obtenir la plus grande des deux (Call, 2000). Des résultats similaires ont été observés chez des chimpanzés (Benus, 2001; Beran & Beran, 2004). Ainsi, les individus utiliseraient un mécanisme de représentation (en particulier lorsqu'il s'agit de comparer des quantités) pour sélectionner la plus grande des deux. Des capacités de calculs, et notamment réaliser des additions et des soustractions, ont également été observées chez des capucins, des macaques rhésus et des macaques de Tonkéan (*Macaca tonkeana*) (Cantlon & Brannon, 2007; Steelandt *et al.*, 2011).

Concernant leur capacité de contrôle de soi, les primates non humains ont des résultats plus variés. Par exemple, les capucins bruns, les macaques et les chimpanzés ne réussissent pas à attendre plus d'une dizaine de minutes afin de recevoir une récompense plus importante (Dufour *et al.*, 2007; Pelé, *et al.*, 2010). Ces résultats apparaissent cohérents aux vues de ce qui est connu chez les enfants, ce qui laisse penser que le contrôle de soi et l'estimation du temps semble être parmi les apprentissages plus difficiles à mettre en œuvre.

En résumé, bien que les grands singes réussissent généralement mieux que les autres singes dans des tests où on leur demande d'attribuer des intentions à l'autre (Call & Tomasello, 1997), les performances apparaissent ici plutôt similaires entre les espèces. Tous comme les jeunes enfants, les primates non humains semblent donc maîtriser au moins une partie des compétences nécessaires pour estimer les coûts et bénéfices potentiels d'un choix, et il serait donc intéressant d'étudier s'ils se montrent capables de maximiser leur utilité dans des situations risquées ou ambiguës.

3.3. Risque et ambiguïté : études expérimentales

Maurice Allais, grâce à son expérience effectuée en 1953, est un des pionniers de l'économie expérimentale, dans le domaine de la théorie de la décision. En cinquante ans, l'approche de l'économie s'est particulièrement diversifiée (Rubinstein, 2001). Alors que Samuelson écrivait en 1985 que les économistes ne pouvaient pas effectuer, au contraire des chimistes ou des biologistes, des expériences contrôlées (Samuelson, 1989), Plott, quelques années plus tard, se demande ouvertement si l'économie ne deviendra pas une science expérimentale (Plott, 1991). Aujourd'hui, l'économie expérimentale est devenue fondamentale dans la recherche en économie, et a même valu un prix Nobel en 2002 à Daniel Kahneman (Amos Tversky est décédé en 1996) et Vernon Smith pour leurs travaux qui d'une part incluent des acquis de la recherche provenant d'autres disciplines (comme la psychologie) et qui d'autre part ont mis en évidence que des expériences menées en laboratoire pouvaient être utilisées comme instrument d'analyse économique empirique.

En recréant une situation reflétant les conditions de la théorie économique dans un environnement contrôlé, l'économie expérimentale a trois objectifs distincts (Eber & Willinger, 2005; Serra, 2012) : tester les prédictions théoriques, construire des modèles plus réalistes et aider à la prise de décision. L'un des objectifs est de tester les prédictions des théories ou des modèles, comme dans le domaine de la prise de décision par exemple. Dans un second temps, grâce à des observations issues d'études expérimentales, il est possible d'essayer de construire un modèle qui soit plus complet ou plus réaliste. Enfin, l'économie expérimentale peut avoir une fonction d'aide à la décision, en évaluant l'impact de différents instruments (par exemple des politiques publiques ou une nouvelle stratégie industrielle), sans avoir besoin d'exposer la population concernée aux coûts résultants d'une mise en œuvre réelle.

3.3.1. Études portant sur la prise de décision chez les adultes et les enfants

Les situations de prise de décision sont souvent mimées par des loteries. Les sujets ont à choisir entre deux loteries qui ont des utilités identiques ou différentes. Il s'agit la plupart du temps d'un jeu informatisé. En économie expérimentale, les sujets reçoivent une participation monétaire qui correspond à une des parties des gains obtenus au cours de l'expérience. En

général, une feuille détaillant les instructions et la procédure du jeu est donnée aux sujets, et l'expérimentateur lit à haute voix ces instructions. Avant le démarrage de l'expérience, le sujet doit parfois remplir un questionnaire à choix multiple (ainsi l'expérimentateur peut vérifier que le sujet a bien compris le jeu / la procédure de test).

Le paradoxe d'Allais (1953) ainsi que plusieurs expériences réalisées par Kahneman & Tversky (comme la mise en évidence de l'effet de dotation ou l'effet de présentation) sont basées sur ce type d'approche.

- *Iowa Gambling Task*

Parmi les méthodes utilisées, certains protocoles sont devenus des tests classiques. Par exemple, le « Iowa Gambling Task » (IGT) ou *test du jeu de poker* a été initialement développé pour évaluer les capacités de prise de décision chez des patients souffrant de troubles neurologiques, mais a été largement utilisé pour étudier le comportement et l'attitude des individus en situation risquée (Bechara *et al.*, 1994; Cassotti *et al.*, 2014).

Le protocole consiste à présenter au sujet une série de 100 cartes, divisées en quatre piles de cartes (A, B, C et D) qui diffèrent dans leur distribution des gains et des pertes. L'expérimentateur demande aux participants d'essayer de gagner autant d'argent que possible. Les caractéristiques des piles de cartes ne sont pas divulguées : certaines contiennent des probabilités plus importantes de gagner des petits gains, d'autres des probabilités importantes de gagner de plus grands gains mais également de perdre. Les probabilités de gains et de pertes associées à chaque pile de cartes doivent être déduites à partir des résultats des tirages obtenus au cours du jeu. Les individus sont censés percevoir les derniers essais comme une situation risquée, puisqu'ils ont pu apprendre au cours du jeu les probabilités de gains et de pertes (et leurs variations) liées à chaque pile (Buelow & Suhr, 2009). Typiquement, les piles A et B s'avèrent attrayantes à court terme mais désavantageuses sur le long terme (les probabilités de pertes deviennent plus fréquentes), tandis que les piles C et D (petits gains mais réguliers) sont celles qui s'avèrent être les plus avantageuses sur le long terme. Les participants ne peuvent pas prédire si une carte en particulier offre un paiement ou une pénalité, mais ils peuvent élaborer des stratégies pour comprendre le jeu dans son ensemble (Cassotti *et al.*, 2014).

Généralement, les adultes réussissent plutôt bien dans ce jeu, puisqu'ils changent leurs préférences au cours du jeu (ils commencent par choisir A et B puis au fur et à mesure des essais ils choisissent plus fréquemment C et D), tandis que les individus présentant des troubles pathologiques continuent à choisir les tas A et B. Les enfants testés dans ce type de jeu, entre 6 et 12 ans, continuent à choisir les options qui sont plus attrayantes mais défavorables sur le long terme, tandis que les adolescents âgés de 13 à 15 ans apprennent progressivement à choisir avantageusement (Crone & van der Molen, 2004; Huizenga *et al.*, 2007). Une récente étude portant sur un panel d'individus de 5 à 89 ans (Beitz *et al.*, 2014) souligne cet effet de l'âge et met avant l'importance de l'expérience et des apprentissages cognitifs dans la prise de décision.

Certains auteurs en ont conclu que les adultes sont averses au risque, tandis que les enfants sont considérés comme ayant une tendance riscophile (Buelow & Suhr, 2009; Upton *et al.*, 2012). Cependant, le choix d'une pile avantageuse ne signifie pas nécessairement une aversion au risque, puisque ce choix apporte les gains globaux les plus importants. On ne peut donc distinguer entre une personne averses au risque et une personne neutre face au risque mais apte à maximiser ses gains, puisque les stratégies d'aversion pour le risque et de maximisation des gains sont confondues (Proctor, 2012).

- *Cake Gambling Task*

Le *Cake Gambling Task* est inspiré du *Cambridge Gambling Task* (Rogers *et al.*, 1999), basé sur le même concept mais simplement rendu plus attrayant dans sa forme (Van Leijenhorst *et al.*, 2008). Les individus participent à un jeu informatique, et doivent effectuer à chaque essai un choix entre une option sûre et une option risquée. L'objectif est d'étudier la capacité des sujets à estimer les probabilités et à évaluer les récompenses. Contrairement à l'*Iowa Gambling Task*, les sujets ont accès aux probabilités associées à chacune des options lors de chaque essai. Ainsi, aucune information n'a besoin d'être mémorisée ou déduite des essais précédents. Le jeu est présenté sous forme d'un gâteau rond subdivisé en 6 parts, qui peuvent être soit rose (arôme fraise) soit marron (arôme chocolat). Ces parts sont présentées en proportions variables selon les essais (3 possibilités : 5: 1, 4: 2, ou 3: 3). A chaque part est associée une valeur sous forme de « crédits », qui est également variable au cours des essais. Le nombre de pièces de monnaie associé à une part de gâteau peut être 1, 3, 5, 7, ou 9. Lors

d'un essai, la saveur la plus représentée sur le gâteau (3, 4 ou 5 parts) est toujours associée à une valeur de « 1 crédit » : il s'agit de l'option sûre. La saveur la moins représentée (1, 2 ou 3 parts de gâteaux), et donc la moins probable, est associée à une valeur comprise entre 1 et 9 crédits selon les essais : il s'agit de l'option risquée. A chaque essai, les participants doivent choisir entre la part rose et la part marron. Les participants, âgés de 8 à 30 ans, ont été invités à essayer de gagner autant de crédits que possible sur chaque essai, en leur précisant que le choix de l'ordinateur est aléatoire. Au cours de la session de test, les participants ne sont pas informés du nombre de crédits qu'ils ont accumulés depuis le début de l'expérience. A la fin de la tâche, les sujets reçoivent un prix correspondant au nombre de crédits cumulés et celui qui obtient le plus de crédits au sein de son groupe de test reçoit une récompense supplémentaire. Chez tous les sujets, le nombre de choix risqués est corrélé à l'augmentation de la probabilité et de la valeur des gains. Les enfants de 8 ans et plus effectuent des choix similaires à ceux effectués par les adultes et se montrent capables d'intégrer les probabilités et la valeur des récompenses avant de prendre une décision.

- *Autres études chez les enfants*

Afin d'étudier leur attitude face à des gains ou des pertes potentiels, Levin et Hart (2003) ont mis en place une tâche permettant d'étudier la prise de risque chez des enfants de 5-6 ans. A chaque essai, les sujets avaient le choix entre deux options : l'une sûre, l'autre risquée. Dans la condition de gain, les enfants pouvaient recevoir 1 item avec certitude (option sûre) ou risquer de gagner 2 ou 0 items (option risquée). Dans la condition de perte, les enfants se voyaient attribuer un nombre d'items au début de la séance. Ils pouvaient ensuite perdre 1 item avec certitude (option sûre) ou choisir l'option risquée et en perdre 0 ou 2. Les parents des individus testés ont effectués la même expérience en tant que sujets témoins. Les enfants ont majoritairement choisi l'option risquée dans les deux conditions. Même si la prise de risque était plus importante pour éviter une perte que pour recevoir un gain, les enfants ont montré une tendance plus importante à prendre des risques que les adultes (Levin & Hart, 2003, 2007).

Des sujets d'âge très variable, de 5 à 64 ans, ont été testés en utilisant un protocole similaire, mais cette fois les résultats obtenus ont également été analysés en fonction des prédictions de la théorie des perspectives (CPT), une première chez des enfants (Harbaugh *et al.*, 2002). Là

aussi, les enfants ont choisi l'option risquée significativement plus que les adultes, que ce soit en situation de gains ou de pertes. Ce qui est intéressant dans les résultats observés ici, concerne la perception et la distorsion des probabilités (prise en compte et évaluée dans CPT). Bien que les enfants aient pris en compte les probabilités avant de faire leur choix, leur perception des probabilités s'est avérée par rapport à celles des adultes. De manière générale, les adultes ont tendance à surpondérer les résultats présentant des faibles probabilités (par exemple : gagner au loto) et sous-estimer les résultats présentant des fortes probabilités (Kahneman & Tversky, 1979; Roger & Broihanne, 2007), ce qui a bien été observé dans cette étude. Chez les enfants, les résultats obtenus indiquent exactement l'inverse : ils sous-estiment les faibles probabilités et surestiment les fortes probabilités. La pondération des probabilités semble donc évoluer avec l'âge. D'autre part, il semblerait que les adultes se soient basés sur des probabilités « objectives » en situation de gains mais sur des probabilités « subjectives » en situation de pertes. Ces résultats, nouveaux dans la littérature, ouvrent des perspectives des plus intéressantes quant à l'utilisation des modèles tels que CPT, et nécessitent d'être vérifiés par d'autres études.

- *Food gambling task* (Tâche d'échange alimentaire)

Récemment, Pélé et collaborateurs (2014) ont mis en place un paradigme simple, ne nécessitant pas d'instructions verbales et permettant une évaluation directe des probabilités pour évaluer les préférences en situation risquée chez les enfants et autres primates (Pelé, 2010; Pelé *et al.*, 2014; Steelandt *et al.*, 2013) .

Il s'agit d'un jeu d'échange, où les gains sont matérialisés par des gâteaux (biscuits Mikado). Le dispositif se présente comme suit : à chaque essai, l'expérimentateur se trouve face à l'enfant, présentant dans une main un biscuit de taille moyenne (qui correspond à l'option sûre) et dans l'autre main un plateau où six coupelles sont alignées (qui correspond à l'option risquée). Chacune des coupelles contient un gâteau, qui peut être de taille inférieure, identique ou supérieure au gâteau présenté dans l'autre main. Pour le sujet, le morceau de taille moyenne correspond à l'option certaine et les six coupelles correspondent à une loterie, et représentent ainsi l'option risquée. A chaque début d'essai, l'enfant reçoit le gâteau de taille moyenne, et peut choisir de le garder (soit le manger immédiatement, soit le mettre dans un sachet plastique mis à sa disposition et ainsi le garder pour plus tard) ou de l'échanger.

S'il décide de l'échanger, il reçoit le contenu de l'une des six coupelles (loterie), choisie aléatoirement. Ainsi, selon le gâteau obtenu, il peut s'agir d'une perte (petit gâteau), d'un gain (grand gâteau) ou d'une récompense neutre (gâteau identique à celui reçu initialement). Le contenu des coupelles est variable selon les loteries, ce qui permet faire varier les probabilités de gains et de pertes. Le sujet peut ainsi *i)* évaluer visuellement ses chances de gagner ou de perdre *ii)* obtenir immédiatement le résultat de son action. Pour faciliter la compréhension du jeu, l'utilisation de nourriture permet au sujet d'avoir immédiatement le résultat de son choix (« j'ai échangé et j'ai reçu un plus grand gâteau, j'ai gagné », « j'ai échangé et j'ai reçu un petit gâteau, j'ai perdu », « je préfère garder mon gâteau initial plutôt que de le jouer »).

Des enfants âgés de 3 à 8 ans ont été testés avec ce paradigme (Steelandt *et al.*, 2013, en Annexe article 6). Pour aider les sujets à comprendre la tâche, les loteries étaient ordonnées en fonction des probabilités de gains. La moitié des enfants ont commencé avec des loteries présentant des chances de gains élevés, puis ces chances de gains ont diminué progressivement (phase descendante) avant de remonter progressivement (phase ascendante). Le second groupe d'enfants a commencé avec des loteries présentant des chances de gains faibles, puis ces chances de gains ont augmenté progressivement avant de diminuer de nouveau.

Les résultats ont montré d'une part un effet de l'âge (avant l'âge de 5 ans, les enfants ont été incapables de maximiser leurs gains selon les loteries), et d'autre part un effet important de la présentation sur les choix des enfants : ceux qui ont débuté le jeu avec des loteries proposant peu de chances de gains ont joué significativement moins que ceux qui ont débuté avec les loteries offrant de fortes chances de gains. Grâce aux loteries utilisées, ces résultats ont également été analysés avec les modèles EUT et CPT, permettant d'observer une aversion au risque et des paramètres d'aversion à la perte proches de ceux rapportés chez les adultes. Ainsi, il semblerait que dès cinq ans, les enfants aient un comportement relativement similaire aux adultes. Il serait maintenant intéressant de voir si cet effet de présentation peut être contrôlé et mesurer de nouveau les paramètres d'aversion aux pertes et au risque dans ce contexte.

3.2.2. Études réalisées chez les primates non humains

○ Études du risque chez les primates non-humains

Depuis ces dernières décennies, les biologistes ont montré un intérêt grandissant pour l'étude des origines de la prise de décision en situation risquée. En effet, comparer le comportement humain et non-humain dans ce domaine permet aux chercheurs de faire des inférences non seulement sur l'histoire de l'évolution d'une espèce, mais aussi les pressions socio-écologique (passées ou présentes) qui ont pu être mises en jeu.

Une des premières difficultés concerne la compréhension de l'expérience par les sujets. Ici, des instructions écrites ou orales (utilisées chez les humains) ne sont évidemment d'aucune utilité pour que le sujet comprenne la tâche. Il faut donc réussir à mettre en place une situation expérimentale qui soit assez simple pour que l'animal comprenne le risque inhérent à ses choix mais en même temps assez élaborée pour permettre d'identifier les paramètres cognitifs et/ou les biais de jugement qui sous-tendent ses choix. Il s'agit finalement de savoir comment traduire le risque de manière expérimentale. En économie expérimentale, la distinction entre risque et ambiguïté est claire avec des protocoles expérimentaux distincts, elle est en revanche plus délicate en biologie (Kalenscher & van Wingerden, 2011; Paglieri *et al.*, 2014). En effet, il est plus compliqué de savoir si les chances de gains ou de pertes sont connues, comprises et évaluées par le sujet et de savoir comment l'animal perçoit la situation expérimentale proposée. Bien que de nombreux paradigmes aient été développés pour étudier la tolérance à l'incertitude ou la prédisposition au risque chez les animaux, je ne présenterai ici que les études concernant les primates non humains.

Un paradigme communément utilisé est un test de choix entre deux variantes. Il consiste à proposer au sujet une série de choix entre deux options : l'option sûre, où la récompense est obtenue en quantité constante (par exemple toujours 4 grains de raisin) et une option risquée, où la récompense est obtenue en quantité variable (par exemple soit 1 soit 7 grains de raisins) mais équiprobable, avec au total une quantité égale de récompense entre les 2 options (cf. paragraphe 1.1.1) (Bateson, 2002). L'attitude des individus face au risque est déduite sur la base de leur préférence pour l'option certaine (indiquant l'aversion au risque), pour l'option risquée (indiquant un attrait pour le risque) ou par l'absence de préférence pour l'une ou

l'autre des deux options qui indique alors une neutralité face au risque (i.e. lorsque les choix des individus ne diffèrent pas significativement du hasard). Testés dans ce type de paradigme, les bonobos apparaissent averses au risque tandis que les chimpanzés seraient enclins à prendre des risques (Heilbronner *et al.*, 2008). Les bonobos et les chimpanzés sont deux espèces étroitement apparentés mais présentant des écologies assez différentes : les bonobos se nourrissent principalement de végétation herbacée terrestre, une source de nourriture abondante et fiable tandis que les chimpanzés sont principalement frugivores et pratiquent parfois la chasse, ce qui peut être assimilé à une source de nourriture variable (Boesch *et al.*, 2002; Wrangham *et al.*, 1996). Aux vues des différences de préférences observées entre les deux espèces, les auteurs ont conclu à une influence des pressions écologiques sur la prise de décision des individus face au risque (Heilbronner *et al.*, 2008). Les chimpanzés qui sont plus souvent face à des sources de nourritures imprévisibles que les bonobos auraient peut-être ainsi développé une plus grande tolérance voire un attrait pour les situations risquées. (Heilbronner *et al.*, 2008; Stevens, 2010).

Dans un paradigme plus complexe, Haun et collègues (Haun *et al.*, 2011) ont étudié si les grands singes (orangs-outans, gorilles, chimpanzés, bonobos) étaient capables de choisir entre une option sûre et une option risquée, en se basant sur la « valeur attendue » (*Expected value*) de l'option, c'est-à-dire la probabilité de recevoir la récompense multipliée par le montant de la récompense. L'option sûre était matérialisée par une coupelle contenant un petit morceau de gâteau, toujours visible. L'option risquée était matérialisée par plusieurs tasses (en position inversée, et dont le contenu était non visible), et l'une de ces tasses contenait un grand morceau de banane. A chaque d'essai, l'expérimentateur commençait par présenter au sujet les 2 morceaux de bananes, plaçait le petit morceau dans la coupelle (toujours visible) et plaçait le grand morceau sous l'une des tasses. Le grand morceau était donc non visible mais le sujet voyait sous quelle tasse l'expérimentateur plaçait le morceau. La probabilité de recevoir la récompense a été manipulée par l'augmentation du nombre de tasses (entre 1 et 4 tasses utilisées, soit 25, 50, 75 et 100% de chances d'obtenir le grand morceau de banane), alors que la valeur relative de l'option risquée a été augmentée en diminuant la taille du petit morceau de banane. Le sujet avait le choix de désigner soit la coupelle, soit la tasse qui contenait le grand morceau de banane. Cependant, s'il désignait la mauvaise tasse, le sujet n'obtenait rien. Les chercheurs ont donc ajouté un niveau de difficulté par rapport au

paradigme cité précédemment, puisque le sujet pouvait obtenir un petit item, un grand, ou aucune récompense. Dans l'ensemble, tous les grands singes – incluant les bonobos - ont préféré l'option risquée, et leurs choix étaient influencés par la valeur attendue. Les sujets ont choisi l'option sûre plus fréquemment que l'option risquée lorsque la taille de la récompense sûre était augmentée (le rapport de volume des morceaux de bananes entre l'option sûre et l'option risquée était donc réduit), et lorsque la probabilité de recevoir la grande récompense diminuait (c'est-à-dire lorsqu'il y avait entre 3 et 4 tasses, et que les sujets avaient donc plus de chances de faire des erreurs et ne rien obtenir). Par ailleurs, on peut noter que les chimpanzés et les bonobos testés avec ce paradigme étaient les individus qui avaient été testés dans l'étude menée par Heilbronner et collègues (2008). Même si les bonobos étaient moins enclins à prendre des risques que les orangs-outans ou les chimpanzés testés dans cette étude, la différence entre espèce n'est pas suffisamment importante pour valider l'hypothèse d'une influence écologique sur les préférences face au risque chez les différentes espèces de grands singes.

Les macaques ont également reçu une attention particulière, notamment de la part des neurophysiologistes, qui ont cherché à savoir quels mécanismes neuronaux sont impliqués lorsque les individus font un choix en situation risquée (Hayden & Platt, 2009; Long *et al.*, 2009; McCoy & Platt, 2005; Monosov & Hikosaka, 2013; O'Neill & Schultz, 2010; So & Stuphorn, 2012; Yamada *et al.*, 2013). Dans ces études, les sujets avaient généralement le choix entre deux options, l'une sûre et l'une risquée, avec la possibilité d'évaluer la probabilité de gagner ainsi que l'EV de chaque option (de façon plus ou moins simple). La structure de ces choix ressemblait plus à ce qui est utilisé en économie expérimentale, et les probabilités de gains dans l'option risquée avaient une plus grande distribution (par exemple 10%, 50%, 75%). Dans la plupart de ces études, les macaques ont préféré l'option risquée, et ont été considérés comme étant riscophiles (excepté (Yamada *et al.*, 2013). Dans une étude récente, Yamada et collaborateurs (Yamada *et al.*, 2013), les choix des macaques ont été analysés en partie en utilisant le modèle EUT (théorie de l'espérance d'utilité), et leurs résultats indiquent que les sujets exprimaient globalement une aversion au risque, ce qui contraste avec les conclusions des études antérieures chez les macaques.

Récemment, des capucins, des chimpanzés et des adultes ont été testés avec un paradigme basé sur l'Iowa Gambling Task (voir paragraphe 3.2.1) (Proctor *et al.*, 2014). En plus de l'approche classique (Expérience 1 : quatre « piles de cartes » variables, la maximisation des gains implique d'éviter la variance), les chercheurs ont ajouté une condition où la maximisation des gains n'était pas forcément liée à un évitement de la variance. Dans ce cas, 3 stratégies étaient possibles : continuer avec la stratégie « maximisation de la récompense liée à un évitement de la variance » (stratégie 1), choisir uniquement la maximisation de la récompense (stratégie 2), ou choisir la stratégie « éviter la variance » (stratégie 3) (Expérience 2). Dans la condition similaire à l'IGT (Expérience 1), les capucins et les chimpanzés se sont comportés comme les humains, capables d'adapter leur stratégie afin de maximiser leurs gains en évitant la variance (stratégie 1). Dans la seconde condition, les capucins ont changé de stratégie pour adopter préférentiellement la stratégie qui leur permettait de maximiser leurs gains (sans tenir compte de la variance) (stratégie 2), tandis que la plupart des chimpanzés et des humains ont continué globalement avec leur stratégie initiale (stratégie 1), même si certains ont choisi la stratégie « évitement de variance » (stratégie 3). Les résultats obtenus chez les chimpanzés contrastent donc avec ce qui a été observés dans les études décrites précédemment où ils étaient riscophiles (Haun *et al.*, 2011; Heilbronner *et al.*, 2008). Les auteurs avancent l'hypothèse que la fréquence et la saillance des gains pourrait expliquer ces différences. Par exemple, dans le paradigme utilisé classiquement, comme chez Heilbronner et collaborateurs(2008), la probabilité de gagner une grande récompense est de 50% pour l'option risquée, et les deux options conduisent à des récompenses globales équivalentes. Ici, la probabilité d'obtenir la plus grande récompense était de 20% uniquement. Ceci a donc pu influencer les choix des chimpanzés et des capucins, et dans ce cas les capucins ont été plus attirés par la quantité (quitte à subir une plus grande variation lors des récompenses obtenues) tandis que les chimpanzés ont préféré une stratégie où ils obtenaient leurs récompenses de manière plus constante. Cependant, comme souligné précédemment, dans l'IGT, les sujets n'ont pas les moyens d'évaluer les probabilités de gains et de pertes associées à chaque option de manière directe, et doivent les déduire de manière globale en se basant sur ce qu'ils ont déjà obtenu. Il reste donc difficile de savoir ce que percevaient les singes quant à leurs chances de gains et de pertes au cours du jeu, et les chimpanzés ont peut-

être ici réussi à percevoir les probabilités de manière globale ce que n'ont pas forcément su faire les capucins qui se seraient basés alors sur une autre information, la saillance des gains.

Cette étude, ainsi que les résultats observés chez les grands singes (Haun *et al.*, 2011) laissent penser que les primates non humains sont capables de percevoir et de prendre en compte les probabilités. L'utilisation de jeux similaires à ceux utilisés en économie expérimentale pourrait donc être tout à fait pertinente chez les primates non humains et rendraient les résultats obtenus plus comparables à ceux observés chez l'Homme.

Le paradigme de « *Food gambling task* » utilisé chez des enfants (Steelandt *et al.*, 2013) a également été utilisé pour tester des capucins bruns, des macaques à longue queue (*Macaca fascicularis*) et des orangs-outans (Pelé *et al.*, 2014). Le principe de l'expérience est celui décrit précédemment (voir paragraphe 3.2.1), où à chaque essai les sujets ont le choix entre garder une récompense reçue initialement (option sûre) ou la jouer dans une loterie (schématisée par 6 coupelles, option risquée) pour recevoir une récompense de taille potentiellement supérieure, identique ou inférieure. Un des avantages de ce dispositif expérimental est l'utilisation de loteries où les variations en termes de probabilités de gains et de pertes sont plus importantes que dans les paradigmes détaillés précédemment (i.e. entre 1 chance sur 6 et 6 chances sur 6). Une autre différence notable par rapport aux autres paradigmes concerne les sujets, qui se trouvent ici dans une situation où il n'est plus simplement question de ne pas ou peu gagner (« *failure to win* ») mais dans une situation où ils peuvent réellement perdre un bien acquis (« *risk of loss* »).

Lors de cette expérience, les individus ont su tenir compte des probabilités de gains et de pertes avant de prendre leur décision, et plus la probabilité de gains diminuait, moins ils jouaient. Les sujets ont également été influencés par les récompenses obtenues aux essais précédents (« plus je gagne, plus je joue »), ce qui peut être interprété comme étant un signe d'« effet main chaude ». Il est également intéressant de noter que les orangs-outans et les capucins choisissaient globalement d'échanger uniquement lorsque la probabilité de gain était supérieure à la probabilité de perte, au contraire des macaques à longue queue qui eux avaient plutôt une préférence pour l'option risquée, et échangeaient même si la probabilité de perdre était supérieure à la probabilité de gain. Ceci indique donc que, chez les trois espèces testées, les individus étaient relativement tolérants à une perte potentielle de

nourriture. D'autre part, il s'agit à priori de la première étude où les réponses des sujets ont été analysées en se basant sur les modèles économiques, et notamment EUT et CPT. Une distorsion des probabilités et une aversion aux pertes marquées ont été observées chez les capucins et les orangs-outans, mais pas chez les macaques à longue queue.

Concernant les primates non-humains, plusieurs études ont cherché à caractériser les attitudes face au risque, mais en utilisant des paradigmes parfois très différents. Au fur et à mesure des études, les auteurs ont cherché à mieux prendre en compte les différents facteurs liés à une situation risquée, comme par exemple une distribution élargie des probabilités pour chaque résultat potentiel, une variance au niveau de la taille des récompenses (que ce soit dans l'option sûre ou dans l'option risquée) et une possibilité de perte d'un item acquis. La diversité des résultats observée remet donc en question la conclusion antérieure sur le lien entre l'écologie et les attitudes face au risque. Le contexte environnemental peut bien entendu avoir un impact, mais n'explique pas à lui seul les différences interspécifiques observées. Ce constat souligne néanmoins l'importance d'établir des comparaisons directes (i.e. en utilisant un même protocole) et d'effectuer des analyses avec des méthodes similaires.

- *Ambiguïté et prise de décision chez les primates non humains*

Par rapport au risque, les choix des primates non humains en situation d'ambiguïté restent très peu étudiés jusqu'à maintenant (Santos & Platt, 2014) et peu d'études ont comparé la réponse des mêmes individus ou espèces dans ces deux situations. Des macaques rhésus ont été exposés à un choix entre deux stimuli visuels affichés sur un écran d'ordinateur (Hayden *et al.*, 2010). En situation risquée, le choix de l'un des stimuli était sûr : une barre uniformément grise qui permettait l'obtention d'une récompense de taille moyenne. L'autre choix était risqué : la barre était divisée en une partie bleue et une partie rouge, représentant respectivement la probabilité d'obtenir une grande ou une petite récompense. Ainsi, les singes pouvaient évaluer visuellement leur chance de gagner une petite, grande ou moyenne récompense avant de faire leur choix. Chez tous les sujets ($n = 4$), plus la probabilité d'obtenir une grande récompense augmentait, plus ils choisissaient l'option risquée. Les auteurs ont ajouté une composante ambiguë dans certains essais, où les barres étaient partiellement masquées. Dans ce cas, les singes ne pouvaient pas évaluer les probabilités exactes de chaque type de récompense. Les sujets pouvaient donc avoir le choix entre une option sûre et une

option ambiguë, une option sûre et une option risquée, et une option risquée et une option ambiguë. Lorsque l'une des deux options proposées était ambiguë, les sujets ont largement préféré l'autre option (qu'elle soit sûre ou risquée), ce qui indique une aversion à l'ambiguïté. Des bonobos et des chimpanzés testés dans un paradigme similaire, ont également préféré le choix alternatif (risqué ou certain) par rapport au choix ambigu (Rosati & Hare, 2011). Ces deux espèces semblent donc également présenter une aversion à l'ambiguïté.

Dans l'étude réalisée par Haun et ses collègues (2011) citée précédemment où l'option non certaine était cachée sous des tasses, les chercheurs ont testé les choix des grands singes en situation risquée puis en situation ambiguë. Pour cela ils ont gardé le même protocole expérimental, mais cette fois un paravent était installé devant les tasses, et les individus ne pouvaient donc pas voir sous quelle tasse l'expérimentateur plaçait la grande récompense. Moins les singes avaient de chances de deviner correctement l'emplacement de la grande récompense (c'est-à-dire plus le nombre de tasses augmentaient), plus ils choisissaient l'option sûre.

Bien que les protocoles expérimentaux utilisés puissent différer entre les études et / ou les espèces, tous les résultats suggèrent que les singes et les grands singes présentent une aversion à l'ambiguïté.

- *Biais et erreurs de jugement chez les primates non humains*

Aux vues des erreurs de jugement documentées chez l'Homme (aussi bien grâce à l'économie expérimentale qu'à la neuroéconomie), la question de l'origine évolutive de ces erreurs a été soulevée, et quelques études ont cherché à retracer l'éventuelle présence de ces erreurs chez des primates non-humains.

Par exemple, l'effet de présentation a été rapportée chez des capucins (Chen *et al.*, 2006). Les capucins, les macaques (macaques à longue queue et macaques rhésus) ainsi que les orangs-outans semblent également sujets à l'effet « main chaude » (Blanchard *et al.*, 2014; Heilbronner & Hayden, 2013) (Pelé *et al.*, 2014). Les capucins ont également été décrits comme étant averses aux pertes (Chen *et al.*, 2006), mais d'autres facteurs, tels que la frustration, pourraient expliquer ces résultats. Cependant, les résultats de l'étude de Pelé et collaborateurs (2014) indiquent également que les capucins et les orangs-outans, seraient averses aux pertes. Néanmoins, afin de savoir si cet effet est stable et constant, il est

nécessaire de tester ces espèces dans d'autres contextes (par exemple en contexte de gains, ou de pertes, ou avec une présentation aléatoire des choix) puisqu'on sait que les contextes de choix peuvent affecter la décision. Des travaux supplémentaires doivent donc être effectués avant de pouvoir conclure si les capucins – et potentiellement d'autres espèces – présentent de manière stable, et quel que soit le contexte, une aversion aux pertes.

L'effet de dotation a également été rapporté chez les singes capucins (Chen *et al.*, 2006) puis a été plus largement étudié chez les grands singes (Brosnan *et al.*, 2007, 2012; Flemming *et al.*, 2012; Kanngiesser *et al.*, 2011). Les résultats apparaissent assez variables. Globalement, les grands singes sont sensibles à l'effet de dotation quand il s'agit de nourriture (récompense immédiate) mais pas lorsqu'il s'agit d'objets, qu'ils peuvent néanmoins échanger pour de la nourriture ensuite (Kanngiesser *et al.*, 2011). De plus, cet effet peut être réversible en fonction de la méthode utilisée, ce qui est le cas par exemple chez les chimpanzés (Brosnan *et al.*, 2012). Avant de pouvoir conclure sur l'origine évolutive de l'effet de dotation, il apparaît donc nécessaire de mener d'autres études chez ces espèces afin de vérifier si la manifestation de ces biais est affectée par des variations méthodologiques. Une récente étude conduite chez deux tribus de chasseurs-cueilleurs plaide au contraire en faveur d'une origine culturelle de l'effet de dotation (Apicella *et al.*, 2014). Deux tribus, toutes deux dites de chasseurs-cueilleurs (« *Hadza bushmen* ») mais ayant des degrés de contacts différents avec des populations plus occidentales, ont été observées. Dans la tribu vivant dans une région isolée où les individus n'ont pas de contact avec la société occidentale, cet effet de dotation n'a pas été observé. Au contraire, dans la seconde tribu se trouvant plus exposée aux sociétés modernes, les individus présentaient cet effet de dotation.

Une fois encore, ces résultats, contradictoires de prime abord, mettent en avant la nécessité d'étudier de façon plus approfondie l'effet des contextes, des savoirs, et plus généralement la part cognitive dont chaque espèce ou catégorie de personnes (jeunes, âgées, etc.) dispose pour prendre de décision avant de pouvoir conclure sur l'origine et l'universalité des phénomènes.

4. Objectif de la thèse

L'objectif de ce travail est donc d'évaluer la capacité de primates (humains et non humains) à réaliser des choix en situations risquée ou ambiguë, et d'étudier les facteurs qui sous-tendent leur prise de décision. Pour identifier les mécanismes évolutifs, psycho-cognitifs et biologiques qui sous-tendent les choix et les erreurs de jugements, une approche interdisciplinaire est nécessaire. Une approche biologique et éthologique, grâce à l'étude comparative des primates non humains, est indispensable pour nous éclairer sur les mécanismes cognitifs nécessaires à la maximisation des gains, et l'apparition des erreurs de jugement sur le plan de l'évolution de ces comportements. De la même façon, comprendre les facteurs contextuels qui influencent les primates non humains dans ces situations permet d'affiner les hypothèses concernant l'impact des pressions sélectives. En complément à cette démarche, l'approche ontogénétique est également pertinente car le développement cognitif bien connu chez les enfants humains apporte une échelle de comparaison supplémentaire par rapport aux mécanismes biologiques impliqués chez les primates. Cette approche permet également de mieux identifier l'origine de certaines erreurs de jugement, qui pourrait être due à une immaturité (ou absence) des fonctions cognitives (expérience et mémoire, contrôle de soi, etc.).

Enfin, l'économie expérimentale permet de modéliser et d'analyser ces comportements en quantifiant le poids de ces erreurs dans la prise de décision. En effet, cette quantification est permise par l'analyse des choix dans le contexte des théories économiques telles que EUT et CPT, majoritairement mise en œuvre dans chez les adultes. Utilisée de manière parcimonieuse et après validation, ces deux modèles théoriques permettent de comparer directement des paramètres tels que les coefficients d'aversion à la perte et/ou au risque chez toutes les espèces considérées.

Bien que de plus en plus d'études portent sur ces questions et que de nombreux scientifiques reconnaissent l'intérêt d'une telle approche interdisciplinaire (Camerer, 1999; Glimcher *et al.*, 2009; MacLean *et al.*, 2011; Stevens, 2008) cette démarche est peu commune. Une limite essentielle est l'accès à un nombre d'espèces suffisamment important pour proposer une comparaison solide. Un deuxième obstacle est la mise en œuvre d'une tâche expérimentale suffisamment simple pour pouvoir être proposée de manière non verbale, mais permettant

d'analyser les mécanismes de la décision à la fois en situation ambiguë et en situation risquée, quelle que soit l'espèce ou l'âge des sujets considérés. Pour contourner ces obstacles j'ai choisi de mettre en œuvre dans ce travail le test d'échange risqué (*Food gambling task*) dont le principe sera plus longuement décrit dans la partie Matériel et Méthodes (Chapitre 2).

Dans la première partie de mon travail, l'objectif était d'étudier les prises de décisions en situation risquée, chez les primates non humains, chez les enfants et chez les adultes. Dans cette optique, le test d'échange est proposé de telle manière que les sujets ont les moyens d'évaluer les probabilités associés aux bénéfices attendus de leur choix. En modulant les probabilités au cours du test, il est possible de comparer l'influence des probabilités sur les choix à l'influence de la mémoire des gains ou pertes reçus antérieurement. J'associe également à ce travail l'analyse des données dans le cadre des modèles (EUT et CPT notamment) issus de l'économie expérimentale, ce qui permet d'étudier si certains biais sont détectés chez les primates non humains et surtout de les évaluer de manière quantitative (Chapitre 3).

Dans une deuxième partie j'ai également vérifié l'influence de ces facteurs dans le contexte d'ambiguïté chez les primates non humains et chez les enfants. On sait que chez l'homme adulte les choix et les erreurs de jugement ne sont pas forcément similaires entre ces contextes, j'ai donc vérifié si cette observation était valable chez les primates non humains et les enfants (Chapitre 4).

Cette approche intégrative va donc nous permettre de mieux cerner les différences et les similitudes inter- et intra-spécifiques concernant le processus de prise de décision, que ce soit en situation risquée ou ambiguë.

Chapitre 2

Méthodes générales

1. Espèces et groupes étudiés

1.1. Primates non humains

1.1.1. Capucins bruns



Les capucins bruns (*Cebus apella*) étudiés vivent en groupe social, composé de 7 individus (3 mâles, 4 femelles). Ils sont hébergés au Giardino Faunistico di Piano dell'Abatino (GFPA) à Poggio San Lorenzo (Italie). Ils disposent d'un enclos extérieur de 60m², avec un sas d'entrée (2m²), qui est séparé de l'enclos principal par un grillage. Ils ont également un enclos intérieur, divisé en 3 loges (environ 2m² / loge) communicantes grâce à des trappes. Les individus reçoivent de la nourriture une fois par jour (fruits et légumes frais, granulés) et l'eau est disponible *ad libitum*. Pendant les sessions de tests, les individus sont isolés – dans la mesure du possible – soit dans une des loges intérieures soit dans le sas extérieur.

1.1.2. Macaques de Tonkéoan



Les macaques de Tonkéoan (*Macaca tonkeana*) étudiés vivent en groupe social composé de 7 individus (4 mâles, 3 femelles). Ils sont hébergés au Giardino Faunistico di Piano dell'Abatino (GFPA) à Poggio San Lorenzo (Italie). Ils disposent d'un enclos extérieur (100 m²) relié grâce à un tunnel grillagé à un enclos intérieur composé de 2 loges (5 et 10 m²), communicantes grâce à des trappes. Les individus reçoivent de la nourriture une fois par jour (fruits et légumes frais, granulés) et l'eau est disponible *ad libitum*. Pendant les sessions de tests, les individus sont isolés dans une des loges intérieures.

1.1.3. Orangs-outans



Les orangs-outans (*Pongo pygmaeus*) étudiés se trouvent au zoo de Leipzig (Allemagne). Le groupe est composé de 8 individus (1 mâle, 5 femelles et 2 juvéniles). Ils ont accès à un enclos intérieur de 230 m² et un enclos extérieur de 1680 m². La nuit, ils sont dans une salle de repos de 36m². Ils ont de l'eau *ad libitum* dans tous les enclos et de la nourriture est distribuée deux fois par jour (fruits et légumes frais, granulés et divers enrichissements). Lors des sessions de tests, les sujets sont isolés dans une salle de test de 13 m² divisée en deux loges. Les juvéniles ne sont pas séparés de leur mère durant les sessions de tests (i.e. ils les accompagnent généralement dans la loge).

1.1.4. Gorilles

Plusieurs groupes de gorilles (*Gorilla gorilla*) captifs ont été étudiés. Le premier groupe de gorilles étudié se trouve au zoo de Leipzig (Allemagne). Le groupe est composé de 6 individus (1 mâle, 4 femelles et 1 juvénile). Ils ont accès à un enclos intérieur de 200 m² et un enclos extérieur de 1680 m². La nuit, ils sont dans une salle de repos de 38m², divisée en 5 loges. Ils ont de l'eau *ad libitum* dans tous les enclos/salles et de la nourriture est distribuée deux fois par jour (fruits et légumes frais, granulés et divers enrichissements). Lors des sessions de tests, les sujets sont isolés dans une des loges de la salle de repos. Pour la femelle ayant un juvénile, celui-ci reste le plus souvent avec elle lors des sessions de test.

Les autres gorilles étudiés se trouvent au Centre de Primatologie du CIRMF (Centre International de Recherche Médicale de Franceville) (Gabon). Un mâle, est hébergé seul (Cola)



dans une volière intérieure de 80 m² et un enclos extérieur de 100 m² (l'hébergement en solitaire fait suite au décès récent de la femelle avec laquelle il se trouvait jusqu'alors). Il a un accès visuel à un deuxième groupe. Cet autre groupe est composé de 3 individus (1 mâle et 2 femelles), avec un enclos intérieur de 40 m² et un enclos extérieur de 120 m². La nuit, tous les individus sont dans les enclos intérieurs. Chaque enclos intérieur est également composé de plusieurs cages d'isolement (3m²). Les gorilles ont de l'eau *ad libitum* et de la nourriture est distribuée

deux fois par jour (« gâteau » le matin et fruits et légumes frais le soir). Ils reçoivent des plantes et des herbes deux à quatre fois par semaine. Pendant les sessions de tests, les sujets sont isolés dans la cage d'isolement.

1.1.5. Chimpanzés

Plusieurs groupes de chimpanzés (*Pan troglodytes*) ont été étudiés. Un premier groupe composé de 9 individus a été étudié au zoo d'Édimbourg (Écosse). Les chimpanzés ont accès à un enclos intérieur de 130 m² et un enclos extérieur de 300 m². Ils ont de l'eau *ad libitum* dans tous les enclos et de la nourriture est distribuée deux fois par jour (fruits et légumes frais, granulés et divers enrichissements). Lors des sessions de tests, les sujets sont isolés dans une des loges intérieure de 4 m².



Les autres chimpanzés se trouvent au Centre de Primatologie du CIRMF (Centre International de Recherche Médicale de Franceville) (Gabon). Des individus appartenant à 5 groupes sociaux différents ont été étudiés (chaque groupe était composé de 4 à 10 individus). Ils avaient un enclos intérieur de 100 m² avec un accès à une cour extérieure de 200 m² un jour sur deux (sorties en alternance entre deux groupes). Chaque enclos intérieur est également composé de cages d'isolements (2 m²) dans lesquelles les individus sont testés. Ils ont de l'eau *ad libitum* et de la nourriture est distribuée deux fois par jour (« gâteau » le matin et fruits et légumes frais, fruits et légumes le soir).

1.1.6. Bonobos

Les bonobos (*Pan paniscus*) étudiés se trouvent au zoo de Leipzig (Allemagne). Le groupe est composé de 9 individus (3 mâles, 4 femelles et 2 juvéniles). Ils ont accès à un enclos intérieur de 230 m² et un enclos extérieur de 1300 m². La nuit, ils sont dans une salle de repos de 36 m², divisée en 4 loges. Ils ont de l'eau *ad libitum* dans tous les enclos et de la nourriture est distribuée deux fois par jour (fruits et légumes frais, granulés et divers enrichissements). Lors des sessions de tests, les sujets sont isolés dans une des loges de la salle de repos. Pour les femelles ayant un juvénile, celui-ci reste généralement avec elles lors des sessions de test.



Table 1. Détails des groupes testés (singes, grands singes, enfants, adultes). Espèces, sujets, sexe, âge (lors de leur participation à la première étude), types d'études auxquelles ils ont participé, période de test (étude risque/étude ambiguïté), lieu de test et remarques complémentaires.

Espèce	Sujet	Sexe	Age (années)	Etude Risque	Etude Ambiguïté	Période de test	Lieu de test	Commentaires / Remarques
<i>Macaque de Tonkean</i>	Raimbaud	M	9	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	
<i>Macaque de Tonkean</i>	Sherlock	M	8	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	
<i>Macaque de Tonkean</i>	Simbad	M	8	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	
<i>Macaque de Tonkean</i>	Sybille	F	8	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	
<i>Macaque de Tonkean</i>	Tanya	F	7	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	
<i>Capucin brun</i>	Raven	M	9	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	A participé à l'étude de Pelé et al. (2014)
<i>Capucin brun</i>	Samir	M	8	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	
<i>Capucin brun</i>	Paola	F	10	x		Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	A participé à l'étude de Pelé et al. (2014)
<i>Capucin brun</i>	Petula	F	10	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	A participé à l'étude de Pelé et al. (2014)
<i>Capucin brun</i>	Rosy	F	9	x	x	Aoû-Oct 2011/ Fev.-Avr. 2012	GFPA, Italie	
<i>Capucin brun</i>	Velvet	M	3	x		Aoû-Oct 2011/	GFPA, Italie	Décédé en 2012 (avant la seconde étude)
<i>Gorille</i>	Kibara	F	11	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
<i>Gorille</i>	Gorgo	M	33	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
<i>Gorille</i>	Viringika	F	20	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
<i>Gorille</i>	Louna	F	8	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
<i>Gorille</i>	Cola	M	33	x	(x)	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	A changé de groupe au cours de la seconde étude (13 sessions)
<i>Gorille</i>	Tani	F	18	x	(x)	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	A changé de groupe au cours de la seconde étude (12 sessions)
<i>Gorille</i>	Caroline	F	29			Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	N'a jamais réussi à passer la phase d'entraînement
<i>Gorille</i>	Djoutou	M	33	x		Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	Décédé en 2012 (avant la seconde étude)
<i>Orang-outan</i>	Pini	F	26	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	A participé à l'étude de Pelé et al. (2014)
<i>Orang-outan</i>	Padana	F	17	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	A participé à l'étude de Pelé et al. (2014)
<i>Orang-outan</i>	Dokana	F	26	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	A participé à l'étude de Pelé et al. (2014)
<i>Orang-outan</i>	Kila	F	14	x	(x)	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	N'a plus voulu venir lors de la seconde étude
<i>Orang-outan</i>	Raja	F	11	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
<i>Orang-outan</i>	Bimbo	M	34	x	x	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	A participé à l'étude de Pelé et al. (2014)

Espèce	Sujet	Sexe	Age (années)	Etude Risque	Etude Ambiguïté	Période de test	Lieu de test	Commentaires / Remarques
Chimpanzé	Frek	M	22	x		Jan-Avr 2011/	Edinburgh Zoo, UK	
Chimpanzé	Paul	M	21	x		Jan-Avr 2011/	Edinburgh Zoo, UK	
Chimpanzé	René	M	21	x		Jan-Avr 2011/	Edinburgh Zoo, UK	
Chimpanzé	Clara	M	33	x	X	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	
Chimpanzé	Moanda	M	34	x	X	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	
Chimpanzé	Chiquita	F	34	x	X	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	
Chimpanzé	Makoku	F	34	x	X	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	
Chimpanzé	Bakumba	M	30	x		Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	Décédé en septembre 2012 (avant la seconde étude)
Chimpanzé	Dominique	F	32	x	X	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	
Chimpanzé	Lalala	F	27	(x)		Mar-Jui 2012/	CDP, CIRMF, Gabon	A commencé les tests puis n'a plus voulu participer
Chimpanzé	Noemi	F	29	(x)		Mar-Jui 2012/	CDP, CIRMF, Gabon	A commencé les tests puis n'a plus voulu participer
Chimpanzé	Vaillant	M	35	x	X	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	
Chimpanzé	Nuria	F	28	x	X	Mar-Jui 2012/Sep-Dec 2012	CDP, CIRMF, Gabon	
Chimpanzé	Boubou	M	12	x		Mar-Jui 2012/	CDP, CIRMF, Gabon	
Bonobo	Kuno	M	18	x	X	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
Bonobo	Joey	M	32	x	X	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
Bonobo	Ulindi	F	21	x	X	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
Bonobo	Luiza	F	10	x	X	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
Bonobo	Yasa	F	20	x	X	Fev-Mai 2011/Sept-Fev 2012	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	
Bonobo	Jasongo	M	24	x		Fev-Mai 2011/	WKRPC, Leipzig Zoo, Allemagne	

(x) : le sujet n'a pas complété assez de sessions pour être pris en compte dans les analyses

Enfants	Etude 1 : risque en condition ordonnée				Etude 2 : risque en condition aléatoire		Adultes	Etude 2 : risque en condition aléatoire	
	Gains croissants		Gains décroissants		Filles	Garçons		Hommes	Femmes
	Filles	Garçons	Filles	Garçons					
Enfants 3-4 ans	12	12	12	12			18-22 ans (étudiants)	24	86
Enfants 4-5 ans	12	12	12	12	12	12	18-25 ans	34	38
Enfants 5-6 ans	12	12	12	12	12	12	26-34 ans	18	24
Enfants 6-7 ans	12	12	12	12	12	12	35-42 ans	17	21
Enfants 7-8 ans	12	12	12	12	12	12	42 ans et plus	25	25
Enfants 8-9 ans	12	12	12	12	12	12			
Total	288				120		Total	312	
Période de test	Fev-Mai 2010				Fev-Mai 2011		Période de test	Oct-Dec 2012 / Oct - Dec 2013	

1.2. Primates humains

1.2.1. Enfants

Les données utilisées ont été recueillies au zoo d'Édimbourg entre 2010 et 2011. Les enfants sont recrutés lors de leur visite au zoo accompagnés de leurs parents. J'ai testé 288 enfants âgés de 3 à 8 ans révolus et une stagiaire de master 2, Elsa Batôt, a recruté et testé 120 enfants âgés de 4 à 8 ans révolus, dans les mêmes conditions (Table 1).

1.2.2. Adultes

J'ai supervisé 4 stagiaires de Master 1 qui ont recruté et testé un total de 338 adultes entre 2012 et 2013 (Anne-Cécile Dubois et Elizabeth Klenschi ; Solène Loiseau et Timothée Reichlin). 115 étudiants – âgés de 18 à 35 ans (moyenne d'âge : 21 ans) - en L3 de psychologie, ont été testés pendant leurs séances de TD. De plus, 223 adultes – âgés de 18 à 81 ans (moyenne d'âge : 35 ans) ont été recrutés et testés à différentes occasions sur différents sites à Strasbourg, dans un espace aménagé pour permettre l'isolement visuel par rapport au passage éventuel d'autres personnes (lors de la Fête de la Science, au palais Universitaire de Strasbourg, à l'Université populaire de Strasbourg, et sur le campus du CNRS de Strasbourg à Cronembourg).

2. Procédures de tests et études réalisées

2.1 Procédure expérimentale

En vue de comparer directement les résultats entre les espèces, la procédure expérimentale a été aménagée de manière à s'ajuster au mieux aux différentes espèces testées. De plus, notre approche se base sur le volontariat des sujets (e.g. renforcement positif uniquement), ils peuvent donc cesser leur participation à tout moment de la session.

Le dispositif utilisé repose sur un jeu d'échange mimant des choix en situation risquée ou ambiguë. Il s'agissait d'une tâche d'échange de nourriture (via l'utilisation de loteries) entre le sujet et l'expérimentateur.

A chaque essai, l'expérimentateur est assis en face du sujet et présente dans une main la dotation de nourriture initiale (un morceau de gâteau de taille moyenne, de 2 x 2 x 0,5 cm) et dans l'autre main un plateau rectangulaire de six coupelles alignées. Chacune de ces coupelles contient soit un petit gâteau (1 x 1 x 0,5 cm), un gâteau moyen (identique à l'allocation

initiale), soit un grand gâteau (4 x 4 x 0,5 cm). En cas de loteries présentant des gâteaux de tailles différentes, ceux-ci sont toujours ordonnés dans le même ordre : les plus grands sont toujours dans les coupelles situées les plus à gauche tandis que les petits gâteaux sont dans les coupelles les plus à droites (Figure 5). Pour le sujet, le morceau de taille moyenne initial (la dotation) correspond à l'option sûre et les six coupelles correspondent à une loterie et représentent ainsi l'option risquée.

L'expérimentateur tend ensuite la dotation initiale au sujet, et lui présente sa main ouverte (paume vers le haut) afin que le sujet, s'il le souhaite, puisse lui rendre la dotation initiale. A chaque essai, le sujet a le choix de garder son gâteau moyen reçu initialement ou de l'échanger pour obtenir une récompense choisie de manière aléatoire parmi les six coupelles. S'il garde / mange directement le gâteau, l'essai prend fin, et l'expérimentateur remplit les coupelles en vue de la loterie suivante. Si le sujet échange, il reçoit l'une des récompenses présentées dans les coupelles puis l'essai prend fin.

Les loteries utilisées ont des probabilités de gains et de pertes variables, dont deux loteries « contrôle », l'une contenant uniquement des grands gâteaux (100% de chances de gains) et l'autre contenant uniquement des petits gâteaux (100% chances de pertes). Les probabilités de gains et de pertes varient d'une loterie à l'autre.

Dans une situation risquée, le sujet peut évaluer les probabilités d'obtention de chacune des récompenses potentielles, sans savoir celle qu'il obtiendra. Cela se traduit dans notre dispositif expérimental par le fait que le contenu des 6 coupelles est visible pendant toute la durée du test pour le sujet (Articles 1, 2 et 3). Afin de recréer une situation ambiguë, le dispositif utilisé est le même sauf que des caches sont ajoutés sur deux des 6 coupelles. Il est possible de faire varier le niveau d'ambiguïté, de très faible (information non visible mais qui peut être devinée par le sujet s'il a compris que les grands gâteaux étaient toujours à gauche et les petits toujours à droite) à un niveau d'ambiguïté fort (aucun moyen d'évaluer les probabilités exactes ou de les deviner) (Articles 4 et 5).

Cette méthode présente plusieurs avantages. Comme il s'agit d'un jeu non verbal, il peut être mis en œuvre chez les primates non humains comme chez les enfants (même en bas âge) et les adultes. Pour faciliter la compréhension du jeu, l'utilisation de nourriture permet au sujet d'avoir immédiatement le résultat de son choix (« j'ai échangé et j'ai reçu un plus grand gâteau, j'ai gagné », « j'ai échangé et j'ai reçu un petit gâteau, j'ai perdu », « je préfère garder

mon gâteau initial plutôt que de le jouer »). Les individus étaient placés en situation risquée puisqu'ils avaient la possibilité de voir les chances de gains et de pertes (en fonction de la taille des gâteaux et du nombre présentés). De plus, en donnant au sujet une pièce initiale de nourriture, nous ajoutons une possibilité de perdre.

L'utilisation de six coupelles nous offre un choix conséquent de loteries et de nombreuses possibilités, en fonction de l'étude concernée. Les récompenses sont définies à l'avance mais choisies de manière aléatoire (utilisation d'un logiciel gratuit, randomizer.org).

Pour éviter un effet de satiété, le nombre de loteries présentés par sujet et par session dépend de l'espèce testée, et de l'expérience considérée (voir détails méthodes dans chaque article présenté). Quelle que soit l'espèce testée, le nombre de tests maximal par session, le nombre maximal était de 24 tests.

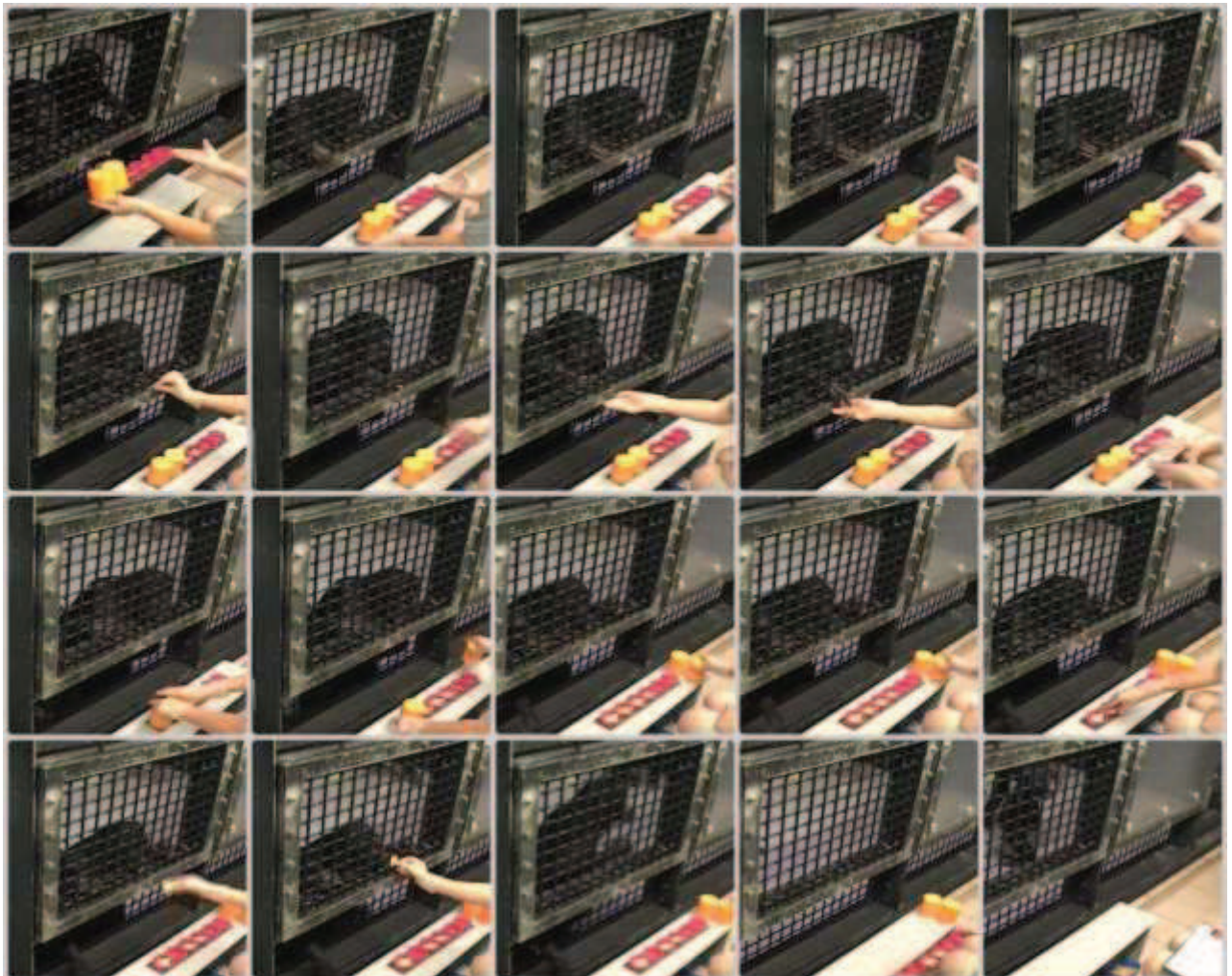


Figure 5. Déroulement d'un test (Un test = une loterie) en situation ambiguë chez un bonobo.

2.2. Entraînement à l'échange chez les primates non humains

Certains primates n'ayant jamais été entraînés à échanger ou rendre un objet à un expérimentateur, une partie du travail a consisté à familiariser ces sujets avec la tâche d'échange (cf. (Pelé *et al.*, 2014; Pelé, Thierry, *et al.*, 2010) pour les individus déjà entraînés avec une méthode similaire).

Pour aider le sujet à se focaliser sur la tâche et pour éviter tout effet lié à des interactions sociales (i.e. dominé / dominant), chaque individu est testé à proximité de son groupe, mais isolé dans une cage. La première étape de l'entraînement est donc de les habituer à être isoler temporairement de leurs congénères sans que cela induise un stress. Ensuite, pour les individus complètement naïfs, l'entraînement à l'échange se déroule en 3 phases. Le critère pour passer d'une phase à la suivante est fixé à 90% de réussite sur 1 session ou 80% de réussite sur 2 sessions consécutives. Chaque session d'entraînement est composée de 12 essais. Pour les individus déjà familiers avec la tâche d'échange, ils reprennent l'entraînement à la phase 2 (« échange quantitatif »). Les individus sont testés une fois par jour, uniquement lorsqu'ils choisissent de venir participer.

L'objectif de cet entraînement est de les entraîner d'une part à rendre la dotation initiale pour obtenir autre chose, tout en leur laissant un contrôle sur ce choix (i.e. il n'y a pas de mauvaise réponse et garder un gâteau moyen n'entraîne pas de « sanctions »).

2.2.1. Isolement des individus

Certains individus sont tout d'abord entraînés à être isolés. Pour ceux-là, (grands singes CIRMF, zoo d'Édimbourg, et quelques capucins et macaques), j'utilise une approche basée uniquement sur des techniques de renforcement positif, avec une durée d'entraînement variable en fonction des individus. Tous les grands singes du zoo de Leipzig – excepté 2 femelles bonobos, Luiza et Ulindi – étaient habitués à être isolés au début de ce travail.

Le principe est toujours le même quelle que soit l'espèce. Je présente au sujet une nourriture appétente (ex : grains de raisins) afin de le faire entrer dans la zone souhaitée. Lorsqu'il est entré, il reçoit sa récompense. Une fois que le sujet est confortable avec cette première étape, l'expérimentateur le laisse venir et se place vers la fermeture de la trappe, en touchant / manipulant le mécanisme, mais sans le fermer. L'animal est récompensé lorsqu'il reste dans la zone de test tandis que l'expérimentateur manipule la trappe. Une fois cette étape passée,

l'expérimentateur ferme la trappe lorsque le sujet est à l'intérieur et le récompense. La durée d'enfermement est très courte au départ (quelques secondes) puis augmente progressivement au fil des essais. Une session de test dure entre 10 et 20 minutes, il est important que le sujet soit à l'aise tout au long de la session. Lorsque le sujet ne présente pas de signe de stress lorsqu'il est enfermé et isolé quelques secondes / minutes après avoir été récompensé, la phase suivante (phase 1) peut commencer.

Lors de l'ouverture de la trappe, il faut être vigilant aux comportements des autres individus du groupe afin que le sujet testé ne soit pas au cœur d'interactions agonistiques indésirables créées par sa sortie de zone de test. Lorsqu'un individu très dominé est prêt à sortir, une récompense finale est donnée au sujet pour le faire patienter en cage d'isolement pendant qu'en parallèle des enrichissements (petits morceaux de nourriture) sont distribués afin de distraire les autres individus du groupe dans le reste de l'enclos. Dès que ceux-ci sont occupés, le sujet testé est relâché.

Au cours de la session, si l'animal présente des signes de stress ou du désintérêt pour la tâche, l'expérimentateur le relâche le plus rapidement possible en suivant cette procédure.

2.2.2. Phase 1 : échange qualitatif

Il s'agit tout d'abord d'apprendre au sujet à rendre un objet (par exemple un cube en plastique) pour en échange recevoir un morceau de nourriture (par exemple un grain de raisin frais ou un petit morceau de gâteau).

L'expérimentateur s'installe en face du sujet à une vingtaine de centimètres du grillage, en lui présentant ses deux mains, paumes vers le haut. L'une des mains contient l'objet et l'autre main contient la récompense (e.g. le morceau de nourriture). Lorsque le sujet a regardé les 2 mains de l'expérimentateur, ce dernier lui tend l'objet à travers le grillage et attend que le sujet le prenne. Ensuite, avec sa main vide l'expérimentateur pointe le morceau de nourriture toujours visible dans son autre main puis pointe l'objet que tient le sujet. Puis il présente sa main vide devant le sujet afin que celui-ci dépose l'objet dedans. L'expérimentateur répète sa demande autant de fois que nécessaire. Si le sujet se désintéresse de l'objet reçu ou de la récompense à obtenir, l'expérimentateur recommence depuis le départ.

Lors des premiers essais, l'expérimentateur donne la récompense au sujet dès que celui-ci met l'objet hors de sa cage (i.e. même en le lançant ou de manière accidentelle). Au fur et à

mesure des essais, le sujet obtient la récompense uniquement s'il dépose l'objet dans la main de l'expérimentateur avec un geste précis et net.

La procédure d'échange est ensuite la même pour les autres phases d'entraînement.

Tous les gorilles, chimpanzés et bonobos (n=28) ont passé cette phase. Entre 2 et 4 sessions ont été nécessaires, excepté pour un gorille, Louna (la plus jeune de tous les primates non humains testés), qui a eu besoin de 24 sessions pour rendre correctement l'objet.

Une fois cette étape validée, il s'agit d'apprendre au sujet à échanger de la nourriture contre une autre nourriture. Dans ce cas, l'expérimentateur donne au sujet un morceau de nourriture non préférée (par exemple un morceau de céleri) et lui présente un morceau de nourriture plus appétente / préférée (par exemple un grain de raisin frais ou un morceau de gâteau). Au début des essais, le sujet reçoit la récompense même s'il rend un morceau partiel de ce qu'il a reçu initialement mais à la fin de cette étape, une validation n'est enregistrée que lorsque le sujet est capable de rendre le morceau de nourriture intact (i.e. sans l'avoir croqué ou léché) à l'expérimentateur. Les 28 individus concernés ont passés cette phase en 2-3 sessions.

2.2.3. Phase 2 : échange quantitatif

Il s'agit cette fois d'apprendre au sujet à rendre un petit morceau pour obtenir un plus grand morceau de la même nourriture. La nourriture utilisée ici est celle qui sera utilisée lors des tests, à savoir des gâteaux de type Petit Beurre ou des gâteaux secs de type Wasa. La taille finale des gâteaux proposés est la suivante : petits gâteaux (1 x 1 x 0,5 cm), moyens (2 x 2 x 0,5 cm) ou grands (4 x 4 x 0,5 cm).

Nous leur proposons dans un premier temps d'échanger un petit gâteau contre un grand gâteau. Comme lors des étapes précédentes, au début des essais, le sujet reçoit la récompense même s'il rend partiellement le gâteau initial mais au fur et à mesure des essais le gâteau initial doit être rendu intact pour que le sujet obtienne la récompense. Lorsque cette étape est validée –suivant le même critère que précédemment, i.e. une session de 12 tests avec 90% d'échange ou deux sessions consécutives avec 80% d'échange – les individus doivent ensuite échanger un petit gâteau pour en obtenir un de taille moyenne. La dernière étape consiste à leur proposer d'échanger un gâteau moyen – qui sera l'allocation initiale lors des tests – pour obtenir un grand gâteau.

Tous les individus ont été entraînés ou ré-entraînés à passer cette étape, soit un total de 43 sujets. Ils ont mis en moyenne entre 2 et 20 sessions pour réussir. Une femelle gorille,

Caroline, qui avait successivement passé les 2 premières phases n'a jamais réussi à rendre un gâteau intact et n'a donc pas participé aux tests.

2.2.4. Familiarisation avec le dispositif expérimental

Lors des sessions de tests, les individus doivent choisir entre garder leur allocation initiale ou l'échanger et recevoir le contenu de l'une des six coupelles présentées devant eux. En cas d'échange, le contenu leur est attribué de manière aléatoire.

Pour familiariser les individus au dispositif expérimental (échange contre le contenu de l'une des 6 coupelles), nous avons mis en place une dernière étape d'entraînement. Dans cette phase les sessions contiennent cette fois 13 essais. Lors des essais 1 à 4 inclus, les coupelles contiennent uniquement des grands gâteaux. Le sujet est donc sûr de gagner s'il échange. Lors des essais 5 à 8 inclus, les coupelles contiennent uniquement des gâteaux moyens, c'est-à-dire d'une taille identique à celui que le sujet reçoit au début de chaque essai. Lors des essais 9 à 12 inclus, les coupelles contiennent uniquement des petits gâteaux. Le sujet est donc sûr de perdre s'il échange. Lors du dernier essai (essai 13), les coupelles contiennent à nouveau uniquement des grands gâteaux. Il s'agit de contrôler que le sujet prête bien attention au contenu des coupelles, qu'il est capable de refuser l'échange si celui-ci n'est pas favorable (et donc comprendre qu'il a le choix d'échanger ou pas et que l'échange n'est pas systématiquement la meilleure réponse). Cette dernière étape est alors validée lorsque les sujets échangent aux essais 1 à 4 et à l'essai 13 et n'échangent pas aux essais 9 à 12. Qu'ils échangent ou pas aux essais où seuls des gâteaux moyens sont proposés n'intervient pas dans les critères de réussite de cette phase. Globalement, les individus ont eu besoin de 3 à 6 sessions d'entraînement pour valider cette phase avant de pouvoir commencer les sessions de tests.

2.3. Déroulement d'une séance chez les enfants et les adultes

Bien qu'avec les humains la possibilité de détailler les instructions existe, il est impératif que l'expérimentateur cherche à communiquer le moins possible avec le sujet de manière à maintenir la tâche la plus comparable possible quel que soit l'âge et le niveau de développement de langage des enfants.

2.3.1. Recrutement et matériel utilisé

Pour les enfants comme pour les adultes, l'expérimentateur recrute les participants en leur proposant de participer à un jeu dans lequel ils peuvent gagner des gâteaux Mikados. Pour les enfants, les adultes accompagnants signent une autorisation écrite (sous forme de lettre d'invitation et une feuille d'information décrivant le but général et les modalités de l'étude). Les enfants sont accompagnés de leurs parents durant la session de tests. L'expérimentateur demande à ceux-ci de ne pas faire de remarques ou suggestions pendant la toute la durée de la session. Si l'enfant recherche une interaction avec le parent, celui-ci doit rediriger son attention vers l'expérimentateur, sans orienter sa réponse ou lui donner des indices sur ce qu'il doit/peut faire. Si l'enfant cherche à entrer en contact avec l'expérimentateur, celui-ci répète les instructions et encourage l'enfant à rediriger son attention sur la tâche.

Pour les adultes, l'expérimentateur leur précisait qu'ils allaient participer à un jeu identique à un jeu réalisé pour les enfants, et que de fait, les gains potentiels étaient des gâteaux Mikados. De la même façon que pour les enfants, si pendant la session de test, le sujet cherche à entrer en contact avec l'expérimentateur, celui-ci répète simplement les instructions. Les individus, enfants et adultes, sont testés en une seule fois, pour une durée comprise entre 15 et 20 minutes, et pour les enfants, chaque loterie est testée deux fois.

Le matériel utilisé (plateau de six coupelles) est identique à celui utilisé pour les singes et grands singes. Les gâteaux utilisés sont des Mikados. Au début de chaque session, l'expérimentateur présente au sujet un Mikado dans chacune de ses mains, un petit et un grand. Il demande au sujet lequel il préfère recevoir. Lorsque le sujet désigne ou dit qu'il souhaite recevoir le grand, l'expérimentateur lui donne le petit en lui disant qu'il peut l'échanger avec lui pour recevoir le grand. Si le sujet rend le petit Mikado dans la main de l'expérimentateur, il reçoit le grand Mikado en échange. Si le sujet désigne le petit Mikado ou s'il ne rend pas le petit Mikado au cours de 3 essais successifs, le sujet n'est pas inclus dans le test. Avant le début du test, l'expérimentateur donne au sujet un petit sachet plastique en lui disant qu'il peut garder ses récompenses pour plus tard s'il ne souhaite pas les manger tout de suite.

2.3.2. Procédure de test

La procédure de test est similaire à celle décrite pour les primates non humains, sauf que les sujets ont le choix de les garder pour plus tard (en les mettant dans le sachet plastique). Pour

les adultes, afin qu'ils voient bien que les coupelles sélectionnées pour les récompenses l'étaient de manière aléatoire, en cas d'échange, l'expérimentateur lance un dé et le numéro obtenu correspond à la coupelle obtenue.

3. Collecte et analyse des données

Les singes et les grands singes ont participé à plusieurs sessions de tests. Un individu complétait l'étude lorsqu'il participait à 18 sessions (avec au maximum une session / jour), soit 18 répétitions pour chaque loterie concernée. Les enfants et les adultes étaient testés en une seule fois, chaque loterie étant répétée 2 fois. Dans tous les cas, les données sont ensuite codées de manière binaire, 1 = le sujet échange, 0 = le sujet n'échange pas.

D'autres remarques sont également relevées par l'expérimentateur. Par exemple, certains individus, après avoir joué, rendent la récompense obtenue. Dans ce cas, l'expérimentateur la donne de nouveau au sujet. Certains singes ou grands singes ont également exprimé des comportements de frustration lors de l'obtention d'une petite récompense (vocalisations, cracher ou jeter de nourriture, ou autre), ou de satisfaction en cas de gains (soupirs, vocalisations, hochement de la tête chez les chimpanzés par exemple) en direction de l'expérimentateur. Bien que ces données ne fassent pas l'objet d'analyse dans le présent travail elles ont cependant été relevées et répertoriées.

L'individu est toujours traité en tant que facteur aléatoire dans les modèles afin de tenir compte de la dépendance associée à la répétition des tests pour chaque individu. De plus, différents paramètres sont implémentés dans les modèles linéaires généralisés mixtes : l'effet des probabilités (gains et pertes), l'effet des récompenses déjà obtenues (à l'essai précédent ou durant la session) ou encore chez les humains l'effet du sexe, de l'âge, etc. Ces variables sont détaillées dans les parties correspondantes à chacune des études pour les espèces concernées.

Chapitre 3

Prise de décision en situation risquée

Article 1

*Prise de décision en situation risquée
chez les singes et grands singes*

Synthèse de l'article 1 : Étude de la prise de décision en situation risquée chez les primates non humains

Les animaux, tout comme les hommes, se trouvent régulièrement confrontés à des choix qui peuvent mener à des bénéfices ou au contraire à des pertes. Chez l'être humain, de nombreuses études ont montré que les individus ne sont pas toujours capables de maximiser leurs bénéfices et leurs décisions peuvent être influencées par des erreurs de jugement. Au cours de la dernière décennie, plusieurs études ont cherché à analyser ces choix chez les primates non humains. En biologie, le risque a souvent été traduit de manière expérimentale en tant que variance : l'individu a le choix entre une option sûre qui est constante et une option risquée qui est variable. Si le sujet préfère l'option sûre, il est considéré comme étant riscophobe (averse aux risques) et si le sujet préfère l'option variable, il est considéré comme étant riscophile (enclin au risque). En économie, en situation risquée, les issues sont variables mais la probabilité associée à chacune de ces issues est connue.

L'objectif de cette étude est de comparer singes et grands singes dans une situation risquée, c'est-à-dire dans une situation où les sujets peuvent évaluer leurs chances de gains et de pertes, afin d'évaluer les facteurs mis en jeu dans le processus de décisions. Il s'agit également de détecter/d'estimer s'ils commettent des erreurs de jugement, ou sont sensibles à des biais connus chez l'Homme, tels que l'aversion au risque ou à la perte, et ainsi retracer l'émergence de ces mécanismes d'un point de vue évolutif.

Chez les primates non humains, les paradigmes utilisés diffèrent souvent d'une étude à l'autre. Par exemple, l'option risquée est définie dans certains cas comme une variance des gains (option sûre : 4 croquettes, option risquée : 1 ou 7 croquettes) et, dans d'autres cas, comme des probabilités de gains variables (25, 50, 75 ou 100% de chances d'obtenir une récompense plus grande que la récompense sûre). De plus, singes et grands singes sont rarement comparés avec un même paradigme, et dans ces quelques études, peu d'espèces ont été testées. L'étude comparative la plus complète a impliqué uniquement les quatre espèces de grands singes (orangs-outans, gorilles, chimpanzés et bonobos). Enfin, certains résultats obtenus sont contradictoires (e.g. les bonobos ont été successivement décrits comme étant riscophobes puis riscophiles). La diversité des méthodes utilisées pourrait en partie expliquer ces résultats contraires. Dans notre étude, des capucins, des macaques et des grands singes (les 4 espèces) ont été testés avec le même paradigme, développé de manière à pouvoir appliquer les modèles économiques qui sont classiquement utilisés chez l'Homme

pour mesurer les comportements et les préférences des individus en situation risquée. La théorie de l'espérance d'utilité (EUT) prédit une maximisation des gains attendus et permet de mesurer le degré d'aversion au risque (le fait d'éviter l'option risquée) des individus. La théorie des perspectives (CPT) intègre le fait que les individus évaluent leurs perspectives en termes de gains et de pertes par rapport à un point de référence (leur richesse initiale) plutôt qu'en termes de résultat final net, et permet de mesurer leur degré d'aversion à la perte (chez l'être humain adulte, une perte n'a pas le même impact psychologique qu'un gain de même valeur). Les primates ont été testés dans un jeu d'échange où les récompenses sont matérialisées par des gâteaux (« *Food gambling task* »). A chaque essai, le sujet recevait un gâteau de taille moyenne, qu'il pouvait choisir de garder (option sûre) ou de jouer dans une loterie (option risquée). La loterie était matérialisée à l'aide de six coupelles alignées, chacune contenant un gâteau, de taille inférieure, identique ou supérieure au gâteau reçu initialement. Selon la loterie, en cas d'échange, le sujet pouvait donc perdre, recevoir un gâteau de même taille (neutre) ou gagner. Un total de dix-huit loteries, offrant des probabilités de gains et de pertes variables, était présenté au sujet (par session) dans un ordre aléatoire, et les récompenses obtenues étaient également choisies aléatoirement.

Globalement, les sujets ont effectué leurs choix en se basant sur les chances de gains : plus celles-ci diminuaient, moins ils jouaient. Il semblerait que les sujets se soient basés sur le nombre de grands gâteaux visibles pour décider d'échanger ou non. Ceci peut être interprété comme un proxy pour évaluer la probabilité d'un gain à une loterie donnée, et indique donc une certaine capacité à estimer les chances de gains et de pertes. Les modèles économiques ont mis en évidence que l'aversion au risque diffère selon les espèces : les bonobos sont significativement plus averses au risque que les orangs-outans et les macaques. Concernant l'aversion à la perte, il existe une tendance similaire. Cependant, nos résultats indiquent également une importante variabilité interindividuelle, et cette différence n'est pas significative entre les espèces. Toutes les sujets présentent une distorsion des probabilités similaires : les individus ont tendance à surestimer les faibles probabilités et sous-estimer les fortes probabilités. Enfin, "l'effet main chaude", une erreur de jugement connue chez les humains, a été également détectée chez toutes les espèces. Nous concluons que les modèles conçus pour les humains sont pertinents pour analyser les comportements d'autres espèces de primates, et peuvent nous aider à comprendre les origines évolutives de nos propres décisions.

Do primates dislike risk or loss? An answer from experimental economics

Romain A.^{1,2}, Broihanne M.-H.³, Call J.^{4,5}, Thierry B.^{1,2}, Wascher C.A.F.^{1,2,6}, De Marco A.^{7,8}, Verrier D.⁹, Dufour V.^{1,2}

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien
Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France

² Université de Strasbourg, Strasbourg, France

³ Laboratoire de Recherche en Gestion et Economie, EM Strasbourg Business School,
Université de Strasbourg, Strasbourg, France

⁴ School of Psychology and Neuroscience, University of St Andrews, St Andrews, UK

⁵ Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig, Germany

⁶ University of Valladolid, Valladolid, Spain

⁷ Fondazione Ethoikos, Radicondoli, Italy

⁸ Parco Faunistico di Piano dell'Abatino, Poggio San Lorenzo, Italy

⁹ Centre International de Recherche Médicale de Franceville, Centre de Primatologie,
Franceville, Gabon

Manuscrit soumis à Plos One

Abstract

Choices involving benefits and/or losses are fundamental in humans and other animals. Under risk, according to economic assumptions, individuals should consider expected benefits in relation to expected costs before making a decision. We also know from experimental studies that decisions can be influenced by judgment errors but the evolutionary origins of the mechanisms involved remain unclear. Indeed, findings on risk preferences in primates often report contradictory results. Our study aims to compare the choices under risk of several primate species to the predictions of two theoretical models often used in economics: the Expected Utility Theory (EUT) and the Cumulative Prospect Theory (CPT). While EUT predicts a maximisation of expected revenues, CPT allows discriminating between gains and losses relative to a reference level (or an initial wealth). Non-human primates' choices were assessed in a series of lotteries, i.e. food-gambling tasks, in which they could bet some food to obtain a larger amount but with the risk of losing it. Under EUT, we found a gradient in risk attitudes with bonobos being more risk-averse than orangutans and macaques. Using CPT, we found no significant differences between species in the loss aversion parameter. Probability distortion was almost similar across all species. Moreover, the "hot hand effect", a well-known error of judgment observed in humans making decisions under risk, was also detected. We conclude that models designed for humans could be relevant for other primate species, and could be applied to retrace the origins of our own decisions.

Keywords: risk, decision making, gambling, economics, Expected Utility Theory, Cumulative Prospect Theory, primates.

1. Introduction

Bartering, trading and investing are human activities for which wrong choices can have dire consequences. Animals also face situations such as predator avoidance and foraging under duress, in which wrong decisions can have deleterious consequences. Traditional views of economic decision making under risk assume that people are self-interested and maximize their gains (Fehr & Schmidt, 1999). The common perspective on decision making in animals is that, like humans, they generally prefer certain outcomes (Holt & Laury, 2002; Kacelnik & Bateson, 1996). But experimental studies tend to show that individuals' preferences can change depending on the condition under which they make their choices (humans: (Ellsberg, 1961); animals: (Bateson, 2002; Heilbronner & Hayden, 2013)). Three conditions are distinguished in economics: (1) *certainty*, where the subject knows the outcome of its choice, (2) *risk*, where the subject knows the probabilities associated with the potential outcomes of its choice, and (3) *uncertainty*, where the subject is ignorant of the probabilities associated with the potential outcomes of its choice (Knight, 1921; Luce & Raiffa, 1957). Henceforth, we will analyse non-human primates' decision making under *risk*.

Since last decades, biologists are deeply interested in investigating the foundation of human decision making under risk. Indeed, comparing human and nonhuman behaviour in this domain allows researchers to make inferences about not only the evolutionary history of a species, but also the socio-ecological pressures (past or present) that it may experience (Haun *et al.*, 2011; Heilbronner *et al.*, 2008). Thus, biologists have focused on the adaptive value of attitudes towards risk. When testing decision under risk in animals, they have mostly used food choice paradigms, measuring responses to varying outcomes (De Petrillo *et al.*, 2014; Kacelnik & Bateson, 1997; MacLean *et al.*, 2011). In these paradigms, subjects have to choose between two options: a constant option where the amount of food is held constant from one trial to the next (e.g., 4 grapes in every trial), or the variable option where the amount of food varies between trials (e.g., either 1 or 7 grapes in each trial). The two options are leading on average to the same expected outcomes. When subjects choose the constant option, they are considered "risk-averse" because they refuse variations in delivery, whereas those that choose the variable option are considered "risk-seeking". Several studies report that starlings (*Sturnus vulgaris*) (Bateson, 2002), rhesus macaques (*Macaca mulatta*) (Hayden *et al.*, 2008), brown capuchins (*Sapajus spp.*) (De Petrillo *et al.*, 2014) and chimpanzees (*Pan troglodytes*)

(Heilbronner *et al.*, 2008) prefer the variable option, and are described as “risk-seeking”, while bonobos (*Pan paniscus*) prefer the constant option, and are considered as “risk-averse” (Heilbronner *et al.*, 2008). More recently, Haun and colleagues confronted chimpanzees, bonobos, orangutans (*Pongo pygmaeus*) and gorillas (*Gorilla gorilla*) with a situation in which subjects could visually assess the frequency of gains and the value of rewards in two options, one variable and the other constant (Haun *et al.*, 2011). Apes decreased their choice of the variable option as its expected value (EV) – the probability of receiving a reward multiplied by the amount of the reward – decreased. Authors reported that all great ape species, including bonobos, exhibit risk-seeking, which contrast with results from Heilbronner and colleagues (Heilbronner *et al.*, 2008). Contrasts between bonobos and chimpanzees have been attributed to the different feeding ecologies of these species. Proctor and colleagues (2014) involved capuchins (*Cebus apella*), chimpanzees and humans in standard choices task (based on a modified Iowa Gambling Task) (Proctor *et al.*, 2014). Authors assess subjects’ reactions to both variability in the pay-out structure and overall payoffs. Chimpanzees, like humans, maximised their gains better than capuchins, but individual differences in strategies were found in apes (but not in capuchin monkeys).

Lately, neurophysiologists also investigated neural activation under risk in macaques (Monosov & Hikosaka, 2013; O’Neill & Schultz, 2010; So & Stuphorn, 2012; Yamada *et al.*, 2013). In these tasks, subjects had the choice between two options, with the possibility to assess the probability of winning as well as the EV of each option. In most studies macaques preferred the risky option and were considered as risk-seeking. However, with the exception of Yamada and colleagues (2013) and our team (Pelé *et al.*, 2014) no study explored non-human primates’ decision under the framework of decision making theories. Yamada and colleagues (Yamada *et al.*, 2013), analysed macaques’ responses under EUT (Expected Utility Theory) framework. Expected Utility Theory states that the decision-maker chooses among risky prospects the one with the highest expected utility value (Von Neumann & Morgenstern, 1944). Under EUT, the concavity of the utility function determines the degree of risk aversion. Interestingly, they found that macaques were risk-averse, which contrasts with earlier work from several studies that concluded to risk-seeking attitudes in the same species (Hayden & Platt, 2007; Heilbronner & Hayden, 2013; Long *et al.*, 2009; O’Neill & Schultz, 2010; So & Stuphorn, 2010, 2012; Watson *et al.*, 2009). These discrepancies question earlier conclusion

on the link between feeding ecology and attitudes towards risk, and highlight the importance of direct comparisons and analyses with the same methods.

In humans, decisions sometimes deviate from EUT predictions (Plott & Smith, 2008; Tversky & Kahneman, 1981). Cumulative Prospect Theory (CPT) was developed to account for such deviations (Tversky & Kahneman, 1974, 1992). CPT differs from EUT in two ways. First, value is assigned to outcomes relative to a reference point rather than to final wealth (Kahneman & Tversky, 1979) so that they are evaluated in terms of gains and losses and losses are weighted more heavily than gains (loss aversion). Second, the model includes a non-linear probability weighting function, which takes into account the fact that individuals distort probabilities: overweighting chances in the domain of gains, underweighting them in the domain of losses (Kahneman & Tversky, 1979; Tversky & Kahneman, 1974, 1981). Like in humans (Tversky & Kahneman, 1974), the evaluation of outcomes could be subjective in non-human primates. For instance, several errors of judgments have been reported in monkey and great ape species. Chen and colleagues reported that brown capuchin monkeys were sensitive to a “reference point” (Chen *et al.*, 2006) and, in a subsequent study, to loss-aversion (Lakshminarayanan *et al.*, 2011) (but see (Silberberg *et al.*, 2013) but they do not estimate the loss-aversion parameter. Recently, Blanchard and colleagues showed that macaques exhibited a hot-hand effect (“the more I win, the more I play”) when performing a novel gambling task (Blanchard *et al.*, 2014). The presence of judgment errors in several species could indicate fundamental driving forces in the evolution of decision making under risk. It may indicate the use of cognitive rules of thumb that once evolved to enable individuals to survive in critically dangerous situations (Wilke & Barrett, 2009).

The aim of our study was to analyse attitudes towards risk in a larger number of species, including monkeys and great apes. By applying EUT and CPT models, we aimed at characterizing their preferences under risk and also detect potential errors of judgments. Our approach is the first to estimate parameters under EUT and under CPT over a lot of different species. In addition, Paglieri and colleagues (2014) recently pointed that the “risk of losing”, a missing component in most tasks may be crucial as it may be perceived distinctly from a “failing to win”. Our approach involves this losing component that, within CPT framework, is needed to estimate a loss aversion parameter.

As usually done in humans, we tested non-human primates using lotteries. To do so, we designed a gambling task based on an exchange procedure. We presented great apes

(orangutans, gorillas, chimpanzees and bonobos) and monkeys (brown capuchin monkeys and Tonkean macaques, *Macaca tonkeana*) with a gambling game in which subjects received an initial reward that they could either choose to eat (the safe option) or gamble in a lottery (the risky option). The lottery consisted of a set of six cups containing visible food. If the subjects gambled (exchanged) the initial allocation, they received the content of one randomly chosen cup. We manipulated the expected value of the lottery by using lotteries of rewards that were larger, identical to, or smaller than the initial (safe) allocation. This setup allowed us to add the losing component, since subjects could lose the initial allocation and receive less than what they had in hand. The inclusion of multiple primate species allowed us to investigate whether choices under risk were made similarly by all species or, if, on the contrary, some species showed peculiarities that could throw some light on the evolution of return maximization and attitudes towards risk.

2. Materials and Methods

2.1. Subjects and ethics statement

Forty-two subjects took part in the study: 6 brown capuchin monkeys, 5 Tonkean macaques, 6 orangutans, 7 gorillas, 12 chimpanzees and 6 bonobos. Location, age and sex are detailed in Table S1. Capuchin monkeys and Tonkean macaques were maintained at the Giardino Faunistico di Piano dell'Abatino (GFPA) in Poggio San Lorenzo (Italy). They were socially housed and had access to indoor and outdoor enclosure, with regular feedings, weekly enrichment and water *ad libitum*. For each test session, subjects willingly entered a room of 5 m² that temporarily separated them from the others for about 15 minutes, before returning to the group. Research was non-invasive and strictly adhered to the legal requirements of Italy. IACUC approval was not necessary because no special permission for the use of animals in purely behavioral or observational studies is required in Italy. Six orangutans, four gorillas and six bonobos were housed at the Wolfgang Köhler Primate Research Center (WKPRC) in the Leipzig Zoo. Groups of apes were housed in semi-natural indoor and outdoor enclosures with regular feedings, daily enrichment and water *ad libitum*. For each test session, subjects were also invited to temporarily separate from the group, in a room of 7 m². Research was non-invasive and strictly adhered to the legal requirements of Germany. IACUC approval was not necessary because no special permission for the use of animals in purely behavioral or

observational studies is required in Germany. Three chimpanzees were housed in a social group of 18 individuals at “Budongo Trail” in Edinburgh Zoo (Scotland). They had access to indoor and outdoor enclosures, with regular feedings, daily enrichment and water *ad libitum*. For each test session, subjects were invited to temporarily separate from their group, in a room of 5 m². Research strictly adhered to the legal requirements of United Kingdom. Permission for this behavioral study was granted by the Royal Zoological Society of Scotland. Nine chimpanzees were maintained at the Centre de Primatologie of the Centre International de Recherche Medicale de Franceville (CIRMF) in Gabon. They were socially housed and had access to indoor and outdoor enclosures, with regular feedings, weekly enrichment and water *ad libitum*. For each test session, subjects were invited to separate temporarily from their group, in a room of 5 m². Our protocol followed the ethical guidelines of our institution and the recommendations of the Gabonese government, and no invasive experiments were carried out. This study was conducted with the approval of the CIRMF scientific committee in Gabon via a research agreement (n°045/2011/CNRS). For all subjects, animal husbandry and research complied with the “EAZA Minimum Standards for the Accommodation and Care of Animals in Zoos and Aquaria”, the “WAZA Ethical Guidelines for the Conduct of Research on Animals by Zoos and Aquariums” and the “Guidelines for the Treatment of Animals in Behavioral Research and Teaching” of the Association for the Study of Animal Behavior (ASAB), as well as the PLOS ONE's guidelines for non-human primate experiments.

Subjects voluntarily participated in the study and were never food or water deprived. Procedures were non-invasive (i.e. purely behavioral study) and subjects could choose to stop participating at any time. Some subjects had participated in a variety of cognitive tests, some of which included exchange tasks (Table S1). All individuals were trained to exchange food items of different sizes with a human experimenter prior to this study by the experimenter who conducted the tests (see supporting information).

2.2. Apparatus and experimental procedure

For each trial the experimenter sat in front of the subject's compartment, holding an initial reward (a medium-sized piece of cracker measuring 2 x 2 x 0.5 cm) in one hand, and the lottery (a tray holding six aligned plastic cups, each containing either one small cracker measuring 1 x 1 x 0.5 cm, one medium cracker measuring 2 x 2 x 0.5 cm, or one large cracker measuring 4 x 4 x 0.5 cm – see Figure 1) in the other hand.



















The experimenter checked that the subject saw the contents of the cups, and then gave the initial reward to the subject whilst showing the six-cup tray. Next, the experimenter held out her empty hand, offering the subject the chance to give the initial reward back and to gamble. If the subject chose to keep the initial reward, the trial ended. If the subject gambled, s/he received the contents of one of the six cups (previously assigned on a random basis). While the subject consumed the reward (either the initial reward or the lottery reward), the experimenter refilled the cups out of sight of the subject before administering the next trial. The contents of each cup were changed in every trial. Eighteen different lotteries (C_N) of rewards were presented in a random order to prevent any learning effect (see supporting information, videos S1 and S2). The expected value of each lottery corresponded to the volume of the potential rewards multiplied by the chance of obtaining them (lotteries and their associated expected values are detailed in Table 1). Subjects took part in 18 sessions (except one chimpanzee, Bou who took part in 13 sessions), and each session includes one instance of each lottery.

The great apes took part in one session of testing (18 trials) and the monkeys had half a session of testing (9 trials) per day to prevent satiety.



Figure 1. Set-up presented to primates: a tray of six plastic cups, containing different sized rewards. Two cups contain one piece of large cracker (left positions), two cups contain one piece of medium cracker (middle positions), and two cups contain one piece of small cracker (right positions). Here, the combination presented is C8. Large size: 4 x 4 x 0.5 cm. Medium size: 2 x 2 x 0.5 cm. Small size: 1 x 1 x 0.5 cm

Table 1. Details of lotteries (ordered according to their expected value here, but presented randomly during a session). Expected value = *volume of the expected rewards x chances of obtaining them*. Each lottery presents 6 potential rewards, presented in the cups. Large square represents large reward, medium square represents medium reward and small square represents small reward. The volume of a large reward is 8 (4 x 4 x 0.5 cm), medium is 2 (2 x 2 x 0.5 cm) and small is 0.5 (1 x 1 x 0.5 cm). For instance, lottery 5 presents 3 large, 1 medium, 2 small, $EV_{C5} = (3 \times 8/6 + 1 \times 2/6 + 2 \times 0.5/6) = 4.5$. Expected value of initial allocation $EV = 2$.

Lottery number	Content of cups (6 rewards)	Probability of gain	Expected value (EV)
1		1	8
2		0.67	6
3		0.67	5.5
4		0.5	5
5		0.5	4.5
6		0.33	4
7		0.33	3.75
8		0.33	3.5
9		0.33	3.25
10		0.33	3
11		0.17	3
12		0.17	2.75
13		0.17	2.5
14		0.17	2.25
15		0.17	2
16		0	2
17		0.17	1.75
18		0	0.5

2.3. Data analysis

a. General response to gambling task

To insure that subjects paid attention to the information given by each cup, we first analysed their responses in two “control” lotteries, one with certain gains (#1: only large rewards) and one with certain losses (#18: only small rewards). We only kept in the next analysis the subjects who responded “correctly” in at least 70% of the time for these two lotteries, i.e. gambling in #1, and not gambling in #18 (but see Table S2 for sensitivity of this criterion). Out of 42 subjects, 32 reached this criterion (5 capuchins, 1 gorilla and 4 chimpanzees did not and were excluded from further analysis – Table S2).

We investigated whether species differed in terms of general gambling rate, and whether subjects gambled differently according to the expected value of lotteries, by conducting a Spearman rank correlation test and a general linear mixed model (GLMM). The alpha-level was set to 0.05.

b. Theories of decision making under risk (Expected Utility Theory, Cumulative Prospect Theory)

In a next step we analysed the results according to two theories of decision making under risk: Expected Utility Theory, Cumulative Prospect Theory (see supporting information). EUT states

that the decision maker chooses between risky prospects by comparing their expected utility values, i.e. the weighted sums obtained by adding the utility values of outcomes multiplied by their respective probabilities (Von Neumann & Morgenstern, 1944).

Let $x = ((x_i, p_i), i=1, \dots, n)$ denote a lottery where x_i is the i^{th} outcome and p_i the corresponding probability. Any subject who is offered a choice between the lottery x and a certain amount W should choose to keep the certain amount if:

$$u(W) > E[u(x)] \Leftrightarrow u(W) > \sum_{i=1}^n p_i u(x_i)$$

We choose the power utility function that has been already used in the literature (see Harrison & Rutström, 2008; Yamada *et al.*, 2013).

$u(y) = y^\delta, \forall y$ where y is the quantity of item and δ is the risk aversion parameter. It allows us to estimate attitudes towards risk (δ) and to discriminate between risk averters ($\delta < 1$), risk seekers ($\delta > 1$) and risk neutral subjects ($\delta = 1$). Under EUT a direct estimation of the risk aversion parameter is allowed for all lotteries. Our estimation procedure rests on the maximization of the loglikelihood of this model (see Harrison and Rutström's method (Harrison & Rutström, 2008).

Under CPT, subjects evaluate the opportunity to play the lottery by computing a valuation function $V(x)$ defines as follows

$$V(x) = \sum_{i=m+1}^n \pi_i^+ v(x_i) + \sum_{i=1}^m \pi_i^- v(x_i)$$

and

$$v(z) = \begin{cases} z & \text{if } z \geq 0 \\ -\lambda z & \text{if } z < 0 \end{cases}$$

Where π_i are decisions weights, $v(\cdot)$ is the value function, λ is the loss aversion parameter and z is a gain or a loss relative to a reference point (here the neutral item).

CPT differs from EUT in two ways. The first ingredient of CPT is to rank the outcomes of the lottery in increasing order and to define x in terms of net losses (the m first net negative outcomes) and net gains (the $n-m$ positive following outcomes) over the reference point, i.e., $z=x-2$, where 2 is the volume of the neutral item. The value function $v(\cdot)$ is generally concave on gains, convex on losses, and kinked at 0. The loss aversion parameter λ indicates that subjects are loss averse if $\lambda > 1$, which means that in any choice where a loss of k (\$) is at stake, subjects accept the bet if the net potential gain is higher than λ times k (\$). Tversky and

Kahneman (Kahneman & Tversky, 1979; Tversky & Kahneman, 1992) experimentally identified a median value of $\lambda = 2.25$ on humans, indicating pronounced loss aversion.

The second ingredient of CPT is to associate decision weights π_i to the gamble's outcomes instead of probabilities. These decision weights depend on the probability distortion parameter, γ which indicates the curvature of the weighting function. With an inverse-S shaped weighting function ($\gamma < 1$), subjects overweight low probabilities and underweight high probabilities. When $\gamma > 1$ subjects underweight low probabilities and overweight high probabilities in their decisions. Our estimation procedure is slightly modified in order to estimate the loss aversion parameter λ and the probability distortion parameter γ .

3. Results

3.1. General response to the gambling task

Ranking lotteries according to their expected value, we observed that the higher the EV, the larger the number of subjects who gambled (Spearman correlation, $r_s = 0.98$, $p < 0.001$). All species except bonobos gambled at a level above 65% when the value of the lottery was higher than the value of the initial allocation ($EV_i = 2$) (Figure 2). Monkeys and apes did not differ significantly in the percentage of return (GLMM, $F = 5.32$, all $p > 0.1$, no effect of species). They gambled significantly less when faced with a certain loss (C_{18}) than in all the other lotteries (GLMM, Tukey post-hoc pairwise comparisons) (Figure S1).

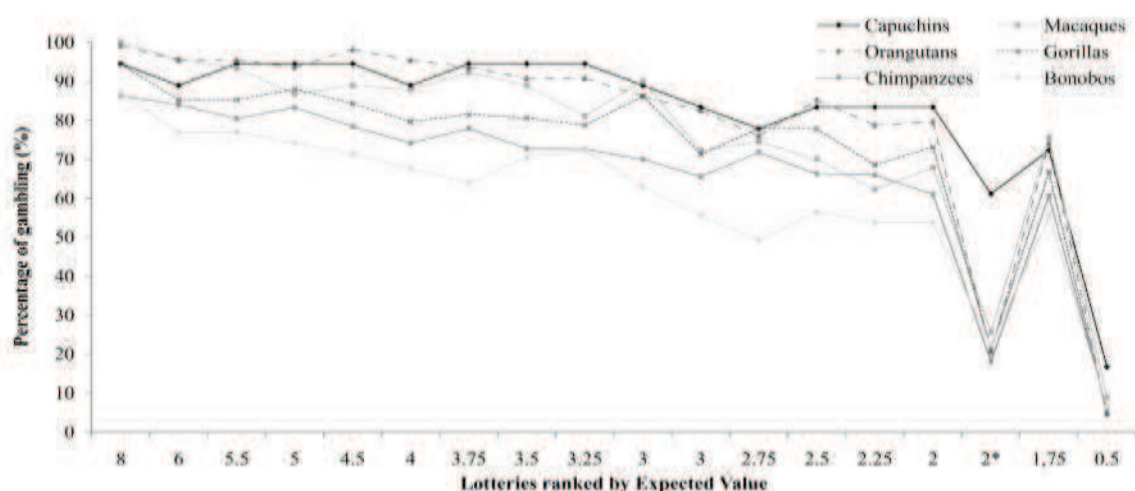


Figure 2. Mean percentage of initial reward gambled for each species, and for each lottery. Lotteries are ranked according to expected values (detailed in Table 1). The higher the EV, the more they gamble (Spearman correlation test, $r_s = 0.98$, $p < 0.001$), but there is no difference between species (GLMM, $F = 5.32$, all $p > 0.1$). * This lottery only contained medium-sized rewards.

3.2. Determinant factors in decision making

In order to understand how subjects from each species made their choices, we investigated the effect of the probability of gaining a large reward (P_G) or losing (P_L), i.e. receiving a small reward and we also evaluated the quantitative and qualitative effect of past outcomes, considering the outcome of the immediately preceding trial and cumulated past outcomes from the start of the session (Tables S3 and S4). We achieved this using a conditional logit model (Chamberlain, 1980). To investigate whether subjects took the number of large rewards into account, we conducted a Friedman test (followed by a Wilcoxon signed-ranks tests, Bonferroni correction). We excluded the single capuchin monkey as maximum likelihood estimation would not give standard errors of estimates with a single subject. The best models of conditional logit to explain decision making are reported in Table 2. Interestingly, the odds for gains had the strongest effect on decision making in all species: the higher the odds, the more the subjects gambled. Previous outcomes also had a positive effect (favourable outcomes of gambling led to more gambling; in bonobos the opposite was true for negative outcomes). Finally, the probability of loss had the lowest influence in all species concerned (with no significant effect in bonobos) and gambling decreased as the chance of losing increased.

Table 2. Influence of different variables on decisions made by subjects (conditional logit model). P_G is the probability of winning (getting a large reward), P_L is the probability of losing (getting a small reward), O_{pquant} is the quantitative outcome obtained from the preceding trial, O_{cquant} is the quantitative outcome obtained from the beginning of the test, ANB_G and ANB_L are respectively the averages of the cumulated number of gains and losses among the outcomes obtained from the start of the session.

	Probability of gain	Probability of loss	Previous outcome	Cumulative previous outcomes	Average of gains received	Average of losses received	Log likelihood
Macaques							
<i>p</i> -value	<0.001	0.045			<0.001	0.067	-632
Z-value	14.25	-2.01			8.18	-1.83	
Orangutans							
<i>p</i> -value	<0.001	0.002	<0.001	0.007			-582
Z-value	15.73	-3.07	4.10	2.69			
Gorillas							
<i>p</i> -value	<0.001	0.031	0.002	<0.001			-872
Z-value	13.57	-2.15	3.10	3.81			
Chimpanzees							
<i>p</i> -value	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001			-1185
Z-value	14.1	-3.73	5.44	6.16			
Bonobos							
<i>p</i> -value	<0.001	0.116			<0.001	<0.001	-943
Z-value	12.60	-1.57			10.80	-6.84	

P_G , which has a major role in decisions for most species, was correlated with the number of visible large rewards in the cups, enabling individuals to discriminate between lotteries. Indeed, subjects seemed to quantify these rewards (Friedman test: $\chi^2 = 168.7$, $n = 32$, $df = 6$, $p < 0.001$) (Figure 3), and they gambled significantly more often as the quantity of large rewards increased.

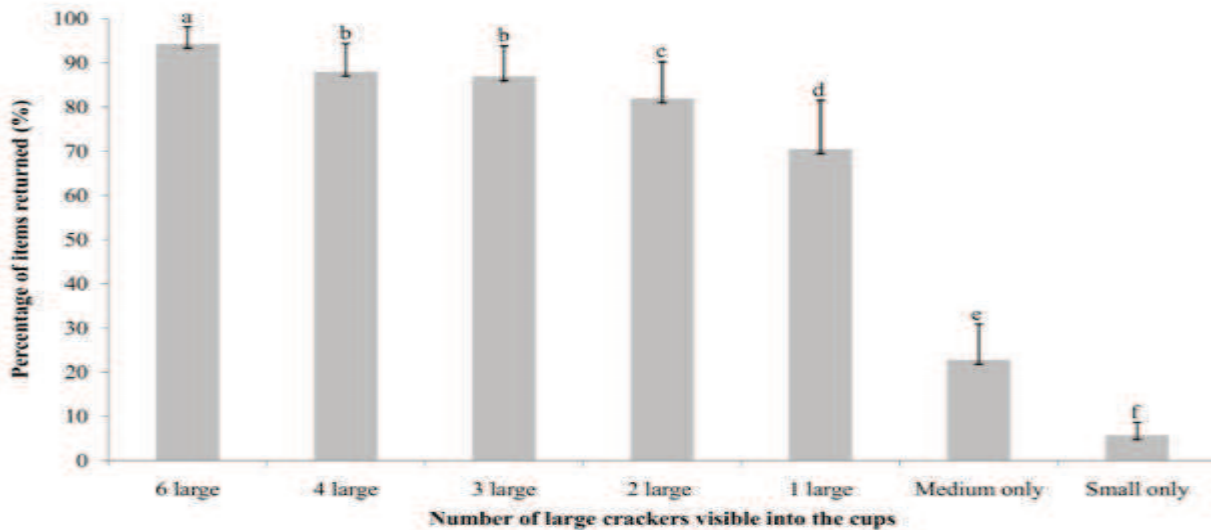


Figure 3. Percentage of gambling behaviour according to the number of large rewards visible in the cups ($n = 32$). Lotteries have been pooled according to this criterion. The column bars with different letters differ significantly from each other (Wilcoxon signed-ranks tests, Bonferroni correction).

3.3. Results of theories of decision making

In this sub-section, we present our results on maximum log-likelihood estimations on all data and on each species' data samples (except capuchins, see supporting information).

Expected Utility Theory: Table 3 presents estimates of the utility function parameter of risk aversion for all subjects, all lotteries and for the five primate species. Our results indicate that subjects significantly exhibit risk aversion ($\delta < 1$) with coefficients close to 0.7 for all subjects. Among species, bonobos and chimpanzees are the most risk averse (0.50 and 0.58) whereas macaques and orangutans are the least risk-averse (0.82 and 0.91). Gorillas exhibit an average risk aversion of 0.69. This difference is statistically significant (no overlap in the confidence interval) between bonobos and orangutans and between bonobos and macaques (Figure 4). All coefficients are significantly different from 1 except in orangutans.

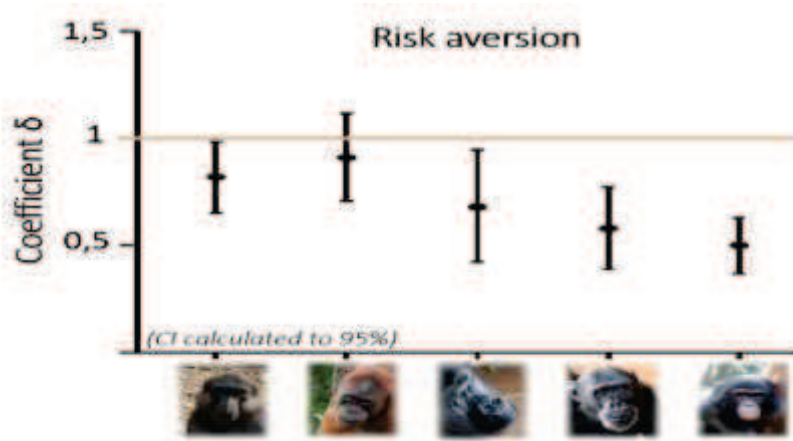


Figure 4. Estimates of parameters for EUT models. This figure presents the Confidence interval (CI), calculated at 95%, for all subjects and for each of the five primates species.

Cumulative Prospect Theory: Observed choices of subjects can be explained with CPT by the level of the weighting function and by the loss aversion parameters. Figure 5 represents estimates of the CPT parameters for all subjects and for the five primate species. Our results indicate that on the average subjects were loss averse but coefficients did not significantly differ from 1 ($\lambda=1.17>1$). The importance of confidence interval indicates a large variability among subjects. We can noticed that, in average, bonobos and chimpanzees exhibit high loss-aversion parameters (1.59 and 1.41) whereas macaques and orangutans are the least loss averse (0.848 and 0.855). Gorillas exhibit an average loss aversion parameter of 1.14. For example, in bonobos and chimpanzees, subjects accept to lose a medium size cookie if s/he can gain a cookie with a size 1.59 or 1.41 times the medium cookie. In all species we find significant probability distortion ($\gamma=0.92$). We do not find strong or significant differences between species on the way they distort probabilities, with an upper bound for macaques (0.96) and a lower bound in orangutans (0.85). Note however, that γ is not significantly different from 1 in macaques and orangutans.

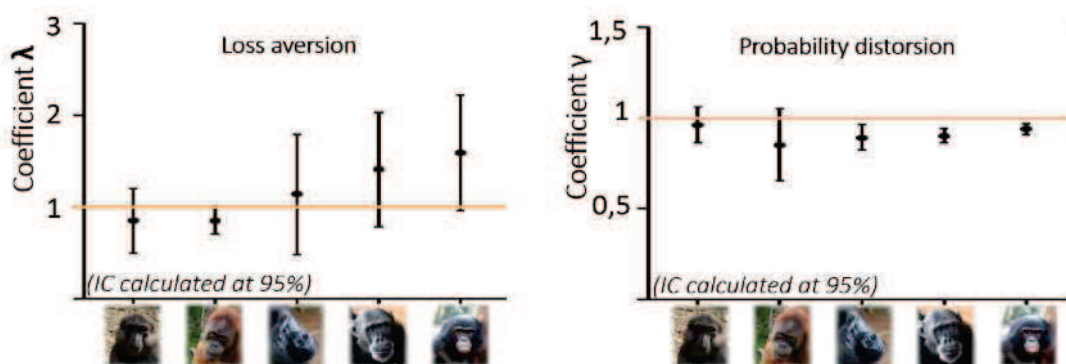


Figure 5. Estimates of parameters for CPT models. This figure presents the Confidence interval (CI), calculated at 95%, for all subjects and for each of the five primates species

4. Discussion

Monkeys and great apes appeared to weigh up expected benefits and relative costs before making a decision under risk. Indeed, gambling decreased as expected values decreased.

Most subjects considered the number of large rewards before deciding whether or not to gamble. This can be interpreted as a proxy to assess the probability of a gain in a given lottery and demonstrates some estimation of the odds. Although the concept of probability is a complex one (Bernoulli, 1954; Heilbrunner & Hayden, 2013), apes appear to have some grasp of probabilities in various settings (Call & Tomasello, 1997). The results of our current study reinforce this notion and also suggest that great apes do not outperform monkeys.

The observation that most apes and monkeys were mainly influenced by the odds of gain, which positively impacted their decision to gamble, is an illustration of potential subjective evaluation. Risk preferences, loss aversion and probability distortion are parameters often found to affect the evaluation of the utility of outcomes in decision making under risk. Within EUT, in all species (except capuchins), we found that most risk aversion coefficients were significantly different and lower than 1 – except for orangutans –, with bonobos being significantly more risk averse than macaques and orangutans. These results are in line with the finding of Yamada and colleagues (Yamada *et al.*, 2013) for two rhesus macaques, and close to results on humans; for instance Levy and Glimcher found an average risk aversion of 0.7 (2011). This however contrasts with the studies of McCoy and Platt (2005) and O’Neill and Schultz (2010) who have found risk-seeking behaviours in macaques (see also (Hayden & Platt, 2007; McCoy & Platt, 2005; O’Neill & Schultz, 2010; So & Stuphorn, 2010). In humans, Holt and Laury (2002) have shown that risk preferences are less accurately predicted if the task is more complex (for instance, if it offers a wider range of probabilities assessment in the lotteries than just 50% chances to win or lose) and/or if the mathematical skills of the subjects are low. According to Yamada and colleagues (2013), differences in macaques’ attitude towards risk between these studies could be explained by the range of reward magnitude proposed in the set up. The larger the magnitude the higher risk aversion the macaques exhibit (see (Yamada *et al.*, 2013) for in depth discussion of this point). For great apes, bonobos were also described as mainly risk-averse in one study (Heilbrunner *et al.*, 2008), but were found to be more risk-seeking in another, although less so than chimpanzees and orangutans (Haun *et al.*, 2011).

However, while these studies analysed their results based on predictions using expected values, none used theoretical models such as EUT.

Given that subjects appeared to weight differently prospective gains comparatively to prospective losses, we completed the analysis using CPT. As a mean, species were loss averse with a parameter superior to 1. However, we observed a large variability interindividual and these coefficients did not significantly differ from 1. This result is consistent with ones measured in humans by Tversky and Kahneman (1979, 1992) who experimentally identified a median value of $\lambda = 2.25$, indicating pronounced loss aversion, and more recent studies reports a median value of $\lambda = 1.38$ for students (Harrison & Rutström, 2008), $\lambda = 1.31$ for professional financials (Abdellaoui *et al.*, 2013) and $\lambda = 1.78$ for a general audience (Toubia *et al.*, 2013). In all species we found that subjects overweight low probabilities and underweight high ones, which is a common characteristic of all experimentally fitted weighting functions (Gonzalez & Wu, 1999). We did not find strong differences between species on the way they distort probabilities, weighting function parameters on animals are in accordance with the estimated values in humans (Camerer & HO, 1994; Tversky & Kahneman, 1992; Wu & Gonzalez, 1996).

There is evidence that elements of subjectivity affected some of the observed decisions. For example we showed that macaques and bonobos were positively influenced by the global number of gains previously received, i.e. the number of times they won. Orangutans, gorillas, and chimpanzees were also influenced by previous rewards, and took their quantitative outcomes into account, i.e. how much they won in relation to how much they lost. This type of response corresponds to the hot hand effect, a frequent error of judgment in humans. Our results, in line with Blanchard and colleagues (2014), indicate that this effect could be more common in primates than originally thought.

Errors of judgment like the hot hand effect may have once acted as a cognitive rule of thumb, potentially enhancing survival chances when individuals had to choose between staying on their current (rewarding) food patch, or travelling to a new and potentially dangerous food source (Wilke & Barrett, 2009). Interestingly, bonobos and chimpanzees, who are our closest relative, were also the species with the closest risk aversion and loss aversion coefficients from the humans' one. Between species differences were not necessarily significant, but it is among these species that the most loss averse and risk averse responses were found.

We cannot rule out that the evolutionary history of a species may have been determinant in shaping its decisions under risk. Several mechanisms may explain this. Some authors have mentioned the role of feeding ecology (Haun *et al.*, 2011; Heilbronner *et al.*, 2008) on the shaping of risk preferences. Other explanations may be proposed in relation to how species deal with frustration according to personality traits (or temperament). While we did not analyse it in details, in chimpanzees and bonobos, spitting, knocking, back turning from the experimenter, and arousal could occur after a loss, and some chimpanzees altogether stopped to participate in mid-testing course. Spitting was also seen in orangutans after a loss but none ever refused participating in the next trial. Recently, Rosati and Hare (2013) showed that bonobos and chimpanzees exhibit emotional responses to decisions outcomes but there is a lack of knowledge for others species. In great apes, however, comparing species by looking at stable personality traits such as impulsivity in frustrating contexts, unlike work about boldness (Herrmann *et al.*, 2011) has remained inconclusive so far due to the small sample sizes used (Uher *et al.*, 2008).

Understanding risk preferences at species level requires further investigation, notably because they are known to differ with the context in which the choice is made (Holt & Laury, 2002; Lévy-Garboua *et al.*, 2011). Humans are a good example of this; they can exhibit risk aversion when they buy insurance for unlikely disasters, but take unnecessary risks when they buy lottery tickets (Von Neumann & Morgenstern, 1944). Similar contextual effects may affect decision making in non-human primates (Lakshminarayanan *et al.*, 2011; Stevens, 2010). The present work highlights the benefits provided by the use of economic models such as EUT and CPT theories for a comprehensive comparison of decision making and the attitudes under risk in animals and humans. By using these approaches on the largest cohort of individuals and species ever tested under risk, we conducted a fine grained comparison of species choices on the same task. Our results show that non-human primates, in a food-gambling task, are willing to take risk even if they are affected by losses. However, as in humans, subjective evaluations and/or errors of judgment (i.e. loss aversion, hot-hand effect) also influenced their decisions. It is now necessary to test other subjects of these species in different contexts and analyse their results under EUT and CPT frameworks to ensure that these models could be used as standard measuring tools. Such comparisons are crucial for constructing a reliable knowledge of the evolutionary history of species and the socio-ecological pressures that may have shaped their decisions.

Acknowledgments

We thank E. Batôt for her help in data collection. We are grateful to the animal carers of Leipzig Zoo, CIRMF, GFPA, and Edinburgh zoo. Our thanks also go to J. Close and N. Poulain for their statistical advices. This work was supported by grants from the Agence Nationale de la Recherche (ANR-08-412 BLAN-0042-01) and the European Science Foundation (Compcog Exchange Grant n°3648).

Article 1 - Supplementary Material

Table S1. Name, age, sex, location and previous experience of subjects involved in the study.

Species	Subjects	Sex	Age (years)	Location	Prior experience in cognitive experiments
Brown capuchin	Rav	M	7	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Brown capuchin	Sam	M	6	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Brown capuchin	Pao	F	8	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Brown capuchin	Pet	F	8	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Brown capuchin	Ros	F	7	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Brown capuchin	Vel	M	2	GFP A, Rieti, Italy	No
Tonkean macaque	Rai	M	7	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	She	M	6	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	Sim	M	6	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	Syb	F	6	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	Tan	F	5	GFP A, Rieti, Italy	No
Tonkean macaque	Rai	M	7	GFP A, Rieti, Italy	Yes
Orangutan	Pin	F	23	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Orangutan	Pad	F	14	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Orangutan	Dok	F	22	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Orangutan	Kil	F	11	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Orangutan	Raj	F	8	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	No
Orangutan	Bim	M	31	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Gorilla	Kib	F	7	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Gorilla	Gor	M	30	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	No
Gorilla	Vir	F	16	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Gorilla	Lou	F	5	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	No
Gorilla	Col	M	29	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Gorilla	Tani	F	15	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Gorilla	Djo	M	30	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Fre	M	18	Edinburgh Zoo, UK	No
Chimpanzee	Pau	M	18	Edinburgh Zoo, UK	No
Chimpanzee	Ren	M	18	Edinburgh Zoo, UK	No
Chimpanzee	Cla	M	31	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Moa	M	31	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Chi	F	32	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Mak	F	32	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Bak	M	28	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Dom	F	30	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Vai	M	33	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Nur	F	26	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Chimpanzee	Bou*	M	10	CIRMF, Franceville, Gabon	No
Bonobo	Kun	M	15	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Bonobo	Joe	M	29	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Bonobo	Uli	F	18	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Bonobo	Lui	F	6	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	No
Bonobo	Yas	F	17	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Bonobo	Jas	M	21	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	No

* Only 13 sessions completed

h

Training procedure

As reported in Table S1, individuals that did not participated to prior cognitive experiments were the naïve individuals. They have been trained by the experimenter that conducted the testing. The Tonkean macaques, capuchin monkeys and four out of six orangutans (Dok, Pad, Pin, Bim) had already been trained to exchange food items of different qualities and quantities with a human experimenter in previous studies (Drapier et al. 2005; Ramseyer et al. 2006; Pelé et al. 2010, 2011). Three orangutans (Bim, Raj, Kil), three gorillas (Kib, Gor, Vir) and four bonobos (Kun, Joe, Uli, Yas) have been trained to discriminate and exchange tokens with a human experimenter in previous studies (Pelé et al. 2009; Dufour et al. 2009), but they had no experience in exchanging food items. All chimpanzees, two bonobos (Jas, Lui), four gorillas (Col, Djo Tan, Lou) were naïve individuals. The naïve individuals have been trained to exchange tokens to obtain food item. Then, they have been trained to exchange food of different qualities (e.g. celery for cracker). This phase was run until they reached a criterion of 90% of success. All individuals of the six species were trained (always by the experimenter that conducted the sessions of tests) as follows: subjects were given a small piece of cracker (1 x 2 x 0.5 cm) that they had to exchange for a larger one (4 x 4 x 0.5 cm). Then, they have to exchange a small one for a medium one (2 x 2 x 0.5 cm) and finally a medium one for a larger one. This phase was run until subjects reached a criterion of 100% of success during one session. A last training phase aimed at familiarizing the subjects to the apparatus, which consisted of a tray of six aligned plastic cups. The experimenter presented a piece of cracker of 2 x 2 x 0.5 cm to the subject in one hand and in the other hand a tray of six aligned plastic cups. The experimenter gave the small piece of cracker to the subject, and then slowly turned his/her hand upward to present it palm open to the subjects, asking her/him to give the initial item back. If the subject did so, the experimenter rewarded her/him by giving her/him the content of one of the six aligned cups – randomly chosen. During a training session, cups contain only of large sized rewards (4 trials), then only medium sized rewards (4 trials), and then only small sized rewards (4 trials). As before, one training session consisted of 12 trials. To reach the criterion, subjects had to exchange the initial reward for larger rewards and keep it for smaller rewards trials of 90% of return during two consecutive sessions. Then, the subject started the testing phase. We noted that 2 chimpanzees that succeeded in the training phase stopped to participate in mid-testing course. These two subjects exhibited a lot of signs of frustration after losses.

Data analysis: Model fitting and parameters estimation

In the two models (EUT and CPT) x is the item volume. Thereby, small pieces of cracker of dimension $1 \times 1 \times 0.5$ cm take an item value equal to 0.5, pieces of crackers of $2 \times 2 \times 0.5$ cm are valued 2 and large pieces of cracker of dimension $4 \times 4 \times 0.5$ cm are valued 8. For example, lottery C_5 (containing 2 small, 1 medium and 3 large rewards) is evaluated $E[u(C_5)] = \left(\frac{2}{6} \times (0.5)^\delta\right) + \left(\frac{1}{6} \times (2)^\delta\right) + \left(\frac{3}{6} \times (8)^\delta\right)$ in EUT.

Under CPT, gains and losses are volumes of crackers in excess or less than the reference consumption amount 2 ($z = x-2$). For example, for subjects using CPT, lottery C_5 is an opportunity to realize 3 gains each evaluated $8-2 = 6$, to incur 2 losses each evaluated $0.5-2 = -1.5$ and to have 1 nul outcome (one medium size cracker).

- **CPT decision weights**

Under CPT decision weights π_i are computed by using a non-linear weighting function $w(\cdot)$ which is defined separately on the cumulative probability distribution of gains (+) and losses (-):

$$\pi_1^- = w^-(p_1)$$

$$\pi_i^- = w^-(F_x(x_i)) - w^-(F_x(x_{i-1})) = w^-\left(\sum_{j=1}^i p_j\right) - w^-\left(\sum_{j=1}^{i-1} p_j\right) \quad \text{for } 2 \leq i \leq m$$

$$\pi_n^+ = w^+(p_n)$$

$$\pi_i^+ = w^+(1 - F_x(x_{i-1})) - w^+(1 - F_x(x_i)) = w^+\left(\sum_{j=1}^n p_j\right) - w^+\left(\sum_{j=i+1}^n p_j\right) \quad \text{for } m \leq i < n$$

Where F_x is the cumulative distribution function of lottery x .

The probability weighting function put forward in the literature is generally inverse S-shaped which overweighs low probabilities and underweighs high ones.

For sake of simplicity we used $w^+(\cdot) = w^-(\cdot) = w(\cdot)$ and made our computations with the Tversky and Kahneman (1992) probability weighting function:

$$w(p) = \frac{p^\gamma}{(p^\gamma + (1-p)^\gamma)^{1/\gamma}}$$

where γ is the probability distortion parameter, $w(0) = 0$ and $w(1) = 1$.

This specific probability weighting function takes the shape of an inverse S if $0 < \gamma < 1$, which is a very common characteristic of all weighting functions. As an example, under CPT with a power utility function, lottery C_5 (containing 2 small, 1 medium and 3 large rewards) is evaluated:

$$V(C5) = \left(\pi^- \left(\frac{2}{6} \right) \times v(-1.5) \right) + \left(\pi^- \left(\frac{1}{6} \right) \times v(0) \right) + \left(\pi^+ \left(\frac{3}{6} \right) \times v(6) \right) = \left(w \left(\frac{2}{6} \right) \times (-2.25 \times (1.5) \right) + \left((w \left(\frac{2}{6} + \frac{1}{6} \right) - w \left(\frac{2}{6} \right)) \times 0 \right) + \left((w \left(\frac{2}{6} + \frac{1}{6} + \frac{3}{6} \right) - w \left(\frac{2}{6} + \frac{1}{6} \right)) \times (6) \right).$$

Using a Kahneman and Tversky (1992)'s weighting function and $\gamma=0.6$, we obtain $V(C5) = 0.3334 \times (-3.375) + 0.0821 \times 0 + 0.4156 \times 6 = 1.3683$.

Parameters estimation

Here we show how we compute conditional log-likelihoods under each theory (EUT and CPT). In the results section, maximization of these conditional log-likelihoods (see Harrison and Rutström, 2009) is used to estimate parameters that best fit our subjects' actual choices.

Under EUT, we compute the expected utility for each individual choice for a candidate estimate of δ and the difference ΔEU between this expected utility and the utility of the certain outcome, 2^δ . This difference is then used to define the cumulative probability of the observed choice using a standard cumulative normal distribution function $\Phi(\Delta EU)$.

The conditional log-likelihood of the Expected Utility Theory is therefore:

$$\ln L^{EUT}(\delta; y) = \sum_i \ln l_i^{EUT} = \sum_i [y_i \ln \Phi(\Delta EU) + (1 - y_i) \ln(1 - \Phi(\Delta EU))]$$

Where $y_i=1$ denotes the choice of the exchange in task i ($y_i=0$ denotes the choice of the certain outcome).

Under CPT, we employ the value function instead of the utility function and a weighting function defined over the cumulative probability distributions instead of probabilities. The prospective utility of each individual choice (ΔCPT) is used to define the cumulative probability of the observed choice using a probit function as before.

The conditional log-likelihood of the Cumulative Prospect Theory is therefore:

$$\ln L^{PT}(\alpha, \beta, \lambda, \gamma; y) = \sum_i \ln l_i^{PT} = \sum_i [y_i \ln \Phi(\Delta CPT) + (1 - y_i) \ln(1 - \Phi(\Delta CPT))]$$

Where $y_i=1$ (0) denotes the choice of the exchange in task i ($y_i=0$ denotes the choice of the certain outcome).

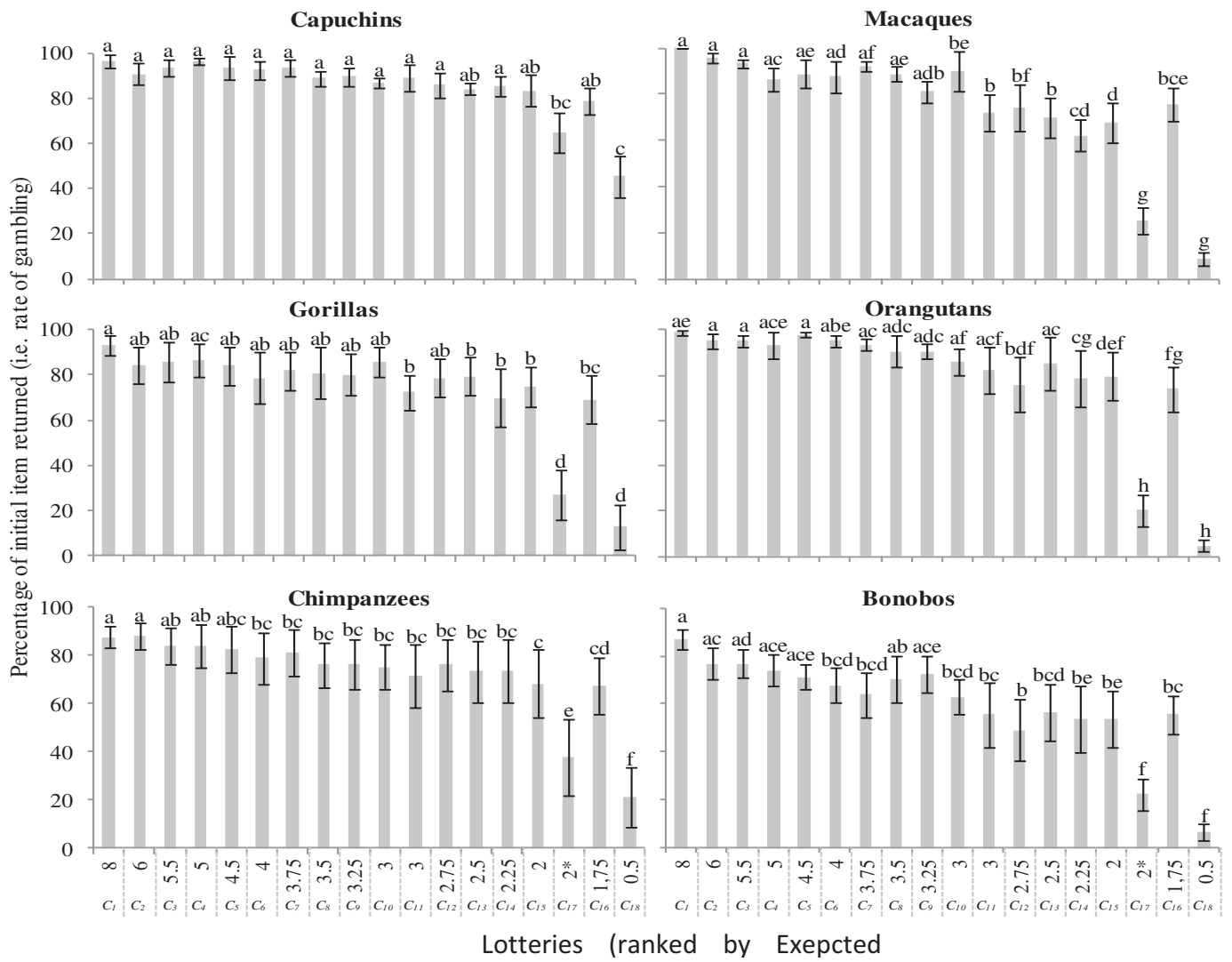


Figure S2. Mean percentage of initial reward gambled for each species and for each lottery, ranked according to their expected value (detailed in Table 1). The *column* bars with *different* letters differ significantly from each other (GLMM and Tukey test, $p < 0.05$). * This lottery only contained middle-sized

Table S2. Percentage of gambling for each subject in control lotteries, i.e. C1 and C18. Subjects reached the criterion if they gambling > 70% in C₁ and gambling < 30% in C₁₈. Subjects in grey did not reach the criterion.

Species	Subject	Gambling rate for all sessions (in %)		Consistent with C1 & C18
		C1 only large	C18 only small	
Cap.	<i>Rav</i>	100	66.7	
Cap.	<i>Sam</i>	100	38.9	
Cap.	<i>Pao</i>	100	33.3	
Cap.	<i>Pet</i>	83.3	50.0	
Cap.	<i>Ros</i>	94.4	16.7	x
Cap.	<i>Vel</i>	100	66.7	
Mac.	<i>Rai</i>	100	11.1	x
Mac.	<i>She</i>	100	5.6	x
Mac.	<i>Sim</i>	100	11.1	x
Mac.	<i>Syb</i>	100	16.7	x
Mac.	<i>Tan</i>	100	0.0	x
Ora.	<i>Pin</i>	100	11.1	x
Ora.	<i>Pad</i>	100	0.0	x
Ora.	<i>Dok</i>	100	5.6	x
Ora.	<i>Kil</i>	100	11.1	x
Ora.	<i>Raj</i>	94.4	0.0	x
Ora.	<i>Bim</i>	100	0.0	x
Gor.	<i>Kib</i>	100	0.0	x
Gor.	<i>Gor</i>	83.3	61.1	
Gor.	<i>Vir</i>	88.9	0.0	x
Gor.	<i>Lou</i>	100	11.1	x
Gor.	<i>Col</i>	77.8	0.0	x
Gor.	<i>Tani</i>	100	11.1	x
Gor.	<i>Djo</i>	100	5.6	x

Species	Subject	Gambling rate for all sessions (in %)		Consistent with C1 & C18
		C1 only large	C18 only small	
Chi.	<i>Fre</i>	77.8	55.6	
Chi.	<i>Pau</i>	88.9	55.6	
Chi.	<i>Ren</i>	94.4	66.7	
Chi.	<i>Cl</i>	83.3	0.0	x
Chi.	<i>Moa</i>	100	5.6	x
Chi.	<i>Vai</i>	94.4	0.0	x
Chi.	<i>Chi</i>	72.2	0.0	x
Chi.	<i>Bak</i>	94.4	5.6	x
Chi.	<i>Mak</i>	88.9	27.8	x
Chi.	<i>Dom</i>	72.2	5.6	x
Chi.	<i>Nur</i>	100	33.3	
Chi.	<i>Bou*</i>	84.6	0.0	x
Bon.	<i>Kun</i>	88.9	0.0	x
Bon.	<i>Joe</i>	77.8	11.1	x
Bon.	<i>Uli</i>	94.4	16.7	x
Bon.	<i>Lui</i>	77.8	0.0	x
Bon.	<i>Yas</i>	83.3	0.0	x
Bon.	<i>Jas</i>	100	11.1	x

In the main manuscript analysis, we restricted our pool of subjects to those responding correctly in C₁ and C₁₈. However, we also conducted analysis on the total of subjects (see below).

Determinants of decision-making for all subjects (n = 42)

To investigate the effects of different variables in decision making, we conducted 9 conditional-logit models including the probability of gaining and losing, and the past outcomes (i.e. the different type of outcomes). The variables are detailed below:

- P_G , the probability of winning (getting a large reward).
- P_L , the probability of losing (getting a small reward).

- O_{pquant} , the quantitative outcome received at the precedent trial (Quantitative outcomes are measured in units of piece of food of 1 x 1 x 0.5 cm. Large reward: 3 units of cracker; medium reward: 0 units of cracker (i.e. no gain or loss compared to the initial allocation); small reward: -0.75 units of cracker).
- O_{cquant} , the quantitative outcome received since the beginning of the session.
- O_{pqual} , the qualitative outcome at the previous trial (qualitative outcome is the type of reward received: gain: +1; loss: -1 or neutral: 0).
- O_{cqual} , accumulation of qualitative outcomes since the start of the session.
- ANB_G , the average of cumulated number of gain among the outcomes previously received from the start of the session (i.e. if on the 18 trials they received 10 gains, 5 neutrals and 3 losses, $ANB_G = 10$).
- ANB_L , the average of cumulated number of losses among the outcomes previously received from the start of the session (i.e. if on the 18 trials they received 10 gains, 5 neutrals and 3 losses, $ANB_L = 3$).

We controlled for collinearity between variables, and we chose models with the lowest value of log-likelihood in each model tested. None of the models including qualitative outcomes were retained by the analysis. These variables are thus not presented further.

Table S3. List of models tested for each species.

	PG	PL	Opquant	Ocquant	Opqual	Ocqual	ANB _G	ANB _L
Model 1	x	X	x					
Model 2	x	X		x				
Model 3	x	X			x			
Model 4	x	X					x	x
Model 5	x	X					x	
Model 6	x	X						x
Model 7	x	X	x	x				
Model 8	x	X			X		X	x
Model 9	x	X			X	X		

Table S4. Influence of different variables on decisions made by all subjects (n=42).

	P _G	P _L	O _{pquant}	O _{cquant}	ANB _G	ANB _L	Log likelihood
Capuchins							
<i>p</i> -value	<0.001	<0.001			<0.001	<0.001	-604
Z-value	8.65	-3.87			5.94	-4.07	
Macaques							
<i>p</i> -value	<0.001	0.045			<0.001	0.067	-632
Z-value	14.25	-2.01			8.18	-1.83	
Gorillas							
<i>p</i> -value	<0.001	0.239			<0.001	<0.001	-976
Z-value	13.06	-1.17			7.69	-3.43	
Orangutans							
<i>p</i> -value	<0.001	0.002	<0.001	0.007			-582
Z-value	15.73	-3.07	4.10	2.69			
Chimpanzees							
<i>p</i> -value	<0.001	<0.001			<0.001	<0.001	-1532
Z-value	14.52	-3.99			12.87	-8.10	
Bonobos							
<i>p</i> -value	<0.001	0.116			<0.001	<0.001	-943
Z-value	12.60	-1.57			10.80	-6.84	

When keeping all subjects in the analysis, the results show a main effect of the probability of gain (P_G), then the previous gains (ANB_G), then the probability of loss (P_L) to a lesser extent. This confirms the results of the main analysis described in the manuscript.

Table S5. Estimates of parameters for EUT models. This table presents estimates of the power utility functions parameter for all subjects and for each of the five primate species. Robust standard errors (adjusted for clusters in subjects) are in parentheses. Log L is the pseudo loglikelihood of the estimation. Confidence interval (CI) is calculated at 95%.

Est.	All subjects n=31	Macaques n=5	Orangutans n=6	Gorillas n=6	Chimpanzees n=8	Bonobos n=6
Δ	0.67 (0.047)	0.82 (0.085)	0.91 (0.104)	0.69 (0.134)	0.58 (0.097)	0.49 (0.066)
Log L	-5724	-766	-798	-1067	-1491	-1217
Number of observations	10278	1620	1944	1944	2502	1944
<i>IC inf.</i>	0.57	0.65	0.71	0.42	0.39	0.37
<i>IC sup.</i>	0.76	0.98	1.12	0.95	0.77	0.63

Table S6. Estimates of parameters for CPT. This table presents estimates of CPT parameters for all subjects and for each of the five primate species. Robust standard errors (adjusted for clusters in subjects) are in parentheses. Log L is the pseudo log-likelihood of the estimation. Confidence interval (CI) is calculated at 95%.

Est.	All subjects n=31	Macaques n=5	Orangutans n=6	Gorillas n=6	Chimpanzees n=8	Bonobos n=6
λ	1.15 (0.13)	0.85 (0.18)	0.85 (0.077)	1.13 (0.34)	1.41 (0.31)	1.59 (0.32)
γ	0.92 (0.014)	0.96 (0.051)	0.85 (0.11)	0.89 (0.035)	0.91 (0.021)	0.94 (0.015)
Log L	-7866	-842	-798	-1418	-2372	-2175
Nber of obs.	10278	1620	1944	1944	2502	1944
<i>CI inf. λ</i>	0.92	0.49	0.70	0.48	0.78	0.96
<i>CI sup. λ</i>	1.42	1.20	1.01	1.79	2.029	2.22
<i>CI inf. γ</i>	0.89	0.86	0.65	0.82	0.86	0.91
<i>CI sup. γ</i>	0.95	1.06	1.05	0.96	0.94	0.97

Article 2

*Perception d'une situation risquée et
stratégies utilisées par les enfants*

Synthèse de l'article 2 : Comment les enfants appréhendent-ils une situation risquée ?

Différences de perception et de stratégies utilisées chez les enfants de 3 et 8 ans

Les études chez les primates non humains peuvent apporter des informations quant à l'origine évolutive d'un comportement, mais pour comprendre comment un comportement apparaît et se développe au cours de la vie de l'individu, une approche ontogénique est nécessaire. Chez l'Homme, la maturation cognitive est un processus long qui débute dès la naissance et se poursuit encore jusqu'à l'adolescence. En ce qui concerne les comportements économiques, comme l'estimation des gains et autres échanges variés (troc, vente, investissement), ceux observés chez les adultes diffèrent souvent de ceux observés chez les enfants, et plusieurs facteurs peuvent expliquer ce constat. L'enfant peut ne pas avoir les capacités cognitives nécessaires (savoir compter, estimer des quantités, etc.) ou suffisamment d'expériences de ce type de situation (les dons et les échanges sont souvent limités au cadre familial ou amical).

L'objectif de cette étude est d'évaluer les facteurs utilisés par les enfants (âgés de 3 à 8 ans) lorsqu'ils effectuent des choix en situation risquée et si ces facteurs sont similaires à ceux utilisés par les adultes. Sachant que les capacités cognitives se développent à cette période, il s'agit également de détecter à quel âge les enfants sont capables d'estimer leurs chances de gains et ainsi de maximiser leurs bénéfices. Afin de vérifier s'ils pouvaient être influencés, comme les adultes, par un effet de présentation des choix proposés (*framing effect*), les enfants ont été testés dans différents contextes. Enfin, l'application de modèles économiques de prise de décision chez l'être humain, la théorie de l'espérance d'utilité (EUT) et la théorie des perspectives (CPT), permet de mesurer leur degré d'aversion au risque et à la perte.

Des enfants âgés de 3 à 8 ans ont donc été testés dans un jeu d'échange qui mimait une situation risquée, et au cours de laquelle il pouvait gagner ou perdre des gâteaux. Le protocole était identique à celui utilisé avec les primates non humains (Chapitre 3, Article 1). A chaque essai, le sujet recevait un gâteau de taille moyenne qu'il pouvait garder (option sûre) ou échanger dans une loterie (option risquée). Les loteries présentées au sujet offraient des chances de gains (gâteau de taille supérieure à celui de l'option sûre) et de pertes (gâteau de

taille inférieure à celui de l'option sûre) variables. Les enfants étaient répartis en trois groupes. Dans le premier groupe, les sujets commençaient avec des loteries offrant de faibles probabilités de gains mais croissantes jusqu'à la moitié du jeu puis décroissantes (ils étaient placés dans le domaine des pertes en début d'expérience). Dans le second groupe, les sujets commençaient avec des loteries offrant de fortes probabilités de gains mais décroissantes jusqu'à la moitié du jeu puis croissantes à nouveau (ils étaient donc placés dans le domaine des gains en début d'expérience). Le troisième groupe était testé avec des loteries identiques mais présentées de façon aléatoire.

La première différence observée concerne l'âge des enfants : les moins de 5 ans ont très peu joué (moins de 50% d'échange dans la loterie où ils avaient 100% de chances de gain) et n'ont pas utilisé les probabilités pour prendre leur décision. En revanche, les enfants âgés de 5 ans ou plus se sont d'abord basés sur les chances de gains et de pertes des loteries avant de prendre la décision d'échanger ou non. La justesse des choix semble s'améliorer avec l'âge, puisque lors des deux loteries contrôle (100% gains ou 100% de pertes), ils échangent de plus en plus systématiquement pour un gain sûr et de moins en moins pour une perte sûre. Néanmoins, les résultats n'indiquent pas de différences significatives dans le comportement d'échange de manière globale entre 5 et 8 ans. La seconde différence concerne l'impact de la présentation des loteries : les enfants ayant commencé par des loteries offrant peu de chances de gains ont joué significativement moins que les autres et sont restés plus averses au risque. Chez les autres enfants, l'aversion au risque diminue avec l'âge. Enfin, quels que soient la condition et l'âge, tous les enfants ont présenté une aversion à la perte de l'ordre de 2 (c'est-à-dire qu'il faut en moyenne 2 gains pour compenser le poids psychologique d'1 perte). Ces résultats mettent en évidence d'une part que le développement des capacités cognitives est nécessaire pour ajuster sa prise de décision, et que les jeunes enfants (3 et 4 ans), n'arrivent pas encore à intégrer les probabilités dans leurs décisions. Ainsi, les enfants de moins de cinq ans ont une perception d'une situation risquée différente de celle des enfants plus âgés, et des adultes, ce qui peut avoir un impact direct sur leur vie quotidienne.

Framing effect in decision-making under risk in children

Romain A.^{1,2}, Broihanne M.-H.³, Dufour V.^{1,2}

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien
Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France

² Université de Strasbourg, Strasbourg, France

³ Laboratoire de Recherche en Gestion et Economie, EM Strasbourg Business School,
Université de Strasbourg, Strasbourg, France

Manuscrit en préparation (*Journal: Evolution and Human Behavior*)

1. Introduction

Decision-making under risk has been studied for decades by biologists, psychologists and economists in human adults. A common finding is that decision can be influenced by judgment errors, such as optimism, or over-confidence (Tversky & Kahneman, 1974). Recent work suggests that these errors have an evolutionary origin as they can be detected in non-human primates (Paglieri *et al.*, 2014), Romain *et al.*, in prep.). One hypothesis is that they do (or did once) have a survival value, allowing individuals to make fast decisions (Wilke & Barrett, 2009). If this is the case, these errors should also be detected early on in children, who may be even less able to evaluate the outcomes of their choices. The context of risk, in economics, is not necessarily connected to dangerous situations but refers instead to the context where the probability of all potential outcomes are known (Knight, 1921). This means that individuals should be able to understand – or at least grasp something – about probabilities, which are linked to chances of winning and losing. Consequently, the vast majority of research in decision making has been conducted with adults rather than children (Levin & Hart, 2003). Probabilities are indeed conceptually complex to explain, yet they can be intuitively understood, including by children (Schlottmann, 2001). Thus, studying how children make their decision under risk should give us more insight in the cognitive mechanisms involved.

Comprehension of probabilities in children progressed from six to nine years old (Betsch & Lang, 2013; Schlottmann, 2001) (for a review see (Schlottmann & Wilkening, 2013). From 5 or six, children can understand that one event is more likely to occur (i.e. is more probable) than another (Huber & Huber, 1987). They also understand the concept of risk (Boyer, 2005). Among the studies designed to assess choices under risk in children, the most recent ones include the use of simple task – the choice between a certain outcome and a gambling - (Harbaugh *et al.*, 2002), the Iowa gambling task (Beitz *et al.*, 2014; Kerr & Zelazo, 2004) or the gambling cake task (Van Leijenhorst *et al.*, 2008). In the spinner wheel task, children spin a wheel divided into several colorful segments. Each color is associated to a different prize. The probability to obtain the prize is thus visually accessible by looking at the surface of each colored segments (Levin & Hart, 2003; Reyna & Ellis, 1994). Results show that children can use both the size of the expected rewards and the probability to obtain them to make their decision, and that they intuitively use multiplication to do so from age 6 (Schlottmann, 2001). In the Iowa gambling task, children chose from which card deck (safe ones or risky ones), they want to pick up a card, each risky card picturing gains (for example, 2 smiley indicating the

gain of two *smarties*) and losses (from 0 to 6 sad faces, corresponding to the number of smiley to be removed from the initial gains). A knowledge of the probable outcomes is acquired over the task. Here, children from 5 to 12 prefer the disadvantageous deck, while 13 years old and older perform closer from adults performances, learning more efficiently to choose the advantageous deck through the course of the task (Crone & van der Molen, 2004; Hooper *et al.*, 2004; Kerr & Zelazo, 2004) Applied to test younger children, this task revealed that children aged three and four years old can already learn probabilistic information from feedback on their decisions (Kerr & Zelazo, 2004). However, due to the cognitive load it requires (in term on working memory) it may involve in the decision cognitive mechanisms than are not necessarily strictly related to risk perception in young children (Van Leijenhorst *et al.*, 2008). In the cake gambling task, Leijenhorst and colleagues (2008) remove this memory component by making each trial independent from another. Here children have to bet about the location of a hidden rewarded token among 6 possible boxes. The magnitude of the reward depends on the colour of the box the token is hidden in. Eight years and older perform like adults in this task and integrate the probability of winning and the magnitude of potential rewards before making their choices (Van Leijenhorst *et al.*, 2008). Younger children were not tested. In most of these tasks, subject's attitude/preference toward risk can be assessed (for equivalent expected outcomes, they can be risk seeking or risk averse) and has been shown to vary according to age. For example, five and six years old children are risk seeking (Levin & Hart, 2003) in a task derived from the wheel spinner task. Children from 7 to 12 years old are predominantly risk seeking at the beginning of the game in the Iowa gambling task, but switched to risk avoidance halfway through the game (Morrongiello *et al.*, 2009). Interestingly, a crucial component seems to be the context in which the decision is made. This effect called the framing effect was described by Tversky and Kahneman (1986) and is regularly reported in studies involving adults (Egan *et al.*, 2011; Lévy-Garboua *et al.*, 2011). For instance, adults are generally considered risk-averse for gains and risk-seeking for losses (Tversky & Kahneman, 1986). In the example of Tversky and Kahneman, people were first said that they received an endowment of 300 dollars, and they have to choose between winning 100 dollars for sure or 50% of chances to obtain 200 dollars and 50% of chances to get nothing. In this case, most of people choose the safe option. In the second part of the task, people were first said that they received an endowment of 500 dollars, and they have to choose between losing 100 dollars for sure or 50% of chances to lose 200 dollars and 50% of chances to lose nothing.

In that case, most of people choose the risky option (Tversky & Kahneman, 1986). Before 6 years old, children may not be sensitive to framing and are generally risk-seeking whatever the task and context (loss or gains) (Levin & Hart, 2003; Reyna & Ellis, 1994; Schlottmann & Tring, 2005). But from 6 to 11 years old, children 'choices can be influenced by this framing effect. The youngest children (6-8 years old) exhibit greater risk seeking for gains than for losses, whereas only older children (8-11 years old) are risk- risk-seeking for losses and risk averse for gains like adults are (Reyna & Ellis, 1994; Schlottmann & Tring, 2005). However, Harbaugh and colleagues (2002) reported contradicting results. Participants aged from 5 to 64 years old were mostly risk seeking when faced with high-probability of gain and risk averse when faced with small-probability of gains. Thus, framing the context of the choices has an impact on children decision, and this impact vary according to the age of the children, the task used and potentially the magnitude of the rewards involved. Children might be more or less affected by judgment errors like probability distortion (i.e. overweighting or underweighting probabilities) in risky contexts. Besides the framing effect, adults are also sensitive to loss aversion when making choices under risk. Loss aversion means that losses affect individuals more than gains; to equate the psychological weight of a loss, their potential gain must be worth two times the loss (Kahneman & Tversky, 1979). In the few studies that investigated this parameter, children also seem to exhibit loss aversion (Reyna & Ellis, 1994; Steelandt *et al.*, 2013). However, more studies are needed to conclude on how these different parameters interact, and how comparable to adults children' decisions might be in this respect.

To measure the weight of these different parameters on the decision of adults under risk, several theories have been developed from the field of experimental economics. In risky decisions, the normative model (e.g. utility theory) requires the individual to weight outcome values by their probabilities. Expected Utility Theory states that the decision-maker chooses among risky prospects the one with the highest expected utility value (Von Neumann & Morgenstern, 1944). Under EUT, the concavity of the utility function determines the degree of risk aversion. However, individuals' decisions sometimes deviate from EUT predictions (Plott & Smith, 2008; Tversky & Kahneman, 1981). A descriptive decision model, Cumulative Prospect Theory (CPT) was developed to account for such deviations (Tversky & Kahneman, 1974, 1992). This model is currently the most commonly utilized behavioral model of decision making (Egan *et al.*, 2011). CPT differs from EUT in two ways. First, value is assigned to outcomes relative to a reference point rather than to final wealth (Kahneman & Tversky, 1979;

Tversky & Kahneman, 1992) so that they are evaluated in terms of gains and losses and losses are weighted more heavily than gains (loss aversion). Second, the model includes a non-linear probability weighting function, which takes into account the fact that individuals may distort probabilities: overweighting chances in the domain of gains, underweighting them in the domain of losses (Kahneman & Tversky, 1979; Tversky & Kahneman, 1974, 1981).

CPT model have been applied in studies involving children (Harbaugh *et al.*, 2002), and more recently we compared decision-making under both EUT and CPT framework in children from 3 years old to 9 years old (Steelandt *et al.*, 2013). In our study, children participated to a game in which they could exchange cookies in risky lotteries, where the chances of gains and losses were variable. Children were first endowed with an initial piece of cookie (the certain outcome) that they could exchange for the content of one cup chosen randomly among six (the lottery). The food rewards contained in the cups could be larger, equivalent, or smaller in size than the initial endowment making it possible to evaluate directly the utility of the outcome. We manipulated the chances to win or lose and recorded the children choices. As mentioned earlier, the cognitive skills are not necessarily mature at these ages and to help subjects to understand the task, we ordered lotteries by increasing or decreasing probabilities of gains. Half the children started with high gains lotteries that progressively decreased in the chances of gains before increasing again, whereas the second group of children started with low gain lotteries that progressively increased in their probabilities of gains before decreasing again. We showed that children were strongly affected by this framing of the lotteries: children starting with lotteries with low chances of gains, played overall less than those starting with lotteries with high chances of gains. As expected, we also found an effect of the age (before 5 years old, children were unable to maximize their gains according to the lotteries). Thanks to EUT and CPT, we could measure risk-aversion and loss-aversion coefficients in this particular set up, and coefficients were close from those reported in adults. What is less clear is how whether these parameters stay stable whatever the context of the choice. Indeed, it might be that the framing of the experiment interfered strongly with children's decisions to play. The goal of the present study is to neutralize this framing effect in a similar experiment by presenting the lotteries in a random order during the game, and to further analyze children 'choices, comparing them in both contexts (framed versus unframed). We compared this new data set to the results of Steelandt *et al.* (2013) to assess the persistency of coefficients in EUT and CPT, age effect and errors of judgment previously found.

2. Material & Methods

2.1. Subjects

In the previous study (Steelandt *et al.*, 2013), 288 children, from 3 to 9 years old, were tested in a non-random condition. They were divided by age in 6 groups: 3-4 years old (mean age = 42.3 months), 4 years old (mean age = 54.3), 5 years old (mean age = 65.5), 6 years old (mean age = 78), 7 years old (mean age = 89.3) and 8 years old (mean age = 100) and by condition of test. In each group, we tested 24 girls and 24 boys.

In the present study, we tested 120 children, from 4 to 9 years old, divided by age in 5 groups: 4 years old (mean age = 54.3 months), 5 years old (mean age = 65.5), 6 years old (mean age = 78.0), 7 years old (mean age = 89.3) and 8 years old (mean age = 100) and by condition of test. In each group, we tested 24 girls and 24 boys. Here, we decided not to test children from 3 to 4 years old as they exhibited great difficulties remaining focused for the entire duration of the game in the previous study (the approximate duration of a session of test was 15-20 minutes). Participants were European, with English as their first language. The experiment took place at the Living Links to Human Evolution Research Centre in Edinburgh zoo. Children were recruited upon their visit to the “Budongo trail”.

2.2. Procedure

For both experiments, the apparatus and the procedure were the same. Tests were conducted in a small area (2.5 x 2 m) limited by four screens, allowing an entire visual seclusion from public. Children were individually tested while seated on a chair in front of a square table (1 x 1 m). The apparatus consisted of six aligned plastic cups containing pieces of cookies of various dimensions.

The experimenter was unfamiliar to the children. Before testing, the experimenter introduced herself to the child to put them at ease. Only one parent was allowed to stay with the child during testing. Parents were instructed not to interfere by initiating communication or interactions during testing; if a child sought interaction with parents, they were asked to draw the child’s attention back to the experimenter without directing her/his response or give any hints of what s/he was supposed to do. If the child wanted to interact with the experimenter, she repeated the instructions and encouraged her/him to redirect her/his attention to the task. During testing children were seated on a chair across from the experimenter. The experiment lasted approximately 20 minutes. During the training phase, each child was asked

to indicate a preference for either a small piece of cookie of dimension 1 x 0.5 x 0.5 cm or a larger piece of cookie of dimension 4 x 0.5 x 0.5 cm (Figure 1). Each child selected the larger reward. Then, the child was given the small piece of cookie, and was invited to return it to obtain the larger one. If the child exchanged successfully, the test started. If s/he failed, the request was repeated twice. If nothing happened after 5 s, testing ended. We did not control for the level of hunger of children. However, subjects were given a plastic bag, and they were informed that they could save for later the cookie that they received during the experiment. In each trial the experimenter first presented in one hand the initial piece of cookie of 4 x 0.5 x 0.5 cm, and in the other six aligned plastic cups containing pieces of cookie of various dimensions: 1 x 0.5 x 0.5 cm (small size), 4 x 0.5 x 0.5 cm (medium size) and 4 x 2 x 0.5 cm (large size - sequence of four 4 x 0.5 x 0.5 cm pieces of cookies). The experimenter gave the initial medium piece of cookie to the child, and held out her empty hand offering the child the chance to give the initial item back: “Here is a piece of cookie and here are others cookies. Do you prefer to keep the cookie or do you want to swap it to have one of these one?”. If the child returned it, s/he received the content of one cup chosen randomly (randomization was implemented prior to the session using a software). If the child chose to keep the initial item, the experimenter ended the trial, allowing the child to consume the initial item or store it into a bag (the child was told that the bags could be used to store the cookies so that the child could take them with him after the game). Whatever the choice of the child, the experimenter proceeded with the next trial (Figure 2).














Figure 1. A tray of six plastics cups with different sizes of rewards. The volume of a large reward is 4 (4 x 2 x 0.5 cm) medium is 1 (4 x 0.5 x 0.5 cm) and small is 0.25 (1 x 0.5 x 0.5 cm).



Figure 2. A child during a session of test.

Children were tested for 11 lotteries with variable probability to lose and to win, and each lottery was tested twice during the session. Lotteries used are described in Table 1.

Table 1. Details of the eleven lotteries used in the random and non-random experiments. Expected value (EV) = *volume of the expected rewards x chances of obtaining them*. Each lottery presents 6 potential rewards, presented in the cups. Large square represents large reward, medium square represents medium reward and small square represents small reward. The volume of a large reward is 4 (4 x 2 x 0.5 cm), medium is 1 (4 x 0.5 x 0.5 cm) and small is 0.25 (1 x 0.5 x 0.5 cm). For instance, lottery C₁ presents 3 large, 1 medium, 2 small, $EV_{C_1} = (3 \times 4/6 + 1 \times 1/6 + 2 \times 0.25/6) = 2.25$. The value of the initial allocation EV is equal to 1.

Lottery number	Total of large items visible	Content of cups	Probability of gain	Probability of loss	EV
1	6		1	0	4
2	4		0.67	0	3
3	4		0.67	0.33	2.75
4	3		0.50	0.33	2.25
5	2		0.33	0.33	1.75
6	2		0.33	0.67	1.5
7	1		0.17	0	1.5
8	1		0.17	0.50	1.12
9	1		0.17	0.67	1
10	1		0.17	0.83	1.75
11	0		0	1	0.5

Lotteries were presented to children in condition A, B. or C. For children tested in conditions A or B, lotteries were ordered according to the chances of gains or losses (see (Steelandt *et al.*, 2013)). A. *Probabilities of gains first decreasing*: the lotteries were presented one after another, with a step by step decrease in the chances to win. Children started from lottery # 0 (i.e. only large cookies) to lottery # 10 (i.e. only small cookies). Then, chances to win increased back from lottery # 10 to lottery # 0). B. *Probabilities of gains first increasing*: the lotteries were presented one after another, with a step by step increase in the chances to win. In this condition, children started from lottery #10 (i.e. only small cookies) to lottery #0 (i.e. only large cookies), before the chances decreased from lottery #0 to lottery #10. C. *Random order*

(*present study*): the lotteries were presented in a random order and each one was repeated twice throughout the session.

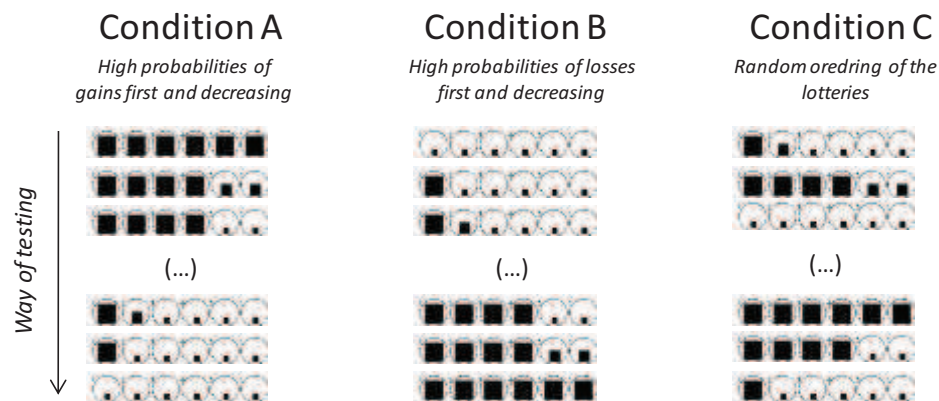


Figure 3. Conditions of tests. *Condition A. Probabilities of gains first decreasing:* the lotteries were decreasing in the chances to win. Children started from lottery # 0 (i.e. only large cookies) to lottery # 10 (i.e. only small cookies). Then, chances to win increased back from lottery # 10 to lottery # 0). *Condition B. Probabilities of gains first increasing:* the lotteries were increasing in the chances to win. In this condition, children started from lottery #10 (i.e. only small cookies) to lottery #0 (i.e. only large cookies), before the chances decreased from lottery #0 to lottery #10. *c. Random order (present study):* the lotteries were presented in a random order and each one was repeated twice throughout the session.

2.3. Data analysis

- Effect of age, gender and condition

We first analysed whether the following parameters had a significant effect on the gambling rate: age, gender, and condition of testing by conducting a general linear mixed model (GLMM). We also investigated whether children gambled differently according to the expected value of lotteries (Expected value = *volume of the expected rewards x chances of obtaining them*). The alpha-level was set to 0.05.

Next, we investigated which factor children used when making their decision. We used GLMM to test the effect of the probability of winning a large reward (P_{Gain}) and of losing (P_{Loss}), i.e. receiving a small reward. We also included the quantitative and qualitative effect of past outcomes, considering the outcome at the immediately preceding trial and the cumulated past outcomes from the start of the session (Out_p and Out_{cum}). The effect of outcomes were evaluated both qualitatively (how many large rewards were obtained, each gain being equal to + 1, and each loss to -1) and quantitatively (represented by the proportion of cookie received compared to the initial allocation, i.e. 3 units for a large reward, 0 for a medium reward, -0.75 for a small reward).

- Theories of decision making under risk (Expected Utility Theory, Cumulative Prospect Theory)

Next, we analyzed the results according to two theories of decision making under risk: Expected Utility Theory, Cumulative Prospect Theory (see supporting information). EUT states that the decision maker chooses between risky prospects by comparing their expected utility values, i.e. the weighted sums obtained by adding the utility values of outcomes multiplied by their respective probabilities (Von Neumann & Morgenstern, 1944).

Let $x = ((x_i, p_i), i = 1, \dots, n)$ denote a lottery where x_i is the i^{th} outcome and p_i the corresponding probability. Any subject who is offered a choice between the lottery x and a certain amount W should choose to keep the certain amount if:

$$u(W) > E[u(x)] \Leftrightarrow u(W) > \sum_{i=1}^n p_i u(x_i)$$

We choose the power utility function that has been already used in the literature (see (Yamada *et al.*, 2013).

$u(y) = y^\delta, \forall y$ where y is the quantity of item and δ is the risk aversion parameter. It allows us to estimate attitudes towards risk (δ) and to discriminate between risk averters ($\delta < 1$), risk seekers ($\delta > 1$) and risk neutral subjects ($\delta = 1$). Under EUT a direct estimation of the risk aversion parameter is allowed for all lotteries. Our estimation procedure rests on the maximization of the loglikelihood of this model (see Harrison and Rutström's method (G. Harrison & Rutström, 2008).

Under CPT, subjects evaluate the opportunity to play the lottery by computing a valuation function $V(x)$ defines as follows

$$V(x) = \sum_{i=m+1}^n \pi_i^+ v(x_i) + \sum_{i=1}^m \pi_i^- v(x_i)$$

and

$$v(z) = \begin{cases} z & \text{if } z \geq 0 \\ -\lambda z & \text{if } z < 0 \end{cases}$$

Where π_i are decisions weights, $v(\cdot)$ is the value function, λ is the loss aversion parameter and z is a gain or a loss relative to a reference point (here the neutral item).

CPT differs from EUT in two ways. The first ingredient of CPT is to rank the outcomes of the lottery in increasing order and to define x in terms of net losses (the m first net negative

outcomes) and net gains (the $n-m$ positive following outcomes) over the reference point, i.e., $z=x-2$, where 2 is the volume of the neutral item. The value function $v(\cdot)$ is generally concave on gains, convex on losses, and kinked at 0. The loss aversion parameter λ indicates that subjects are loss averse if $\lambda > 1$, which means that in any choice where a loss of k (\$) is at stake, subjects accept the bet if the net potential gain is higher than λ times k (\$). Tversky and Kahneman (Kahneman & Tversky, 1979; Tversky & Kahneman, 1992) experimentally identified a median value of $\lambda = 2.25$ on humans, indicating pronounced loss aversion.

The second ingredient of CPT is to associate decision weights π_i to the gamble's outcomes instead of probabilities. These decision weights depend on the probability distortion parameter, γ which indicates the curvature of the weighting function. With an inverse-S shaped weighting function ($\gamma < 1$), subjects overweight low probabilities and underweight high probabilities. When $\gamma > 1$ subjects underweight low probabilities and overweight high probabilities in their decisions. Our estimation procedure is slightly modified in order to estimate the loss aversion parameter λ and the probability distortion parameter γ .

- Control lotteries

To insure that children paid attention to the information given by each cup, we analysed their responses in two "control" lotteries, one with certain gains (# 1: only large rewards) and one with certain losses (# 11: only small rewards).

3. Results

3.1. General exchange rate

We conducted a GLMM to investigate the effect of age, condition of testing and lotteries on the choices of subject to gamble or not. The rate of gambling, by age group and by lotteries, is presented in Figure 4.

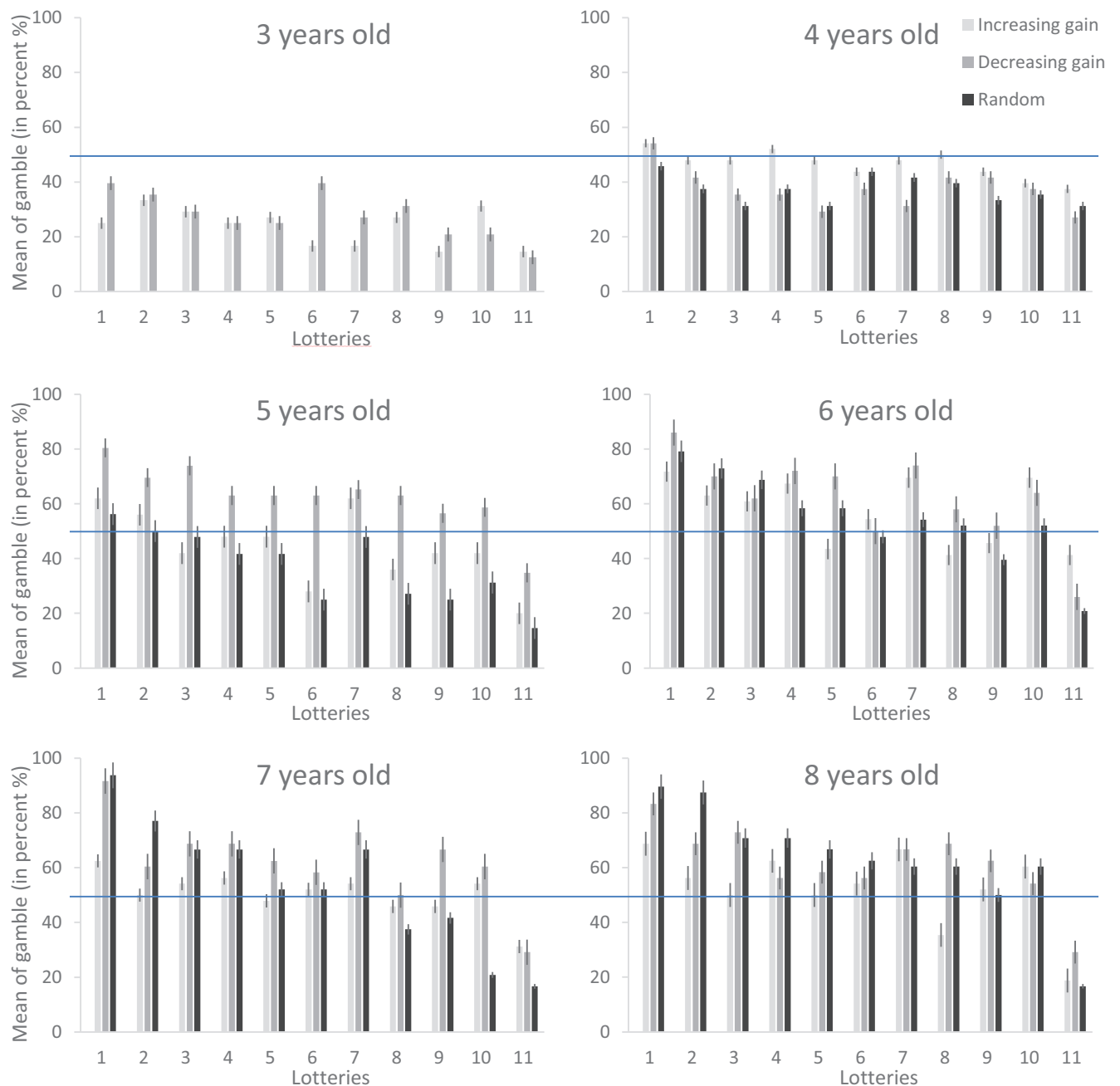


Figure 4. Percentage of exchange for each lottery, and for each group of children, according to their age and the condition of test. Lotteries are ordered/ranked from the highest probability to gain (Lottery 1: 100% chances of winning) to the lowest probability to lose (Lottery 11: 0% chance of winning). The composition of the lotteries is detailed in the table 1. Standards errors are represented by grey bars. The blue bar indicates 50%.

First, it appears that, overall, 3- and 4 years old exchanged significantly less than older children (GLMM, $p < 0001$, Table 3). There were no significant differences between age groups in older children (5 years and above, Table 2). Second, the condition affected the gambling rate significantly. Children tested in condition A “gain first decreasing” gambled significantly more

than those starting with condition B “gains first increasing” or those starting in the random condition C “random order of lottery presentation” (Tukey post hoc: condition A versus B: z -value = 2.35, p = 0.048; condition A versus C: z -value = 2.35, p = 0.047). There was no significant difference between the gambling rates in condition B and C (condition B versus C: z -value = 0.67, p = 0.77). We observed an effect of the lotteries: the higher the chances of gains, the more children played. In the game, we integrated two control lotteries, offering either a certain gain (i.e. lottery 0, only large rewards) or a certain loss (i.e. lottery 10, only small rewards). Only these two control (and opposite) lotteries were discriminated significantly by children aged 3 and 4 year old. Older children distinguished between these lotteries and both of these lotteries were significantly discriminated from most of the others. In lottery 0, where subjects were expected to play 100% of the time, 3 and 4 years old’s gambling rate did not exceed 50% (3 years old: 32%, 4 years old: 51%). Given this poor performance we checked whether these two younger groups were affected differently by the condition compared to older children. Neither 3 (tested only in condition A and B) nor 4 years old were influenced by the conditions (GLMM, 3 years old: condition A versus B: z -value = 0.44, p = 0.66; 4 years old: condition A versus B: z -value = 0.71, p = 0.76; Condition A versus C: z -value = 0.65, p = 0.79; Condition B versus C: z -value = 0.06, p = 0.99). In 5- to 8- years old, the effect of condition was significant (GLMM, condition A versus B: z -value = 4.1, p < 0.001; Condition A versus C: z -value = 3.6, p < 0.001; Condition B versus C: z -value = 0.46, p = 0.89).

Table 2. Comparisons of the mean percentage of gambling between the different age-groups using Tukey HSD pairwise comparison post-hoc tests.

	4 years old	5 years old	6 years old	7 years old	8 years old
3 years old	-3.87	-5.75	-7.87	-7.37	-7.93
	0.0015	>0.001	<0.001	<0.001	<0.001
4 years old		2.16	4.62	4.03	4.67
		0.253	<0.001	<0.001	<0.001
5 years old			2.47	1.87	2.5
			0.13	0.42	0.12
6 years old				0.61	0.004
				0.99	1.00
7 years old					0.66
					0.98

3.2. Determinants of decision-making

Next, we investigated which factor children used when making their decision. We used GLMM to test the effect of the probability of winning a large reward (P_{Gain}) and of losing (P_{Loss}), and the effects of outcomes (previous rewards received). The best models to explain decision making in children are reported in Table 3.

Previous outcome was the main factor explaining gambling rate in 3 and 4 year old children (3 years old: *Quantitative Out_p*: z-value = 3.87, $p = 0.00011$; 4 years old: *Qualitative Out_p*: z-value = 2.89, $p = 0.00038$; *Qualitative Out_{cum}*: z-value = 2.06, $p = 0.0040$). There was no significant effect of probabilities of winning or losing for these two age groups.

Probabilities of winning and losing were the main factors influencing 5-8 year old choices in condition A and in condition C, whereas children tested in condition C were mainly influenced by the probability of losing. Children were negatively affected by the probability of losing (Condition A, z-value = -5.18; $p < 0.001$; Condition B : z-value= -4.69, $p < 0.001$; Condition C : z-value= -6.65, $p < 0.001$). They were also positively influenced by the probability of gains (Condition A, z-value = 4.13; $p < 0.001$; Condition C. : z-value= 6.52, $p < 0.001$). Five-eight years old children's were also affected by cumulative outcomes (Condition A : z-value = 2.5 ; $p = 0.012$; Condition C : z-value = 4.45, $p < 0.001$), and for children tested in condition B by previous outcomes (z-value= -4.1, $p < 0.001$), playing less when receiving negative outcomes.

Table 3 : Influence of the tested variables on choices. The probability of losing is the probability of getting a small reward, the probability of winning is the probability of getting a large reward; "Quantitative Out_p" is the quantitative outcome obtained from the preceding trial, "Quantitative Out_c" is the quantitative outcome obtained from the beginning of the session; "Qualitative Out_p" is the qualitative outcome obtained from the preceding trial, "Qualitative Out_c" is the quantitative outcome obtained from the beginning of the session.

	P_{Loss}	P_{Gain}	Quantitative Out _p	Quantitative Out _c	Qualitative Out _p	Qualitative Out _c
	z-value (p-value)	z-value (p-value)	z-value (p-value)	z-value (p-value)	z-value (p-value)	z-value (p-value)
3 years old						
Conditions A & B	-0.41 0.68	2.05 0.041	3.87 0.0011	1.69 0.089		
4 years old						
Conditions A, B & C	-0.94 0.36	1.67 0.095			2.89 0.0038**	2.06 0.0039**
5 to 8 year old						
Condition A	-5.18 <0.001	4.13 <0.001	-0.32 0.74	2.5 0.0124		
Condition B	-4.69 <0.001	2.73 0.0063	-4.1 <0.001	0.79 0.43		
Condition C	-6.65 <0.001	6.52 <0.001			-0.28 0.77	4.45 <0.001

3.3. Expected Utility Theory

Here, we analyzed choices within EUT framework to investigate how and if children exhibited risk aversion in each age group. Estimation results are presented in Table 5. Children showed significant risk aversion in all groups ($\delta < 1$; note that a value of 1 indicate risk neutrality and a value > 1 risk proneness). In condition A and C this coefficient increases with age, the children aged 3 and 4 year old being significantly more risk averse than the older ones. In condition B, children were generally strongly risk averse, and this aversion did not decrease significantly as age increased.

Table 4. Estimates of parameters for EUT (power utility function) model with different age classes. Robust standard errors (adjusted for clusters in subjects) are in parentheses. Log L is the pseudo loglikelihood of the estimation.

Condition A (Decreasing gains)						
	3 years old	4 years old	5 years old	6 years old	7 years old	8 years old
δ (risk aversion parameter)	0.099 (0.026)	0.089 (0.039)	0.37 (0.068)	0.41 (0.061)	0.41 (0.049)	0.38 (0.054)
<i>Log L</i>	-363	-364	-344	-344	-342	-346

Condition B (Increasing gains)						
	3 years old	4 years old	5 years old	6 years old	7 years old	8 years old
δ (risk aversion parameter)	0.061 (0.029)	0.11 (0.052)	0.22 (0.053)	0.25 (0.056)	0.16 (0.062)	0.25 (0.056)
<i>Log L</i>	-364	-364	-360	-354	-362	-357

Condition C (Random ordering)					
	4 years old	5 years old	6 years old	7 years old	8 years old
δ (risk aversion parameter)	0.056 (0.031)	0.21 (0.052)	0.38 (0.043)	0.48 (0.036)	0.51 (0.051)
<i>Log L</i>	-365	-355	-340	-312	-318

3.4. Cumulative Prospect Theory

CPT estimation parameters are presented in Table 5. All children exhibited loss aversion (Condition A.: $\lambda = 1.76$; Condition B.: $\lambda = 1.97$, Condition C.: $\lambda = 2.045$). Note that individuals are neutral to loss when $\lambda = 1$. Due to high standard errors, we did not observe significant differences across age groups. Probability distortion parameters were significantly lower than one, thus they did distort probabilities: they over-weighting of small probabilities and under-weighting of high probabilities. Again, no age effect could be detected.

Table 5. Estimates of parameters for CPT model with different age classes. Robust standard errors (adjusted for clusters in subjects) are in parentheses. Log L is the pseudo loglikelihood of the estimation.

Condition A (Decreasing gains)						
	3 years old	4 years old	5 years old	6 years old	7 years old	8 years old
λ (loss aversion parameter)	3.13 (0.53)	2.23 (0.31)	1.28 (0.28)	1.45 (0.21)	1.39 (0.18)	1.40 (0.18)
γ (distortion probabilities)	0.81 (0.023)	0.85 (0.016)	0.88 (0.025)	0.85 (0.024)	0.86 (0.027)	0.87 (0.021)
Log L	-1509	-1418	-806	-752	-733	-797

Condition B (Increasing gains)						
	3 years old	4 years old	5 years old	6 years old	7 years old	8 years old
λ (loss aversion parameter)	3.08 (0.37)	1.75 (0.33)	2.33 (0.34)	1.44 (0.22)	1.69 (0.19)	1.96 (0.22)
γ (distortion probabilities)	0.83 (0.018)	0.88 (0.016)	0.81 (0.026)	0.88 (0.026)	0.86 (0.021)	0.81 (0.025)
Log L	-1688	-1322	-1157	-989	-1186	-1050

Condition C (Random ordering)					
Parameters	4 years old	5 years old	6 years old	7 years old	8 years old
λ (loss aversion parameter)	2.21 (0.31)	2.72 (0.38)	1.73 (0.21)	2.09 (0.27)	1.51 (0.21)
γ (distortion probabilities)	0.85 (0.017)	0.33 (0.032)	0.87 (0.032)	0.85 (0.036)	0.86 (0.041)
Log L	-1523	-1206	-821	-600	-590

4. Discussion

Our findings show that children gambled differently according to their age and the framing of the lotteries. Before 5 years old, they took into account previous outcomes more than probabilistic information about their odds of winning or losing. From 5 years old, children paid more attention to the probabilities of losing and winning than to previous outcomes, although these outcomes also affected their decision. In term of exchange rate, randomizing the order of presentation of the lotteries made this framing equivalent to a “low probability of winning first” framing. In both cases, children played significantly less often than those who were placed in the domain of gains at the beginning of the study (Condition A, which started with high probability of gains). The framing also affected the expression of the risk aversion parameter in EUT, with children playing with low probability of winning first being strongly averse than the two other conditions. More generally, EUT and CPT could be applied and showed that risk aversion and loss aversion could be detected in children.

They were able to discriminate between the two control lotteries but still, we observed less than 50% of exchange when they were sure to win a larger cookie. Everything happens as if they did not apprehend well the possible issues of each choice. This limitation in estimating probabilities may be due to yet immature cognitive skills: at this age, they can already make addition and subtraction, and estimate quantities (Callaghan *et al.*, 2011; Lipton & Spelke, 2003; Xu & Spelke, 2000) but may not be able to estimate their chances of gains and losses in such situations, as suggested by previous on 5 years old (Harbaugh *et al.*, 2002; Levin & Hart, 2003). Perhaps more repetitions of each trial could have help children maximize their gains better. However, they were influenced by their previous outcomes when deciding to play. In the current context, this task probably was for children an ambiguous task more than a risky one given that they could not associate probabilities to each probable outcome. Using memory of previous trials is one way to resolve this ambiguity. Interestingly, they exhibit a very high risk aversion (as assessed with EUT, a model usually reserved for risky contexts). It remains interesting to note that in doubt, children do not play randomly but choose preferentially the safe option. Not being able to evaluate probabilities make them incapable to overcome this risk aversion effect as they exhibited the highest value of parameter compared to other children. We observed no effect of framing in these children which suggest that this effect is very likely connected to some kind of probabilistic reasoning, and thus depending on the development of the necessary cognitive skills. The value of the loss aversion

parameter (as assessed by CPT) indicated a strong aversion to loss that did not differ from age group due to high heterogeneity in the data. The coefficient is just above 2, thus slightly above the values found in recent studies in adults (Abdellaoui *et al.*, 2013). Children this age exhibited limited probability distortion that did also not differ from the one found in older children. Thus, extraordinary probability distortion is not what explains the lack of accurate probability evaluation.

Even if we facilitate the task by making the utility of their choice directly accessible after each choice (they hold the outcome in their hand), we cannot exclude the possibility that the task was too difficult for them to understand. For instance, some researchers tried to simplify the IGT task used by Kerr & Zelazo (2004), to decipher whether complexity of the task or the variation of the losses values mainly affected them (Bunch *et al.*, 2007). However, even with a simpler task, 3 and 4 years old did not succeed. Also children did not know the experimenter before the game. Here, we did not control for boldness or shyness in children temperament but Levin and colleagues showed that these traits can influence the behavior of children in risky gambles (Levin & Hart, 2003, 2007). Finally, our results in younger children could be due to a stronger expression of the endowment effect in these age groups. Young children may value the piece of cookie that they received (and thus possessed) more than the cookies presented in the cups. The endowment effect has been reported in adults (Boven *et al.*, 2003; Kahneman *et al.*, 1990; Knetsch, 1989) but there is a lack of data in children, especially in young ones. Given that the exchange rate and the success in the choices increase with age, this endowment effect is not the most parsimonious explanation of our results. Instead, cognitive limits rather than experimental flaw or biases may be more likely (Kerr & Zelazo, 2004). Further studies are needed to answer these questions. More generally, efforts should be made to design task more suitable to the testing of children below five years.

Children from 5 to 8 years old were able to make their choices mainly based on probabilities rather than on their outcomes. Children tested in condition A generally experienced gains from the first trials, and started playing as if placed in the domain of gain. In this context, they were also positively influenced by cumulated outcomes (“the more I win, the more I play”). Children who started with Condition B (mainly experiencing losses at the beginning of the task) were significantly, and negatively, influenced by their immediately previous reward. This means that after receiving a gain they were more likely not to play (and, after losing were more likely to play again). Interestingly, this group had the lowest sensitivity to probabilistic

information, the highest sensitivity to outcomes effects and exhibited the highest coefficient of risk aversion. Everything happened as if placing them in the domain of loss exacerbated their negative perception of the situation, and made them pessimistic. Children tested in random (condition C) played with a similar rate of gambling than children from the group B, but did not behave as if placed in the domain of loss and other factors explain their decisions. First, probabilities of gain and loss and cumulative outcome affected them similarly as in group A. Second, risk aversion parameter was similar to group a, not b. Thus, placing children in the domain of gain made them exchange more often, but did not modify strongly risk aversion parameters compared to the neutral context.

Framing effect influenced the perception of the situation in children. However, placing the children in the domain of gain was not sufficient to create opposite and similar effects as those observed in the domain of loss. Additionally, it did not affect loss aversion parameters that were similar whatever the framing (i.e. all children weighted each loss in the same way).

The occurrence of loss aversion in young children, from 3 years old confirms that some biases can appear early. Recent studies found a correlate between specific brain areas activation and the expression of loss aversion in adults (Tom et al., 2007). It should be possible to trace the age at which similar activation can be detected in children as they grow. Framing effect is known in adults, but few direct studies assess how it affects risk aversion or distortion of probability (Glimcher *et al.*, 2009). Generally the choice of the risky option is not done at a similar frequency depending on the framing of the decision. This means that how the framing impact children choices is really similar to what is observed in adults. To be able to conclude on the effects of framing effect in younger children, it is crucial to reduce the complexity of the task. Given that young children can use their outcomes to learn about the “riskiness” of their choice (Kerr & Zelazo, 2004), we should seek to orient future studies in this direction. When in doubt, being risk averse could be a heuristic once evolved by natural selection in our species (Hintze *et al.*, 2013). Several studies are now questioning the evolutionary origins (Blanchard et al., 2014; Chen et al., 2006; Hayden et al., 2008; Pelé et al., 2014), but also the environmental influences on decisions (parental effects: (Dohmen *et al.*, 2005); cultural (Weber & Hsee, 2000). Integrating all these approaches in a collective framework should help scientists decipher what makes us decide as we do.

Article 3

*Validation d'un protocole non
monétaire chez les adultes*

Synthèse de l'article 3 : En situation risquée, les adultes sont averses au risque et à la perte, même lorsque les conséquences de leurs choix ne sont pas monétaires

L'objectif de ce travail est de mieux comprendre l'origine et l'évolution de nos comportements en situation risquée, grâce à une approche ontogénique et phylogénétique. Étudier les comportements de primates non humains et de jeunes enfants dans ce type de situation nécessite l'utilisation d'un protocole simple et non verbal, et la méthode d'échange utilisée dans les articles 1 et 2 s'est révélée adéquate pour tester ces populations particulières. Nous avons confrontés nos résultats obtenus à des modèles économiques, afin de pouvoir quantifier et comparer les degrés d'aversion à la perte et d'aversion au risque chez les enfants et les autres primates, et ainsi être en mesure d'effectuer des comparaisons avec les adultes. En effet, en économie, la prise de décision a été très étudiée chez les adultes, modélisée notamment par EUT (Théorie de l'espérance d'utilité) et CPT (Théorie des perspectives), et des paramètres relativement stables concernant l'aversion à la perte et l'aversion au risque ont été déterminés au cours de ces dernières années. On sait par exemple que les individus ne perçoivent pas les gains et les pertes de la même façon, et qu'il leur faut entre 1,4 et 1,8 fois plus de gains pour compenser l'impact psychologique d'une perte.

Cependant, notre protocole diffère quelque peu des méthodes généralement utilisées en économie expérimentale, puisque les sujets n'obtiennent pas des gains (ou de pertes) sous forme monétaire, mais sous forme de nourriture. L'objectif de cette étude est donc de vérifier si les comportements observés habituellement en économie expérimentale (aversion au risque, aversion à la perte) chez les adultes sont stables même lorsque les individus sont testés dans un protocole n'impliquant pas de conséquences monétaires.

Seuls les résultats obtenus sont présentés et discutés dans ce chapitre. Dans un premier temps, des étudiants (moyenne d'âge 21 ans) en licence de psychologie (n = 115) ont été testés, puisqu'il s'agit du groupe de population le plus représenté dans la littérature économique. Ensuite, j'ai élargi mon échantillon afin de confronter leurs résultats à une population plus diversifiée, en testant des adultes âgés de 18 à 81 ans (moyenne d'âge 35 ans) issus de différentes catégories socioprofessionnelles (n = 202).

Tous les sujets ont compris l'objectif du jeu puisque entre 97% (étudiants) et 100% (adultes) des individus ont échangé à la loterie contrôle « 100% de chances de gains » et 9% (étudiants) et 0% (adultes) des individus ont échangé à la loterie contrôle « 100% de chances de pertes ». Les adultes se sont montrés globalement averses au risque et averses à la perte, ce qui est cohérent avec les résultats rapportés dans la littérature. Les adultes n'ont pas présenté une distorsion des probabilités qui aurait pu impacter leurs décisions. Les étudiants étaient plus averses au risque que les adultes. A l'inverse, ils n'ont pas montré d'aversion à la perte, ce qui est contraire aux prédictions. De plus, ils présentaient une légère distorsion des probabilités, indiquant qu'ils surestimaient les faibles probabilités et sous-estimaient les fortes probabilités. Cela nécessite de tester d'autres étudiants afin de distinguer si ces résultats sont dus à la population testée (jeunes étudiantes) ou à la méthode utilisée. Néanmoins, les résultats obtenus chez les autres adultes confirment que les valeurs des paramètres d'aversion au risque et à la perte observées chez les enfants et les primates non humains peuvent être comparées à ce qui est connu chez les adultes.

Pour des raisons de confort de lecture les résultats liés aux analyses économiques sont discutés au fur et à mesure du manuscrit.

Some insights on human gambling behavior: validation of the exchange task

Broihanne M.-H.¹, Romain A.^{2,3}, Dufour V.^{2,3}

¹ Laboratoire de Recherche en Gestion et Economie, EM Strasbourg Business School,
Université de Strasbourg, Strasbourg, France

² Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien
Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France

³ Université de Strasbourg, Strasbourg, France

Manuscrit en cours de rédaction

1. Material & Methods

1.1. Subjects

We first tested 110 undergraduates, men and women, from the faculty of psychology of the University of Strasbourg. They were aged from 18 to 35 years old (mean age = 21 years) (Table 1). Participation to the experiment was a part of one of the student course even if they were free to refuse to take part in the study. Additionally, we tested 202 adults divided in 4 age groups: 18-25 years old (mean age = 21 years), 26-34 years old (mean age = 28 years), 35-42 years old (mean age = 37 years) and 42 years old and more (mean age = 53 years). For this second group of subjects: the experiment took place at the Science Festival and several others occasions In Strasbourg. All participants were European, with French as their first language.

Table 1. Number of participants for each age group, with the number of men and women.










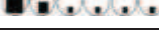
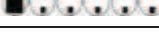

	University students		Adults 18-25 years old		Adults 26-34 years old		Adults 35-41 years old		Adults > 42 years old	
	Women	Men	Women	Men	Women	Men	Women	Men	Women	Men
Subjects	86	24	34	42	19	27	21	19	30	31
Mean age (years)	21 years	22 years	21 years	21 years	28 years	28 years	38 years	37 years	53 years	53 years
Total of individuals per group	110		76		46		40		61	

1.2. Procedure of testing

The procedure of testing was similar to those used with children (for more details see (Steelandt *et al.*, 2013), and Romain *et al.* in prep). The apparatus consisted of six aligned plastic cups containing pieces of cookies of various dimensions. The experimenter was unfamiliar to the subject. Before testing, the experimenter introduced himself and explained to the subject that the task was initially designed for children, and that rewards (Mikado) could be obtained. The experiment lasted approximately 10 minutes. During the training phase, each subject was asked to indicate a preference for either a small piece of cookie of dimension 1 x 0.5 x 0.5 cm or a larger piece of cookie of dimension 4 x 0.5 x 0.5 cm. Each subject selected the larger reward. Then, the subject was given the small piece of cookie, and was invited to return it to obtain the larger one. If the subject exchanged successfully, the test started. We did not control for the level of hunger of subjects. However, subjects were given a plastic bag,

and they were informed that they could save for later the cookie that they received during the experiment. We also recorded the time at which they last ate, and what kind of meal that was (lunch or nibbling's for example). In each trial the experimenter first presented in one hand the initial piece of cookie of 4 x 0.5 x 0.5 cm, and in the other six aligned plastic cups containing pieces of cookie of various dimensions: 1 x 0.5 x 0.5 cm (small size), 4 x 0.5 x 0.5 cm (medium size) and 4 x 2 x 0.5 cm (large size - sequence of four 4 x 0.5 x 0.5 cm pieces of cookies). The experimenter gave the initial medium piece of cookie to the subject, and held out her empty hand offering the subject the chance to give the initial item back: "here is a piece of cookie and here are others cookies. Do you prefer to keep the cookie or do you want to swap it to have one of these one?". If the subject returned it, the experimenter played a dice and the result (i.e. between 1 and 6) indicated the cup that the subject received. If the subject chose to keep the initial item, the experimenter ended the trial, allowing the subject either to consume the initial item or to store it into a bag. Whatever the choice of the subject, the experimenter proceeded with the next trial. Participants were tested for 12 different lotteries with variable probabilities to lose and to win. Each lottery was tested once but in a random ordering during the session. The lotteries used are described in Table 2.

Table 2. Details of the eleven lotteries used in the random and non-random experiments. Each lottery presents 6 potential rewards, presented in the cups. Large square represents large reward, medium square represents medium reward and small square represents small reward. The volume of a large reward is 4 (4 x 2 x 0.5 cm), medium is 1 (4 x 0.5 x 0.5 cm) and small is 0.25 (1 x 0.5 x 0.5 cm).

Lottery	Total of large visible items	Content of cups	Probability of gain	Probability of loss
A	6		1	0
B	4		0.67	0
C	3		0.50	0
D	3		0.50	0.33
E	2		0.33	0
F	2		0.33	0.33
G	2		0.33	0.67
H	1		0.17	0
I	1		0.17	0.50
J	1		0.17	0.67
K	1		0.17	0.83
L	0		0	1

2. General response to the gambling task

We first compared whether gambling behaviour's differed between groups. We did not find an effect of gender or age group (GLMM, gender: z -value = 0.38, p = 0.69; age group: z -value = 0.32, p = 0.74). We observed a similar gambling rate between adults (general population, from 18 to 81 years old) and students (uniquely students tested at the University of Psychology) for all lotteries (GLMM, p > 0.005). Second, we investigated the accuracy of them in terms of exchange rate at the two control lotteries, i.e. a certain gain (lottery A) or a certain loss (lottery L). With more than 95% of exchange in lottery A and less than 10% of exchanges in lottery L, most participants showed accuracy and a high motivation in maximizing their gains (Figure 1).

They discriminated between the different lotteries (GLMM, z -value = 5.182, p < 0.01, followed by Tuckey post-hoc) (Table 3). Both groups were very sensitive to the probability of losses, as the gamble rate dropped to 44% for lottery G but was on average 83% for lottery H. Note that, although this is not significant, the student group was sometimes willing to play when there was no expected gains (Lottery L), a willingness not seen in the other adult group (figure 1);

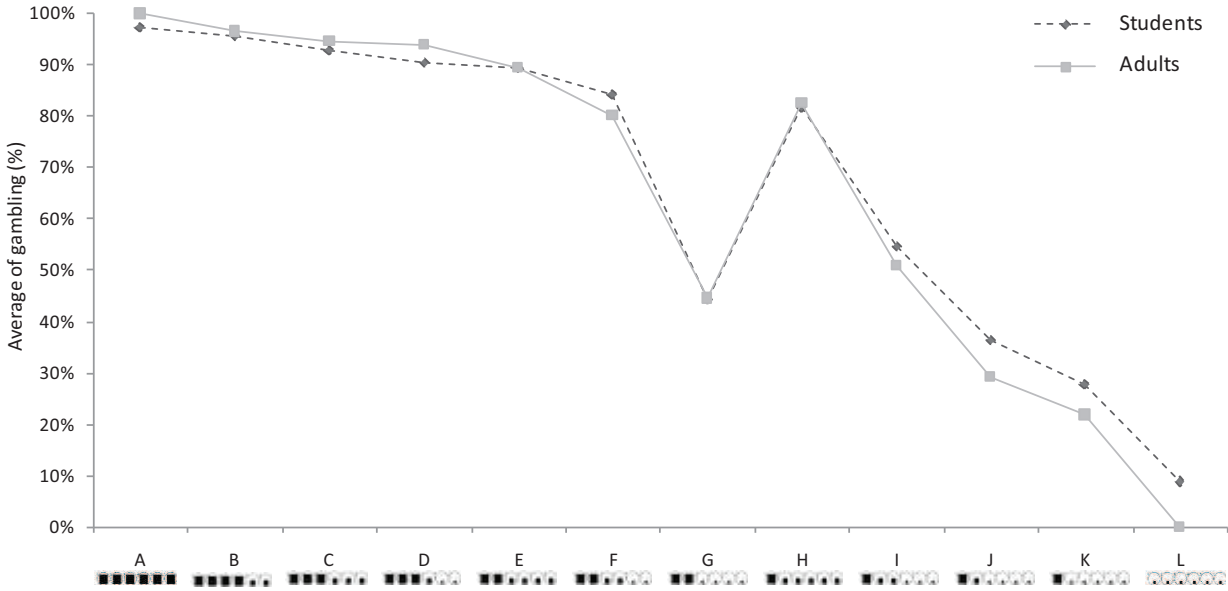


Figure 1. Average gambling rate for each lottery, in students and in adults. Lotteries were presented randomly during the experiment, but were ordered by decreasing probabilities of gains in the

Table 3. Comparison of the mean percentage of gambling between the different lotteries in adults and in students using Tukey HSD pairwise comparison post-hoc tests. “Adults” correspond to the general population (from 18 to 81 years old) and “Students” corresponds to uniquely students from University of Psychology.

Lotteries comparison 2 by 2			Students		Adults	
			z-value	p-value	z-value	p-value
Lottery B	-	Lottery A	0.000	1.0000	-0.236	1.0000
Lottery C	-	Lottery A	-1.426	0.9522	-1.423	0.9531
Lottery D	-	Lottery A	-1.994	0.6705	-1.065	0.9953
Lottery E	-	Lottery A	-1.993	0.6714	-2.607	0.2525
Lottery F	-	Lottery A	-2.593	0.2593	-4.561	<0.01 ***
Lottery G	-	Lottery A	-6.459	<0.01 ***	-9.100	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery A	-3.195	0.0557	-4.211	<0.01 **
Lottery I	-	Lottery A	-5.474	<0.01 ***	-8.475	<0.01 ***
Lottery J	-	Lottery A	-6.982	<0.01 ***	-10.948	<0.01 ***
Lottery K	-	Lottery A	-7.591	<0.01 ***	-11.634	<0.01 ***
Lottery L	-	Lottery A	-9.046	<0.01 ***	-13.634	<0.01 ***
Lottery C	-	Lottery B	-1.426	0.9521	-1.205	0.9867
Lottery D	-	Lottery B	-1.994	0.6712	-0.839	0.9995
Lottery E	-	Lottery B	-1.993	0.6707	-2.427	0.3612
Lottery F	-	Lottery B	-2.593	0.2577	-4.470	<0.01 ***
Lottery G	-	Lottery B	-6.459	<0.01 ***	-9.246	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery B	-3.195	0.0555	-4.103	<0.01 **
Lottery I	-	Lottery B	-5.474	<0.01 ***	-8.590	<0.01 ***
Lottery J	-	Lottery B	-6.982	<0.01 ***	-11.178	<0.01 ***
Lottery K	-	Lottery B	-7.591	<0.01 ***	-11.890	<0.01 ***
Lottery L	-	Lottery B	-9.046	<0.01 ***	-13.864	<0.01 ***
Lottery E	-	Lottery C	-0.709	0.9999	-1.337	0.9702
Lottery G	-	Lottery C	-7.270	<0.01 ***	-9.596	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery C	-2.379	0.3909	-3.292	0.0412 *
Lottery C	-	Lottery D	0.710	0.9999	-0.381	1.0000
Lottery E	-	Lottery D	0.000	1.0000	-1.696	0.8551
Lottery F	-	Lottery D	-0.842	0.9994	-4.001	<0.01 **
Lottery G	-	Lottery D	-7.207	<0.01 ***	-9.553	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery D	-1.763	0.8189	-3.580	0.0154 *
Lottery I	-	Lottery D	-5.571	<0.01 ***	-8.792	<0.01 ***
Lottery J	-	Lottery D	-8.035	<0.01 ***	-11.760	<0.01 ***
Lottery K	-	Lottery D	-8.937	<0.01 ***	-12.548	<0.01 ***
Lottery L	-	Lottery D	-10.358	<0.01 ***	-14.398	<0.01 ***
Lottery G	-	Lottery E	-7.207	<0.01 ***	-9.378	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery E	-1.763	0.8190	-2.104	0.5922
Lottery C	-	Lottery F	1.519	0.9260	3.733	<0.01 **
Lottery E	-	Lottery F	0.842	0.9994	2.596	0.2585
Lottery G	-	Lottery F	-6.896	<0.01 ***	-7.856	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery F	-0.955	0.9982	0.520	1.0000
Lottery I	-	Lottery F	-5.092	<0.01 ***	-6.736	<0.01 ***
Lottery J	-	Lottery F	-7.803	<0.01 ***	-10.999	<0.01 ***
Lottery K	-	Lottery F	-8.777	<0.01 ***	-12.037	<0.01 ***
Lottery L	-	Lottery F	-10.191	<0.01 ***	-13.647	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery G	6.333	<0.01 ***	8.231	<0.01 ***
Lottery C	-	Lottery I	5.807	<0.01 ***	8.792	<0.01 ***
Lottery E	-	Lottery I	5.571	<0.01 ***	8.442	<0.01 ***
Lottery G	-	Lottery I	-2.297	0.4480	-1.305	0.9752
Lottery H	-	Lottery I	4.377	<0.01 ***	7.140	<0.01 ***
Lottery J	-	Lottery I	-3.502	0.0199 *	-5.175	<0.01 ***
Lottery K	-	Lottery I	-4.830	<0.01 ***	-6.535	<0.01 ***
Lottery L	-	Lottery I	-7.148	<0.01 ***	-9.692	<0.01 ***
Lottery C	-	Lottery J	8.019	<0.01 ***	11.913	<0.01 ***
Lottery E	-	Lottery J	8.035	<0.01 ***	12.031	<0.01 ***
Lottery G	-	Lottery J	1.249	0.9821	3.930	<0.01 **
Lottery H	-	Lottery J	7.313	<0.01 ***	11.290	<0.01 ***
Lottery K	-	Lottery J	-1.453	0.9452	-1.506	0.9308
Lottery L	-	Lottery J	-4.648	<0.01 ***	-6.213	<0.01 ***
Lottery C	-	Lottery K	8.850	<0.01 ***	12.731	<0.01 ***
Lottery E	-	Lottery K	8.937	<0.01 ***	12.935	<0.01 ***
Lottery G	-	Lottery K	2.674	0.2170	5.340	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery K	8.358	<0.01 ***	12.304	<0.01 ***
Lottery L	-	Lottery K	-3.499	0.0207 *	-5.090	<0.01 ***
Lottery C	-	Lottery L	10.305	<0.01 ***	14.518	<0.01 ***
Lottery E	-	Lottery L	10.358	<0.01 ***	14.545	<0.01 ***
Lottery G	-	Lottery L	5.568	<0.01 ***	8.881	<0.01 ***
Lottery H	-	Lottery L	9.825	<0.01 ***	13.877	<0.01 ***

3. Decision-making models

In this sub-section we run maximum likelihood analysis of different decision-making models (EUT and CPT) on humans. All analyses were conducted for adults (general population, including young adults) and students (18-25 years, tested at the University of Psychology).

3.1 Expected Utility Theory

According to EUT, individuals choose between risky prospects by comparing their expected utility values, i.e. the weighted sums obtained by adding together the utility values of outcomes multiplied by their respective probabilities (Von Neumann & Morgenstern, 1944). Let $x = ((x_i, p_i), i = 1, \dots, n)$ denote a lottery where x_i is the i^{th} outcome and p_i is the corresponding probability. Any subject who is offered a choice between the lottery x and a certain amount W should choose to keep the certain amount if:

$$u(W) > E[u(x)] \Leftrightarrow u(W) > \sum_{i=1}^n p_i u(x_i) \quad (1)$$

We run estimations of the conditional log-likelihood of the expected utility theory for two utility functions: The power utility function: $u(y) = y^{-\delta}$, $\forall y$ (δ is the risk aversion parameter), and the negative exponential utility function: $u(y) = -\exp(-y\rho)$, $\forall y$ (ρ is the risk aversion parameter). These two functional forms are interesting because they exhibit different properties. The power function exhibits constant relative risk aversion (CRRA). CRRA means that attitudes towards proportional risks are constant with y . The negative exponential utility function exhibits constant absolute risk aversion (CARA), which means that, in our experiments, if subjects experienced successive “winning” trials, this will not affect their decisions to accept next gambles.

Our maximization procedure is based on Harrison and Rutström’s method (Harrison & Rutström, 2009). We compute the expected utility for each individual choice for a candidate estimate of δ and the difference ΔEUT between this expected utility and the utility of the certain outcome, 2^δ . This difference is then used to define the cumulative probability of the observed choice using a standard cumulative normal distribution function $\Phi(\Delta EUT)$. The conditional log-likelihood of the Expected Utility Theory (power utility function) is therefore:

$$\ln L^{EUT}(\delta; y) = \sum_i \ln l_i^{EUT} = \sum_i [y_i \ln \Phi(\Delta EUT) + (1 - y_i) \ln(1 - \Phi(\Delta EUT))] \quad (2)$$

Where $y_i=1$ denotes the choice of the exchange in task i ($y_i=0$ is for the choice of the certain outcome).

Note that our main goal of measuring risk aversion has already been handled in different ways. First, some works conducted analyses of the answers given by individuals on hypothetical questions answers (Barsky *et al.*, 1997; Donkers *et al.*, 2001; Evans & Viscusi, 1991; Hartog *et al.*, 2002; Viscusi & Evans, 1990). Second, laboratory experiments (Holt & Laury, 2002; Kachelmeier & Shehata, 1992; Smith & Walker, 1993) or analysis of market data (Beetsma & Schotman, 2001; Bombardini & Trebbi, 2005; Gertner, 1993; Jullien & Salanié, 2000; Metrick, 1995) also provided powerful results. All existing evidence about risk preferences is based on theoretical assumptions and estimates are driven by the imposed functional form. Therefore, our work deals with this strand of literature.

In our task, subjects significantly exhibit risk aversion ($\rho > 0$ or $\delta < 1$) (Table 4). Our results indicate that the best fits are obtained with the power utility functions for all subjects. First, in the power utility function case, we observe a decreasing pattern of risk aversion with the subjects' age (δ is high for adults and medium for young people). Second, in the case of a negative exponential, estimated parameters show a U-shape relationship between risk-aversion and age. In order to get more accurate results on the age impact, we run estimations for the power utility function in different subjects' age in Table 5. Risk aversion progressively decreases with age for student people (from 18-19 to 24-25 years old), and the coefficients of risk aversion significantly differ between the youngest and the oldest of them. For adults, coefficients do not differ significantly between age categories but they are significantly higher than the one obtained for the 20-21 years old young adults.

These results have to be compared with the ones of other academic works. Cohen and Einav (Cohen & Einav, 2007) find that age has a non-monotone pattern of risk preferences over the life cycle. Their estimated coefficients imply that initially (that is, at age 18, the youngest individual in the data) individuals become less risk averse with age, but around the age of 48, individuals start becoming more risk averse. However, other papers have demonstrated that the common view that people become less risk taking and more cautious as they get older does not always hold. Actually, in laboratory studies, findings are mixed and often reveal no age differences like in our work. For example, Harrison *et al.* (2005) showed that the average is risk averse and that people in their middle-aged group (between ages 40 and 50) are less risk averse than others. In their study, Mather *et al.* (2012) found that age differences in risk

preferences only emerged when participants were offered a choice between a risky and a certain gamble (a sure gain or a sure loss) but not when offered two risky gambles. Another example is found in the study of the relationship between demographic characteristics and risk taking among nearly a thousand contestants on the television game show “Who Wants to Be a Millionaire” (Daghofer, 2007). The age of the contestants did not significantly predict whether they voluntarily quit the game as the stakes got higher.

Age is not the only variable which is known to affect risk preferences. Bucciol and Miniaci (2011) derive the distribution of the implicit risk aversion in the actual portfolio choice of US households. They find a median risk aversion coefficient of 2.7 and a huge heterogeneity across individuals. More accurately, risk aversion is decreasing with wealth and education, and to increase with age like in other studies although real wealth and other constraints are taken into account in their study. In a vast interview in Germany over roughly 22.000 individuals, Dohmen and collaborators showed that the willingness to take risks is negatively related to age and being female, and positively related to height and parental education (Dohmen *et al.*, 2005). Interestingly the survey measure of risk aversion was a good predictor of actual decision under risk in different contexts (traffic offenses, portfolio choice, smoking, occupational choice, participation in sports, and migration). These findings call into the question the current preoccupation with lottery measures of risk preference.

In Table 6, we look at gender effects. We do not observe significant differences of risk aversion for gender, except in young people. However, the significant difference observed in young could be mainly driven by the size differences in the male and the female cohorts. Actually our experiment was conducted on psychology students who were mainly female. The academic literature often concludes that women are more risk-averse than men and this is in line with our results (Cohen & Einav, 2007; Donkers *et al.*, 2001; Hartog *et al.*, 2002). For example, Cohen and Einav (2007) indicate that women have a coefficient of absolute risk aversion about 20 percent greater than that of men.

Table 4. Estimates of parameters for EUT models ^(a).

Utility function	Parameters / Log	Adults	Students
Negative exponential	ρ	0.27 (0.009)	0.19 (0.006)
	Log L	-994.	-1346
Power	δ	0.76 (0.019)	0.58 (0.023)
	Log L	-693	-1232
<i>Number of obs.</i>		1668	2124

Table 5. Estimates of parameters for EUT (power utility function) model with different age classes ^(a).

Age (years)	Adults				Students			
	22-25 y	26-33 y	34-41 y	> 42y	18-19 y	20-21 y	22-23 y	24-25 y
δ	0.69 (0.047)	0.75 (0.030)	0.75 (0.038)	0.78 (0.034)	0.52 (0.037)	0.56 (0.036)	0.66 (0.058)	0.81 (0.051)
Log L	-257	-249	-193	-250	-371	-594	-194	-60
<i>Number of obs.</i>	516	588	456	624	612	996	372	144

Table 6. Estimates of parameters for EUT (power utility function) model for gender ^(a).

Gender	Adults		Students	
	Men	Women	Men	Women
δ	0.78 (0.028)	0.74 (0.028)	0.72 (0.04)	0.51 (0.027)
Log L	-349	-343	-349	-865
<i>Number of obs.</i>	880	788	716	1408

(a) Robust standard errors (adjusted for clusters in subjects) are in parentheses. *

3.2 Cumulative Prospect Theory

Under CPT, subjects evaluate the opportunity to play the lottery by computing a valuation function $V(x)$ defined as follows:

$$V(x) = V(x^+) + V(x^-) = \sum_{i=m+1}^n \pi_i^+ v(x_i) + \sum_{i=1}^m \pi_i^- v(x_i) \quad (3)$$

where $x^+ = \max(0, x)$; $x^- = -\max(0, -x)$.

The first element of CPT is to define x in terms of net gains and losses, and to rank the outcomes of the lottery in increasing order. These are divided into two categories: the m first outcomes are negative (losses) and the $n-m$ following outcomes are positive (gains). The evaluation function is defined over these two domains with different decision weights π_i and a specific value function $v(\cdot)$.

The value function is defined differently over gains and losses.

$$v(x) = \begin{cases} x^\alpha & \text{if } x \geq 0 \\ -\lambda x^\beta & \text{if } x < 0 \end{cases} \quad (4)$$

with $\lambda > 1$ (loss aversion) and $0 < \alpha, \beta \leq 1$ (diminishing sensitivity) and where x is a gain or a loss relative to a reference point. The value function is generally concave on gains, convex on losses, and kinked at 0. The loss aversion parameter λ indicates that subjects are loss averse if $\lambda > 1$, which means that in any choice where a loss of k is at stake, subjects accept the bet if the net potential gain is higher than λ times. Tversky and Kahneman (1992) experimentally identified a median value of $\lambda = 2.25$, indicating pronounced loss aversion.

The second element of CPT is to associate weights to the gamble's outcomes instead of probabilities. This is achieved with a non-linear function $w(\cdot)$ defined separately on the cumulative probability distribution of gains (+) and losses (-):

$$\pi_1^- = w^-(p_1) \quad (5)$$

$$\pi_i^- = w^-(F_x(x_i)) - w^-(F_x(x_{i-1})) = w^-(\sum_{j=1}^i p_j) - w^-(\sum_{j=1}^{i-1} p_j) \quad \text{for } 2 \leq i \leq m \quad (6)$$

$$\pi_n^+ = w^+(p_n) \quad (7)$$

$$\pi_i^+ = w^+(1 - F_x(x_{i-1})) - w^+(1 - F_x(x_i)) = w^+(\sum_{j=1}^n p_j) - w^+(\sum_{j=i+1}^n p_j) \quad \text{for } m \leq i < n \quad (8)$$

Where F_x is the cumulative distribution function of lottery x .

The probability weighting function put forward in the literature is generally inverse S-shaped which overweighs low probabilities and underweights high ones.

For sake of simplicity we used $w^+(\cdot) = w^-(\cdot) = w(\cdot)$ and made our computations with the Tversky and Kahneman (1992) probability weighting function:

$$w(p) = \frac{p^\gamma}{(p^\gamma + (1-p)^\gamma)^{1/\gamma}} \quad (9)$$

where γ is the probability distortion parameter, $w(0) = 0$ and $w(1) = 1$.

This specific probability weighting function takes the shape of an inverse S if $0 < \gamma < 1$, which is a very common characteristic of all weighting functions (Gonzalez & Wu, 1999). In this function, γ controls both the level of the inflexion point and the curvature¹.

Our estimation procedure with CPT uses the same steps as the EUT procedure, but uses the value function instead of the utility function, and a weighting function is defined over the cumulative probability distributions rather than the probabilities. The prospective utility of each individual choice (Δ CPT) is used to define² the cumulative probability of the observed choice using a probit function as previously described. The conditional log-likelihood of the Cumulative Prospect Theory is therefore:

$$\ln L^{PT}(\alpha, \beta, \lambda, \gamma; y) = \sum_i \ln l_i^{PT} = \sum_i [y_i \ln \Phi(\Delta CPT) + (1 - y_i) \ln(1 - \Phi(\Delta CPT))] \quad (10)$$

Where $y_i = 1$ (0) denotes the choice of the exchange in task i .

Our estimation results are conducted under the assumption of a piecewise linear function ($\alpha = \beta = 1$) and are presented in Table 7. Loss-aversion parameters are significantly different in the two categories, with adults exhibiting loss-aversion (1.55) and students exhibiting an opposite pattern (loss-aversion is significantly lower than 1). The results on adults are in line with the ones of Toubia *et al.* (2013) or the Amazon Mechanical Turk as they found a loss aversion of 1.78 or with those of Booij *et al.* (2009) on the general public with a parameter of 1.58 (see also (Abdellaoui *et al.*, 2013) for finance professionals with a parameter of 1.31).

¹ There are also two-parameter weighting functions (see for example, Lattimore, Baker and Witte, 1992, and Prelec, 1998) that separately control the inflexion point and curvature. Gonzalez and Wu (1999) suggest that one-parameter weighting functions and one-parameter value functions provide an excellent and parsimonious fit of data at an aggregate level.

² Formally, we keep the notation of the difference Δ CPT between the prospective utility of each individual choice and the prospective utility of the certain outcome. This last value is 0.

Our results on young people are very different from the ones obtained on undergraduate or University students (see for example Vrecko & Langer, 2009 with 1.39 for University students and Zeisberger *et al.*, 2010 with 1.42 for undergraduates). Probability distortion appears to be another pattern that is differing across age categories. Actually, while there is no significant probability distortion in adults, students exhibit an S-shaped probability weighting function (over-weighting of small probabilities and under-weighting of high probabilities). In the preceding academic studies, parameters are very different from ours (see for example Vrecko & Langer, 2009 with almost 0.7 for University students and Zeisberger *et al.*, 2012 with almost 0.8 for undergraduates). Gender does not significantly impact loss aversion and probability distortion parameters (Table 7). Together, these results indicate that young people usually behave in a way which is different from the one of older adults. This result is very interesting when we interpret experimental results which are generally obtained under the laboratory by testing cohorts of students who are generally less than 25.

Table 7. Estimates of parameters for CPT according to age and gender of subjects. Robust standard errors (adjusted for clusters in subjects) are in parentheses. *. Log L is the pseudo log-likelihood of the estimation.

Parameters	Adults		Students			
	Men	Women	Men	Women		
λ	1.55 (0.086)	0.79 (0.047)	1.58 (0.12)	1.51 (0.13)	0.91 (0.11)	0.74 (0.051)
γ	1.03 (0.030)	1.16 (0.011)	1.04 (0.056)	1.03 (0.038)	1.16 (0.025)	1.16 (0.013)
Log L	-776	-1838	-373	-401	-428	-1407
Number of obs.	1668	2124	880	788	716	1408

Table 8. Estimates of parameters for CPT with different age classes. Robust standard errors (adjusted for clusters in subjects) are in parentheses. Log L is the pseudo log-likelihood of the estimation.

Parameters / Log L	Adults				Students	
	22-25y	26-33y	34-41y	More than 42y	18-19 y	20-21 y
λ	0.97 (0.12)	1.49 (0.15)	1.53 (0.18)	1.66 (0.11)	0.82 (0.08)	0.69 (0.065)
γ	1.12 (0.036)	1.09 (0.047)	1.01 (0.045)	0.98 (0.056)	1.18 (0.017)	1.17 (0.015)
Log L	-329	-278	-223	-272	-594	-909

In Table 8, we look at age effects on the two estimated parameters of CPT. For adults, no significant differences are detected among different age categories. However, in young adults, loss-aversion of the oldest category (22-25 years old) is not significantly different from the one of the youngest adults (26-33 years old). This last result is a shred of evidence that loss-aversion (mainly, but probability distortion also) is not stable with age, and that adolescence (the only age categories which is absent from our data) is probably an interesting period for the shaping of decisions under risk.

Our analysis of CPT results should take into account the facts that in general the value function $V(x)$ and the weighting function $w(p)$ both contribute to observed risk attitudes: i) concavity (convexity) of the value function means risk aversion (seeking) for pure gain (loss), ii) this is reinforced (reversed) by underweighting of moderate to high probabilities (overweighting of low probabilities) and, iii) loss aversion contributes to risk aversion for mixed prospects. In our work, the value function is estimated under the assumption of piecewise linearity ($\alpha=\beta=1$) so the weighting function and loss aversion only contribute to risk aversion. Loss aversion and no probability distortion still contribute to moderate risk aversion. Detecting underweighting of moderate to high probabilities and no loss aversion for young people gives a mixed result that needs further analyses.

Looking at loss aversion and aging in the academic literature indicates that there are numerous reasons why loss aversion should increase with age. Among others, older adults are more affected by “fan effects” (Cohen, 1990; Gerard, Zacks, Hasher, & Radvansky, 1991) that is an increase in response time or error rate in recognizing learned facts. However, fan effects should not affect our sample of adults and a few studies have been conducted to directly test the impact of age on loss aversion. One interesting study is the work of Gächter and colleagues (2010). They conducted interviews of more than 300 owners of a popular German car and provided several different measures of individual loss aversion (willingness to pay and willingness to buy in a riskless choice / lottery choices). They show that the measures of loss aversion are very different, indicating that the domain, risk or not, is an important determinant of loss aversion. Moreover, they show that the two measures of loss aversion were highly significantly and strongly positively correlated. Finally, they found that in both choice tasks loss aversion increases with age, income, and wealth, and decreases with education.

4. Conclusions

In conclusion, our experiment does not allow controlling for determinants others than age on loss aversion and much more work is needed. For example, Harrison *et al.* (2005) found that education affects risk attitudes, and that those with higher education are significantly more risk averse than those with less (Harrison *et al.*, 2005). However, our work strength is that the same experiment has been conducted over a wide range of people and therefore, our results rest on an identical reference point which allows a direct comparison of measures across age categories and provides a validation of our technique. While the usual debate in economics focuses on how risk preferences vary with wealth or across different settings, we only address this question at a particular wealth level, whatever this wealth level may be. Our results suggest that heterogeneity in risk preferences is rather large. We also show that the risk preferences we estimate are stable over gender. The power of performing a field experiment such as the one reported here is that one can get much greater variation in individual characteristics than is generally found on a college campus. Finally, our results were obtained on a very simple experiment involving food. In other studies, it is difficult to interpret findings about real-world choices because many of them are influenced by factors that co-vary with age. For example, workers with regular income are likely to make different investment decisions about their assets than retirees, regardless of age (Bellante & Saba, 1986; Wang & Hanna, 1997). Another frequent example deals with the case of investment advisors who regularly instruct people to invest in less risky assets as they get older or closer to retirement, and so age differences in the type of assets people hold does not reflect their risk preferences. Our study results are not affected by these common problems.

Chapitre 4

Prise de décision en situation d'incertitude

Article 4

*Prise de décision en situation
incertaine chez les primates
non humains*

Synthèse de l'article 4 : Face à l'ambiguïté, les singes et les grands singes s'appuient sur un raisonnement analytique plutôt que sur des heuristiques pour prendre une décision

Beaucoup de décisions de la vie quotidienne sont basées sur une connaissance imparfaite des résultats potentiels. Pour faire des choix efficaces, il est nécessaire d'être capable d'évaluer la situation et d'ajuster son comportement en se basant sur l'expérience acquise. Ceci est particulièrement vrai pour les décisions prises dans le cadre de l'ambiguïté, c'est-à-dire lorsque l'information concernant la probabilité de chaque résultat est partielle ou manquante (par exemple entre 2 et 4 chances sur 6 de gagner). Chez l'Homme, de nombreux travaux ont mis en évidence que les individus sont averses à l'ambiguïté, mais peu de travaux ont porté sur l'origine de cette aversion. Pourtant, d'un point de vue évolutif, l'aversion à l'ambiguïté peut sembler surprenante, puisque les milieux naturels correspondent plus souvent à des situations ambiguës qu'à des situations risquées (où la probabilité associée à chaque issue possible est connue). On peut alors se demander pourquoi les individus expriment une réaction si négative à l'ambiguïté.

L'objectif de ce travail est d'évaluer si des singes et des grands singes expriment des choix différents en fonction du contexte (risque ou ambiguïté) et du degré d'ambiguïté. Cela permet d'une part de détecter une potentielle aversion à l'ambiguïté et d'autre part de voir s'ils utilisent des stratégies différentes selon les situations rencontrées.

J'ai ainsi testé des capucins, des macaques, des gorilles, des orangs-outans, des chimpanzés et des bonobos au cours d'une tâche où ils devaient effectuer des choix dans ces deux contextes. Pour cela, le paradigme utilisé était identique à celui utilisé en situation risquée (tâche d'échange alimentaire). Une composante d'ambiguïté, de degré variable, a été ajoutée en positionnant des caches sur certaines des coupelles (les sujets pouvaient parfois prédire le contenu des coupelles, parfois non).

Les résultats mettent en évidence que les singes et les grands singes ont distingué les choix en situation risquée de ceux en situation ambiguë, et ont mis en œuvre un raisonnement analytique. Avant de prendre leur décision ils ont su intégrer différents éléments d'information, comme le nombre de grands gâteaux visibles. Pour les loteries offrant une

probabilité de gains visibles supérieure à 50%, peu importe qu'elles soient ambiguës ou risquées, ils jouaient significativement plus que dans les autres loteries. Dans les autres cas, lorsque les loteries étaient risquées (toutes les coupelles visibles), ils ont joué en fonction des probabilités de gains. Lorsque les loteries étaient ambiguës, le processus utilisé semblait être une logique binaire, apparemment mis en œuvre pour lever l'ambiguïté. Singes et grands singes ont fait leur choix de manière similaire, sauf lorsqu'aucun grand gâteau n'était visible mais que certaines coupelles étaient recouvertes d'un cache. Dans ce cas particulier, les orangs-outans, gorilles et chimpanzés ont tenté leur chance plus que les autres, ce qui pourrait être un signe d'optimisme. Dans tous les cas, les résultats montrent qu'en situation ambiguë, les singes n'ont pas totalement refusé de jouer, mais ont utilisé des règles de décisions simples qui leur ont permis de maximiser globalement leurs gains. Enfin, Dans cette étude, les primates ne se sont pas montrés averses à l'ambiguïté mais ont su discriminer chaque situation et utiliser des mécanismes complexes ce qui traduit une flexibilité inattendue dans leur réponse comportementale. D'un point de vue évolutif, la capacité de modifier son comportement en fonction de l'information dont l'individu dispose, semble avoir une plus grande valeur adaptative qu'une réponse automatique d'aversion à l'ambiguïté.

Analytic reasoning sustains decision making under risk and ambiguity in great apes and monkeys.

Romain A.^{1,2}, Broihanne³ M.-H., Call J.^{4,5}, De Marco A.^{6,7}, Ngoubangoye B.⁸, Dufour V.^{1,2}

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien
Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France

² Université de Strasbourg, Strasbourg, France

³ Laboratoire de Recherche en Gestion et Economie, EM Strasbourg Business School,
Université de Strasbourg, Strasbourg, France

⁴ School of Psychology and Neuroscience, University of St Andrews, St Andrews, UK

⁵ Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig, Germany

⁶ Fondazione Ethoikos, Radicondoli, Italy

⁷ Parco Faunistico di Piano dell'Abatino, Poggio San Lorenzo, Italy

⁸ Centre de Primatologie, Centre International de Recherche Médicale de Franceville,
Franceville, Gabon

Manuscrit en cours de rédaction

Abstract

Animals often make decisions in frequently changing environments. This context is ambiguous because animals have no exact knowledge of the probabilities associated to the outcome of their decisions. For economists, ambiguous thus differs from risky, where decision is made with the probabilities associated to each outcome in mind. In humans each context affects differently decision making and this might also be true of species closely related to humans. To study the evolutionary processes underlying decision making, we tested capuchins, macaques, orangutans, gorillas, chimpanzees and bonobos in risky and ambiguous contexts. Subjects played a lottery game where they could gamble (or not) an initial food reward in the hope of obtaining more. Odds of winning and losing (i.e. obtaining less than the initial bet) varied, and were fully accessible to subjects (risky context) or only partially (ambiguous context). Species used analytical reasoning to make their decision, distinguishing between both contexts. Moreover, they used, among other indicators, the number of large visible rewards. Ambiguity was resolved by applying logical binary rules. Errors of judgment occurred but did not prevail in the decision. These results point at the need to consider the cognitive mechanisms involved when addressing the evolutionary origins of our own decisions.

Keywords: primates, decision-making, ambiguity, risk, analytic reasoning, gamble.

Introduction

Making the best - or the right - decision is a crucial component of our everyday lives. Animals, including humans, continually face trade-offs between options that promise safety and others that offer an uncertain gain or defeat (Platt & Huettel, 2008). Given the survival value of efficient choices, a growing part of research have investigated how evolution may have shaped decision making in animals and humans (Heilbronner et al., 2008; Kacelnik & Bateson, 1996, 1997; McCoy & Platt, 2009) . Studies suggested an adaptive value of the psychological biases detected in human choices and that ecological constraints could help predict individuals attitudes i.e. aversion or attraction towards risk in primates (for a review, see Santos & Rosati 2014). Predicting human decisions is also a major challenge in economics. With regards to decision making, economists distinguish between contexts where decisions are made under risk: i.e. contexts in which the likelihood of each alternative is known (for example one chance out of six to win) and contexts where decisions are made under ambiguity, i.e. when these likelihoods are partially or even entirely unknown (Knight, 1921) (for example between one and five chances out of six to win). Interestingly, people value options differently under ambiguity compared to risk (Ellsberg, 1961; Snow, 2010; Volz & Gigerenzer, 2012). Thus attitude and choices under risk cannot help predict accurately choices under ambiguity. Given the ever changing characteristics of environments, for both animals and humans, most decisions are made under ambiguity (Stevens, 2010; Volz & Gigerenzer, 2012), a context that has been, comparatively, less studied than risky contexts (Santos & Platt, 2014). To fill this gap we compared the choices of several primate species, monkeys and great apes in both risky and ambiguous situations. We explored whether biases and attitudes towards the context express similarly and can be explained by adaptive and or ecological mechanisms in the tested species.

Despite extensive research on attitudes towards risk in many animal species (Kacelnik, 1996, 1997; Bateson, 2002), the investigation of decision-making in non-human primates is still a recent field. In primates, macaques have been reported to be “risk-seekers” (Hayden & Platt, 2009; McCoy & Platt, 2005; Monosov & Hikosaka, 2013; So & Stuphorn, 2012) but see Yamada et al., 2013), because they prefer high variability of variance in outcome delivery (Bateson, 2002). The results for great apes are more controversial (Haun *et al.*, 2011; Heilbronner *et al.*, 2008; Proctor *et al.*, 2014 ; for a review see (Paglieri *et al.*, 2014). Methodological issues (i.e.

the set up used, the quantity of food or the duration between rewards deliveries) can affect decision-making and could explain between-studies discrepancies (Brosnan *et al.*, 2013; Heilbronner & Hayden, 2013; Paglieri *et al.*, 2014).

Few studies compared the response to risk *and* ambiguity in the same individuals or species. In rhesus macaques (*Macaca mulatta*), Hayden and colleagues (2010) exposed subjects to a choice between two visual stimuli (2 bars) displayed on a computer screen. Under risk, the choice of one bar was safe (rewarded by a middle size reward), while the other bar was the risky option: it was divided into a blue portion and a red portion representing respectively the probability of obtaining a large or a small reward). Thus, monkeys could assess the odds of winning each type of reward if they chose the risky option. All subjects (n = 4) chose the risky option when its expected value (probability of winning × amount of the reward) increased. To assess choices under ambiguity, bars were partially obscured in some trials; therefore monkeys could not assess the exact probabilities of each type of reward. Most subjects exhibited ambiguity aversion, preferring safe or even risky options to ambiguous ones. Using a different set up, Rosati & Hare (2011) showed that bonobos (*Pan paniscus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*) avoided the ambiguous option (an avoidance that was not observed with risky options), indicating that both species exhibited ambiguity aversion.

Haun and colleagues (2011) investigated great apes' choices (orangutans, *Pongo pygmaeus*; gorillas, *Gorilla gorilla*; chimpanzees and bonobos) in a task involving different levels of risk and ambiguity. Subjects were presented with two banana pieces: a small one, which was always available and a large one, which was hidden under one of more cups. To manipulate the degree of uncertainty, the probabilities of success and the number of hidden cups were variable throughout the session. Overall, subjects chose the risky option more often when the probability of success increased, and all species were risk-seeking. Under ambiguity, the lower their chances to guess correctly, the more often they chose the certain option (i.e. the small one). Although the set up differed between studies and/or between species, these results suggest that monkeys and great apes dislike ambiguity.

Recently, we used a new set up, to test decision making under risk in several primate species including human children (Steelandt *et al.*, 2013), monkeys (capuchins, *Cebus apella* and Tonkean macaques, *Macaca tonkeana*) and great apes (gorillas, orangutans, chimpanzees and bonobos) (Romain *et al.*, submitted). The set up was a gambling game, in which subjects could

bet a food item that they already held in their hand to obtain the content of one cup among six displayed in front of them. Each cup contained less, the same amount, or more food than they already held, thus a possibility of loss existed. The safe option was to keep the initial food instead. Decision was made under risk since the subjects could visually assess their odds of gain and loss (for example, 5 chances out of 6 to receive more). Overall, we found that gambling was positively influenced by the probability of success (i.e. “gains” in our task). We could also rank species from the least risk adverse (orangutans, macaques, capuchins), to the most risk adverse (bonobos and chimpanzees). The latter two species also exhibited loss aversion, an error of judgment known to influence human decisions under risk (Tversky & Kahneman, 1974).

Here, we applied the same paradigm to test and compare decision making under both risk and ambiguity to investigate whether individuals were able to discriminate and adapt their strategies according to the context and the amount of information possessed. We also involved a larger range of primates than previously done by other studies. We keep the gambling game used to assess risky choices and implemented an ambiguous condition, by covering some of the potential outcomes. Then, subjects have to make a decision under three conditions: *i.* risky lotteries, where subjects could see all the potential outcomes. *ii.* ambiguous lotteries, but subjects could infer whether the covered rewards were either large or small due to previous experience with the set up (see Methods). *iii.* very ambiguous lotteries, where subjects did not see all cups and could not guess the potential outcomes.

We investigated if subjects used the visible content of the cups only to predict their chances of winning and losing, and made inferences about invisible rewards to maximize their payoffs in ambiguous lotteries. Secondly, we examined the determinants of the decision under risk and under ambiguity. From the literature, we could expect most species to express more aversion to gambling in ambiguous lotteries than in risky ones.

2. Material & Methods

2.1. Subjects

Twenty-nine subjects were involved in the study: 4 brown capuchin monkeys, 5 Tonkean macaques, 5 orang-utans, 4 gorillas, 6 chimpanzees and 5 bonobos (Table S1). All subjects were socially housed in enclosures with access to indoor and outdoor areas. Water was

available *ad libitum* and subjects were not deprived of food. Procedures were non-invasive and subjects could choose to stop participating at any time. Prior to this study, all individuals had already been involved into a food gambling task and were familiar with exchanging food items of different sizes with a human experimenter (Romain et al., submitted, Pelé et al., 2014, see supplementary material).

2.2. Apparatus and experimental procedure





The procedure was a food-gambling task, similar to the one used by Romain et al. (submitted). For each trial the experimenter sat in front of the subject's compartment holding an initial allocation (a medium-sized piece of cracker, 2 x 2 x 0.5 cm) in one hand, and the lottery, in the other hand (i.e. a tray of six aligned plastic cups where each cup contained either one small cracker (1 x 1 x 0.5 cm) or one large cracker (4 x 4 x 0.5 cm; Figure S1). For each trial, subject had the choice to keep the initial allocation or to exchange it to obtain a reward from the lottery (one cup chosen randomly among the six).

Lotteries were presented under three conditions (Table 1): a) *risky*: no cups were covered, thus all potential rewards visible, b) *ambiguous*: two cups over six were covered, but subjects could infer whether the covered rewards were either large or small due to previous experience with the set up (see below), c) *very ambiguous*: two cups over six were covered and subjects could not predict the hidden rewards. Rewards were always ordered according to their size from the larger sizes on the left to the smaller on the right. This made some lotteries predictable (for the ambiguous condition b). For example, if the cup number four was a small cracker with cup five and six covered, the subject could predict that cups five and six also contained one small cracker each.

In total we used 28 lotteries (Table S2). The experimenter made sure that the subject watched the six-cup tray and then gave the initial allocation – always a medium size food – to the subject. Next, the experimenter held out her empty hand, offering the subject to gamble (by giving the initial reward back). If the subject chose to keep the initial reward, the trial was ended. If the subject gambled, it received the contents of one of the six cups (with the outcome randomly assigned in advance). While the subject consumed the reward (either the initial reward or the lottery reward), the experimenter refilled the cups out of sight of the subject before proceeding to the next trial. In the cases where the lottery contained covered cups, if the subject chose to keep the initial item, the experimenter showed the content of the

covered cups and then, ended the trial. If the subject chose to return the initial item, the experimenter showed the content of the covered cups and gave to the subject the content of one cup randomly assigned (which could sometimes be one of the covered cups) (see supplementary videos). The 28 lotteries were each tested once within one block, i.e. one lottery after the other (sorting each lottery randomly from one trial to the next), and each block was repeated 18 times. To prevent satiety, each block was split into several sessions (one session per day). The great apes received 14 trials per session and the monkeys 7 trials per session.

Table 1: Each lottery presents 6 potential rewards, presented in the cups. Lotteries can be: a. *risky*: no cups covered, all potential rewards visible (e.g. lottery #16), b. *ambiguous*: two cups over six covered and subjects cannot predict the hidden rewards (e.g. lottery #14) c. *very ambiguous*: two cups over six covered, but subjects can infer whether the covered rewards are either large or small (e.g. lotteries #13 and #15). Large square represents large reward (4 x 4 x 0.5 cm) and small square represents small reward (1 x 1 x 0.5 cm). The blue rectangle represents the covers applied on two cups of the six.

Lottery number (#)	Example of lottery	Context
#16		Risky
#13		Ambiguous
#14		Very ambiguous
#15		Ambiguous

2.3. Data analysis

To check whether the subjects understood the information given by the cups, we first analysed their responses in two “control” lotteries, one with a certain gain (#1: only large rewards) and one with a certain loss (#28: only small rewards). We only kept in the next analysis the subjects who responded “correctly” in at least 75% of the time for these two combinations, i.e. gambling in #1, and not gambling in #28. A rate superior to 75% means that subject responded correctly significantly more than predicted by chances (i.e. 50%). Out of 30 subjects, 28 reached this criterion (a capuchin, Rav, and a bonobo, Joe, did not and were excluded from further analysis – see Table S3).

We first analysed the effect of the number of large visible rewards on the rate of exchange. Indeed, based on Romain *et al.* (submitted), we could expect subjects to make their decision

taking mainly the number of large visible rewards into account whatever the number of visible cups. In this case, the rate of gambling should decrease as the number of large visible rewards decreases. Then, we examine the influence of the probability of gains visible (PG_V) and of gains real (PG_R) and of the outcomes (rewards previously obtained by the subjects) on the gambling rate /on the decision-making (General Linear Mixed Model, GLMM). We differentiated the outcome of the immediately preceding trial (Op) and cumulated past outcomes from the start of the session (Os) (See Table S2). These analyses are presented in Result 3.1.

Secondly, we investigated how subjects made their choices in ambiguous and very ambiguous lotteries (i.e. with 2 cups covered). The goal was to highlight if subjects had expectations about the size of the hidden rewards and if yes, which expectations (see Results 3.2). They could have expected 2 large hidden rewards, 1 large and 1 small hidden rewards, or 2 small hidden rewards; or they may have gambled differently from all of these cases. As rewards were always set in the same size order (the largest on the left, the smallest on the right) the location of covers could be used as an indicator of the size of the hidden reward. Thus, we started by testing whether the position of the covers (left, middle or right) have influence the rate of exchange. Then, we compared the gambling rates for ambiguous and very ambiguous lotteries to gambling rates at each corresponding risky lottery (6 visible crackers) under three possibilities:

- the subjects consider that the 2 covered rewards are both small
- the subjects consider that the 2 covered rewards are both large
- the subjects consider that the 2 covered rewards are one small and one large

For the 12 “ambiguous” lotteries, if subjects understood what was under the covered cups, we should observe no differences between the ambiguous and the equivalent risky lotteries (e.g. each ambiguous lottery has an equivalent risky lottery, like for instance lotteries #15 and #16, Table 1). If not, they may treat these lotteries similarly as very ambiguous lotteries, and we cannot predict their choices. For example, in lottery #15, the two left cups were covered, the two middle cups contained one large and one small crackers and the two right cups contained two small crackers. If we removed the covers, the content of the cups in the lottery #15 was identical to risky lottery #16 (from the left to the right, 3 large crackers and 3 small ones). If subjects can guess correctly that covers hide large rewards, thus gambling rate should equate gambling rate of #16. If subjects hypothesize that covers hide 1 large and 1 small

crackers thus they should gamble similarly than for lottery #20. If subjects hypothesize that covers only hide small crackers thus gambling rate should equate the gambling rate of lottery #24. For each hypothesis, we checked whether the rate of exchange were significantly different (GLMM, Tukey post-hoc, comparisons 2 by 2). We also tested whether there was a difference between species. All tests were conducted using GLMM followed by Tukey post-hoc test. The alpha-level was set to 0.05.

3. Results

3.1. Impact of visible large rewards on gambling

The number of large visible rewards corresponds to the probability of gains visible for the subjects. For lotteries offering zero, one or two large visible rewards, rates of gambling differed significantly from all other lotteries (Figure 1) whereas for lotteries presenting three large rewards and more, it did differ only between 3 and 4, 3 and 6 and between 4 and 6 large rewards (GLMM, $p < 0.001$, Tukey post-hoc comparison, Table S4).

The probability of gains visible influenced significantly - and mainly - the decision to exchange (GLMM, PG_V : z -value = 26.6, $p < 0.001$). The probability of gains real also significantly impacted it positively (PG_R : z -value = 5.72, $p < 0.001$). Previous outcomes (both Op and Oc) had a positive effect (favourable outcomes of gambling led to more gambling) (Op : z -value = 2.68, $p = 0.007$; Oc : z -value = 3.66, $p = 0.0002$).

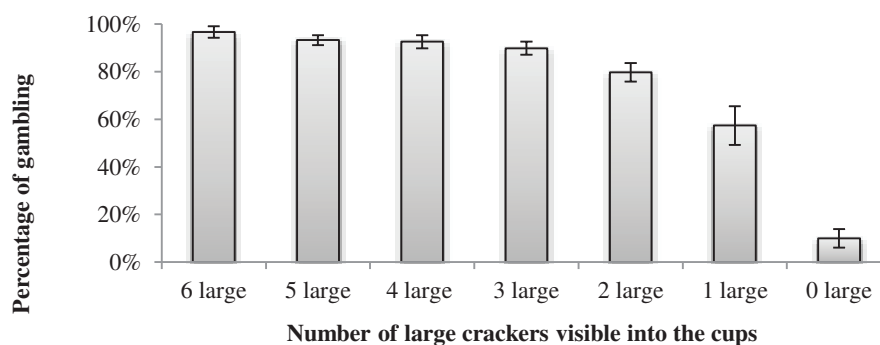


Figure 1. Rate of gambling according to the number of large visible crackers in the cups ($n = 28$, all species included).

3.2. Strategies used according to the degree of ambiguity













Then, we investigated how subjects considered ambiguous and very ambiguous lotteries. We found no effect of the level of ambiguity (risky, ambiguous and very ambiguous on the

gambling rate, (GLMM, $p > 0.05$). However, we found an effect of the number of rewards on the gambling rate (GLMM, $p < 0.05$) and an effect of the position of the cover. Results in section a) indicated that subjects gambled differently according to the number of large rewards, depending if lotteries offered above or below three large rewards. Thus, we divided our analysis in two subcategories: 3 or more large visible crackers (Table S6) and less than 3 (Table 2).

1. 3 or more large visible rewards

When subjects were face to lotteries offering three or more large visible rewards (excluding the lottery with 6 larges crackers) their rate of exchange did not significantly differ between these lotteries (Table S6). We then cannot disentangle whether subjects differentiated between risky, ambiguous and very ambiguous lotteries. However, the use of a simple decision rule as “I see three large rewards or more, I exchange” seems to be the most parsimonious hypothesis.

Table 2. Difference of gambling rates between covered (i.e. ambiguous or very ambiguous) and risky lotteries.

<i>Difference in gambling rate between ambiguous and risky lotteries</i> (Tukey post-hoc, 2 by 2 comparisons)							
<i>Covered lotteries with 2 or less large rewards visible</i>							
<i>Risky lotteries</i> (The content of all the cups is visible)	2 large (#11)	2 large (#17)	2 large (#10, #14, #18)	1 large (#15)	1 large (#21, #22)	0 large (#25, #26)	0 large (#19, #23, #27)
	<i>ambiguous</i> 	<i>ambiguous</i> 	<i>very ambiguous</i> 	<i>ambiguous</i> 	<i>ambiguous</i> 	<i>ambiguous</i> 	<i>very ambiguous</i> 
#12 	(z-value: 2.67) $p = 0.36$	(z-value: 5.51) $p < 0.01$	(z-value: 6.65) $p < 0.01$				
#16 	(z-value: 1.71) $p = 0.96$	(z-value: 4.63) $p < 0.01$	(z-value: 5.75) $p < 0.01$	(z-value: 8.96) $p < 0.01$	(z-value: 13.4) $p < 0.01$		
#20 	(z-value: - 2.7) $p = 0.31$	(z-value: 0.25) $p = 1.00$	(z-value: 0.78) $p = 1.00$	(z-value: 5.05) $p < 0.01$	(z-value: 10.1) $p < 0.01$	(z-value: 25.2) $p < 0.01$	(z-value: 25.4) $p < 0.01$
#24 				(z-value: - 4.3) $p < 0.01$	(z-value: 0.12) $p = 1.00$	(z-value: 18.6) $p < 0.01$	(z-value: 18.1) $p < 0.01$
#28 						(z-value: - 4.3) $p < 0.01$	(z-value: - 6.3) $p < 0.01$

- *Less than 3 large visible rewards*

When lotteries were covered and presented less than 3 large visible crackers, subjects based their choices both on the number of large visible rewards (0, 1 or 2) and on the location of covers left, middle or right (GLMM, $p < 0.001$). They exchanged more when the number of the visible rewards increases (Tukey post-hoc test, table S3). They also exchanged significantly more in lotteries with covers *on the left* than in others positions (GLMM, $p < 0.001$, Tukey post-hoc test, Table S7).

Comparing gambling rate of each lottery (ambiguous and very ambiguous) to its equivalent risky lotteries (table 2) we found that when covers were on the left subject played similarly or a little less than in the equivalent risky lottery with large rewards as if they guessed that covered cups could contain large rewards but were not totally confident. When lotteries had covers *on the middle* or *on the right*, subjects played similarly to the equivalent risky lottery with small rewards as if they guessed that covered cups contained only small rewards. This pattern of choices was observed whatever the number of large visible rewards (i.e. 0, 1 or 2). Lets' illustrate the reading of table 2 with an example. Let's look at the ambiguous lottery #11 with two large and two small visible crackers and covers on the left (hiding large rewards). The content of the cups in lottery #11 is identical to the content of lottery #12 (from the left to the right, 4 large crackers and 2 small ones). The gambling rate between #11 and #12, did not significantly differ ($p = 0.36$), nor was there any difference between #11 and #16 ($p = 0.96$, # 16 with 3 large crackers and no cover) or between #11 and #20 ($p = 0.31$, # 20 with 2 large crackers and no cover). The gambling rate does not differ between these lotteries but the *z-value* of each comparison indicates that the gambling rate at lottery #11 is intermediary to the gambling rate for lottery #16 (*z-value* = 1.71) for lottery #20 (*z-value* = -2.7). Thus, they tend to play more than in lottery #20 (offering 2 large visible and 4 small rewards) but a bit less than in lotteries #16 (offering respectively 3 large visible rewards).

In lottery #17, the two *right* cups were covered, the content of the cups was identical to the risky lottery #20 (from the left to the right, 2 large crackers and 4 small ones). When comparing the gambling rate between #17 and #20, there was no significant difference ($p = 1.00$) but subjects played significantly less in lottery # 17 than in lottery #16 and (the risky combination with respectively 3 large crackers; $p < 0.001$).

In the particular case where no large crackers were visible, and for lotteries with two covers

we found significant differences between species (Table S8). Orangutans, gorillas and chimpanzees gambled significantly more than macaques (mac. / chimp., $p = 0.018$; mac. / gor.: $p = 0.002$, mac. / oran.: $p = 0.007$) and tend to gamble more than capuchins and bonobos even if these results are not significantly different (Figure 2). We also observed a decrease in the gambling rate throughout the study, as subjects gambled significantly more in the three first sessions than in the following sessions. This decrease was not observed for lotteries where at least one large reward was visible (Table S9).

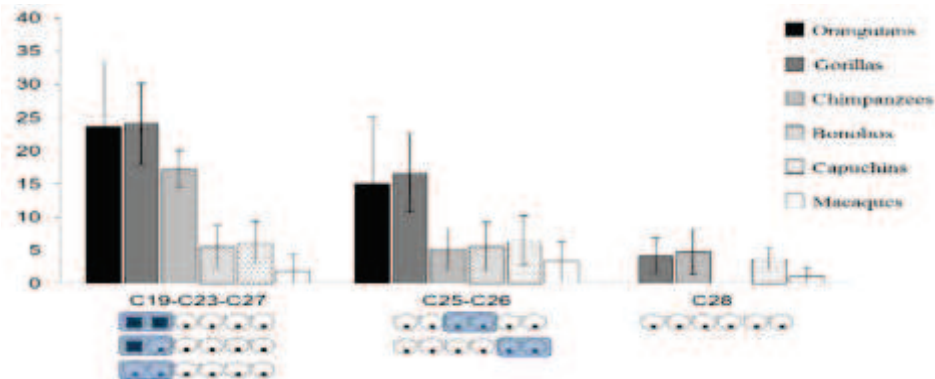
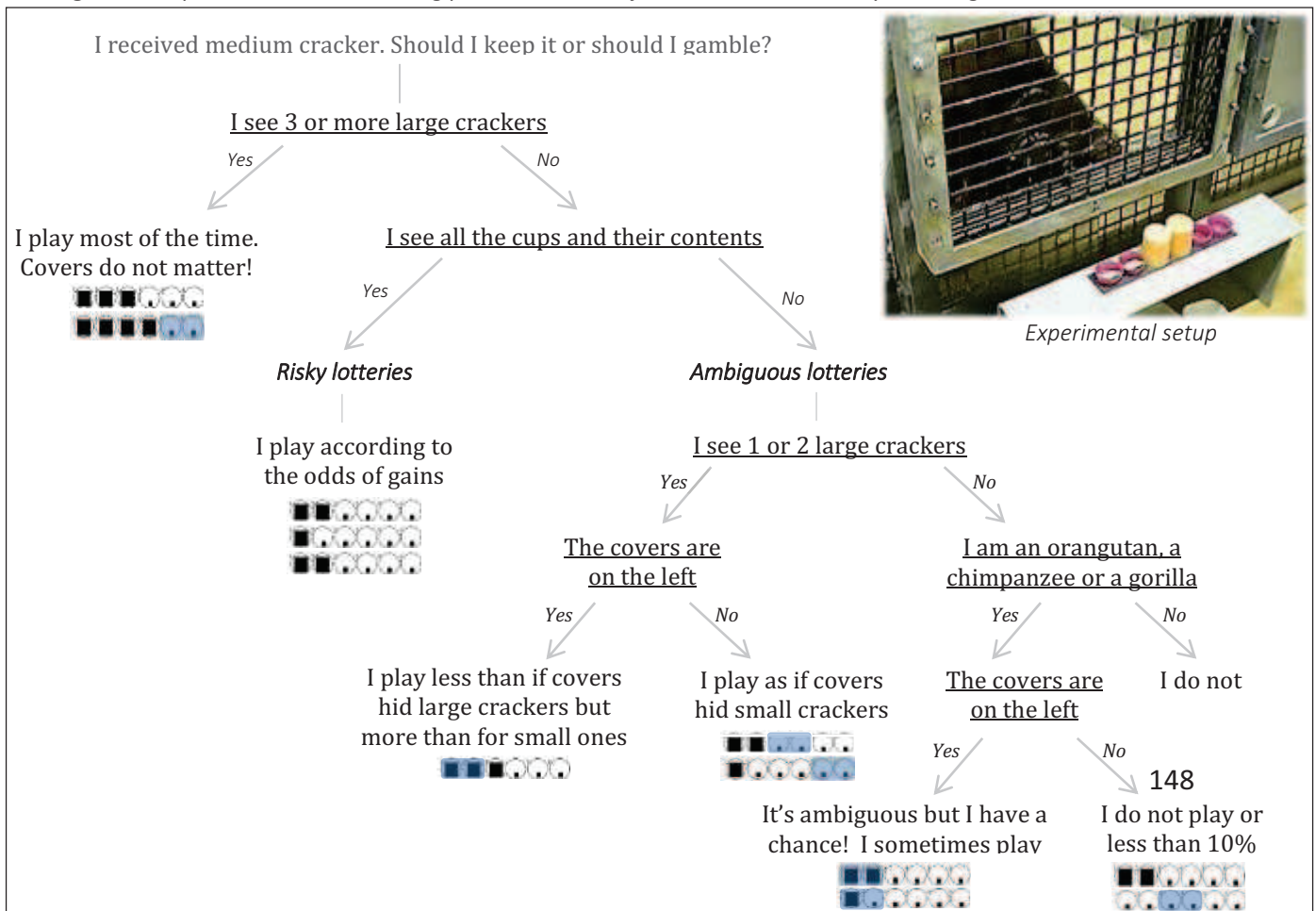


Figure 2. Gambling rate, by species, for lotteries presenting only small crackers, and according to the degree of uncertainty .

Figure 3 sums up the different strategies used by monkeys and great apes, depending on their chances of winning and the degree of uncertainty.

Figure 3. Steps of the decision-making process when subjects are faced with risky or ambiguous lotteries.



4. Discussion

All species adapted their decision according to the degree of ambiguity of the lotteries and their chances to win. First, they counted the number of crackers. If 3 or more crackers were visible they played most of the time. If not, a decision process resembling binary logic started: When the lottery was risky (i.e. they could see the content of all the cups), they adapted their decision to the odds of gain. If not, with covered cups, they differentiated cases with 0 visible crackers from cases with 1 or 2. Within these categories, they further considered the position of the covers to guide their choice (Figure 3). There was no main effect of species on choices, apart from one case: when the lotteries presented covered cups and no large visible reward. These results will be discussed in turn.

First, all species used simple decision rules to guide their decision. The first rule, “If I see at least 3 large crackers, I play most of the time”, seems to take precedence over considering the respective degree of ambiguity or risk of the lotteries. Counting the number of large rewards has already been shown in earlier risk studies with the same subjects (Romain *et al.* submitted). It confirms that hope of gains rather than fear of loss drives the decision of primates. Also, large crackers may be more salient than smaller ones introducing some sort of “jackpot effect” when obtained. Such effect has been documented in macaques and chimpanzees (Beran, Evans, *et al.*, 2008; Hayden *et al.*, 2008). We know that these species easily discriminate between several food quantities, but chimpanzees can misperceive food portion sizes according to the context in which these portions are presented (e.g. the size of the plate) (Beran, Evans, & Harris, 2009; Hanus & Call, 2007; Parrish & Beran, 2014). In the context of risky or ambiguous decision making, focusing on the size and number of large crackers appears as good a way as any to make a quick decision.

When less than three crackers were visible, subjects discriminated between risky lotteries (no covers) and all others. In previous work we showed that macaques could use two opposed decision rules when deciding whom to trade within an exchange task (Steelandt *et al.*, 2011). Here the decision process appears even more complex as several steps were involved. For risky lotteries subjects mostly played according to their odds of gain, playing less for low odds, and more for higher. And, they never gambled (or less than 10% of the time) in the lottery #28, with six small crackers. Thus they adjusted their gambling to the probability of gains at each trial. Given that lotteries were presented one after the other in a random order (mixing

risky lotteries with others), this confirms that subjects fully attended to the visual information carried by the cups. All subjects were used to the set-up which could explain the relative “easiness” with which they focused in this task. The fact that the odds of gain were the main factor influencing the decision does not preclude some additional influence of judgment errors. We found a small effect of the history of gains on the decision of subjects, which seem to be characteristic of the *hot-hand effect* (i.e. “the more I win the more I play), a bias well-known in humans. Our results are in line with Blanchard and colleagues (Blanchard *et al.*, 2014), as well as with our previous results (Romain *et al.*, submitted; Pelé *et al.*, 2014) and this bias could be more common in non-human primates than originally thought.

We also noticed that when large crackers were hidden, the gambling rate was less than in the corresponding risky lottery (without covers). Subjects thus played as if they understood that covered cups could (or should) hide large rewards, but valued them less than if they were visible. This difference could be due to a neutralizing effect of the covers, an invisible large cracker being potentially less motivating than a visible one, (i.e. the salience of the rewards can have an impact, as reported in the “jackpot effect”).

Given the report of strong aversion for ambiguity in most tested primate species (Hayden *et al.*, 2010; Haun *et al.*, 2011; Rosati & Hare, 2011), we could have expected subjects to simply refuse to play when faced with ambiguity. Instead, subjects did not stop gambling but implemented their own subset of criteria to refine their decisions. Contrary to others set up used, we gave them the possibility to see what was behind the ambiguous option: at the end of each trial, the experimenter took out the covers and showed the whole set of cups (and their contents), whatever the choice previously made by the subject (i.e. keep or exchange). This might have helped them to resolve ambiguity. Their expectations about the size of hidden rewards might also reflect an effect of learning (“in these lotteries, I often receive small crackers”), effect that was described in chimpanzees by Beran and collaborators (2009). However, apart from the particular case of ambiguous lotteries with only small visible crackers, we found no modification of their response between the beginning of the study and the end, suggesting that they did not learn during the present work. Additionally, we know from literature that great apes and monkeys are able to make inferences, especially about food locations (Call, 2004; Sabbatini & Visalberghi 2008; Cacchione & Call, 2010; Rakoczy *et al.*, 2014) and that they may possess elements of episodic memory (Hampton & Schwartz,

2004; Beran *et al.*, 2005; Schwartz *et al.*, 2005; Martin-Ordas *et al.*, 2010). Here, monkeys and great apes were able to integrate and combine the information about the number of visible crackers and the position of the covers and sought to guess accurately the size of the hidden rewards.

A surprising finding concerns the difference observed between species when subjects were faced with ambiguous lotteries with only small visible crackers (but with potentially covered large crackers). While capuchins, macaques and bonobos refused to gamble, some gorillas, orangutans and chimpanzees did. The first explanation could be that these subjects did not understand the task and simply played most of the time. However, we can rule out this possibility because these subjects never play (or less than 10%) when they were sure to lose (i.e. in the risky lottery offering only small crackers, all visible, #28). We also observed a modification of their behavior throughout the sessions. Gorillas, orangutans and chimpanzees played significantly more in these particular lotteries during the first three sessions than the rest of the sessions (18 sessions in total). Thus they were able to modulate their decision rules in that specific case and probably took previous rewards into account to correct their choices. It is difficult to decipher the cause of the species difference observed in that case. One hypothesis is that some species might be more reluctant than others to play as the degree of ambiguity increases. Macaques and perhaps bonobos may be more ambiguity averse, which would confirm earlier studies in great apes and monkeys (Hayden *et al.*, 2010; Heilbrunner *et al.*, 2008; Rosati & Hare, 2011). The fact that the other great ape species tried their luck could be interpreted as a sign of optimism, an attitude described in humans (Chen, 2011). Optimism is an heuristic where individuals overestimate the probability with which good outcome occurs (Marshall *et al.*, 2013), and it might be the best strategy under ambiguity (Volz & Gigerenzer, 2012). In addition, choices based on optimistic beliefs often provide payoff very close from optimal ones, when the heuristic is not harmful (Houston *et al.*, 2012) – as in our study. However, few studies investigated this question in animals (Houston *et al.*, 2012; McNamara *et al.*, 2012) and the question of whether optimism may influence decision-making in non-human primates is still open. Further studies will be needed to measure the influence of heuristic in such contexts.

In our task, subjects show more flexibility in their attitudes towards risk and ambiguity than could be expected from results of previous studies (Hayden *et al.*, 2010; Haun *et al.*, 2011;

Rosati & Hare, 2011). Subjects fully assessed each situation before making their decisions, and when faced with ambiguity, far from being distressed by it, they resolved it with logical binary rules. Such rules might in itself be a heuristic: an attempt to simplify the problem. These results probably reflect the decision-making process of primates in their everyday lives and raise fundamental questions about the complexity of the cognitive mechanisms involved when considering the evolutionary origins of our own decisions. Contrasting these observations with answers from non-primates species in a similar set up is the next step to explore these questions.

Acknowledgments

We thank M. Riu for her help in data collection. We are grateful to the animal carers of Leipzig Zoo, CIRMF and GFPA. This work was supported by grants from the Agence Nationale de la Recherche (ANR-08-412 BLAN-0042-01) and the European Science Foundation (Compcog Exchange Grant n°3648).

Electronic Supplementary Material

Summary:

- Training procedure
- Table S1 : List of subjects
- Figure S1: a. without covered cups; b. with covered cups
- Table S2 : List and details of the 28 lotteries
- Table S3 : Rate of exchange for each subject in lotteries 1 and 28
- Table S4: Results of Tukey post-hoc comparisons
- Table S5: Differences in the gambling rates between covered (i.e. ambiguous or very ambiguous) and risky lotteries for lotteries with 3 or more large visible crackers.
- Table S6: Tukey post-hoc for lotteries with no visible crackers
- Supplementary videos

Training procedure

All subjects had already been trained to exchange food items of different qualities and quantities with a human experimenter in previous studies (Pelé et al. 2010b, 2011, Romain et al. submitted, Pelé et al., 2014). Then, all individuals of the six species were trained as follows: subjects were given a small piece of cookie (1 x 2 x 0.5 cm) that they had to exchange for a larger one (4 x 4 x 0.5 cm). Then, they had to exchange a small one for a medium one (2 x 2 x 0.5 cm) and finally a medium one for a larger one. This phase was run until subjects reached a criterion of 100% of success during one session. A last training phase aimed at familiarizing the subjects to the apparatus, which consisted of a tray of six aligned plastic cups. The experimenter presented a piece of cookie of 2 x 2 x 0.5 cm to the subject in one hand and in the other hand a tray of six aligned plastic cups. The experimenter gave the small piece of cookie to the subject, and then slowly turned his/her hand upward to present it palm open to the subjects, asking her/him to give the initial item back. If the subject did so, the experimenter rewarded her/him by giving her/him the content of one of the six aligned cups – randomly chosen. During a training session, cups contained only large sized rewards (6 trials) and then only small sized rewards (6 trials) and a last trial with only large sized rewards again (to be sure that subjects still exchange in that case). To reach the criterion, subjects had to exchange the initial reward in larger rewards trials and keep it in smaller rewards trials with a 90% of return during two consecutive sessions. After this criterion was reached, the subject entered the testing phase.

Table S1. Name, age, sex, location and previous experience of subjects involved in the study. All subjects had already participated to exchange gambling task and thus were familiar with the setup.

Species	Subject	Sex	Age (years)	Location	Prior experience in risky gamble task
Brown capuchin	Rav	M	8	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Brown capuchin	Sam	M	7	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Brown capuchin	Pet	F	9	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Brown capuchin	Ros	F	8	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	Rai	M	8	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	She	M	7	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	Sim	M	7	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	Syb	F	6	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Tonkean macaque	Tan	F	6	GFPA, Rieti, Italy	Yes
Orangutan	Pin	F	23	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Orangutan	Pad	F	14	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Orangutan	Dok	F	22	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Orangutan	Raj	F	8	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Orangutan	Bim	M	31	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Gorilla	Kib	F	7	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Gorilla	Gor	M	30	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Gorilla	Vir	F	16	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Gorilla	Lou	F	5	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Chimpanzee	Cla	M	31	CIRMF, Franceville, Gabon	Yes
Chimpanzee	Moa	M	31	CIRMF, Franceville, Gabon	Yes
Chimpanzee	Chi	F	32	CIRMF, Franceville, Gabon	Yes
Chimpanzee	Mak	F	32	CIRMF, Franceville, Gabon	Yes
Chimpanzee	Dom	F	30	CIRMF, Franceville, Gabon	Yes
Chimpanzee	Vai	M	33	CIRMF, Franceville, Gabon	Yes
Chimpanzee	Nur	F	26	CIRMF, Franceville, Gabon	Yes
Bonobo	Kun	M	15	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Bonobo	Joe	M	29	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Bonobo	Uli	F	18	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Bonobo	Lui	F	6	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes
Bonobo	Yas	F	17	WKRPC, Leipzig Zoo, Germany	Yes

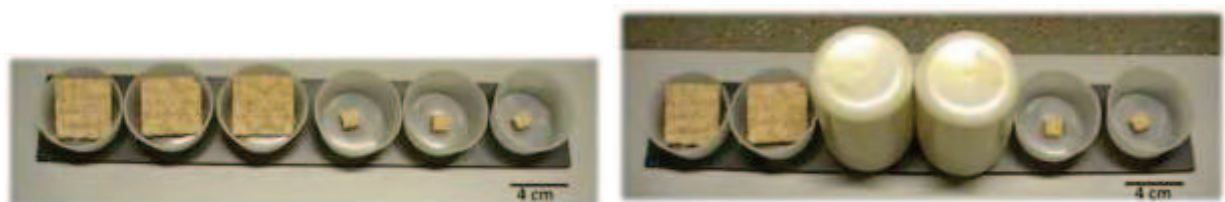


Figure S1. Example of the lotteries presented to the subjects. a) A tray of six plastic cups containing different sized pieces of cookie. Three cups contained one large cookie (left positions) and three cups contained one small cookie (right positions). Here, the lottery presented is the risky lottery #16. b). An example of covered lottery, with two covers in the middle. This is a very ambiguous lottery (i.e. it could be lotteries #10, #14 or #18). Large size cracker: 4 x 4 x 0.5 cm. Small size cracker: 1 x 1 x 0.5 cm.

Table S2. List of the 28 lotteries used during a block of sessions. Each risky lottery was thus also presented with covers, on the left, on the middle or on the right. (Note that the 28 lotteries were each presented once presented in random order during a block of session). The visible probability of gain and the exact probability of gains are detailed. Lotteries offered 6 potential rewards (i.e. the content of the cups) and were presented under three conditions: risky, ambiguous or very ambiguous. A large square represents a large reward, and a small square a small reward.

Lottery number (#)	Risky lotteries – cups	Ambiguous lotteries – cups	Visible probability of gain	Exact probability of gain	Context	Probability of gain (feasible sets)
1			1	1	Risky	1
2			1	1	Very ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
3			1	1	Ambiguous	1
4			1	1	Ambiguous	1
8			0.83	0.83	Risky	1
5			1	0.83	Very ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
6			0.75	0.83	Ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
7			0.75	0.83	Ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
12			0.67	0.67	Risky	0.67
9			1	0.67	Ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
10			0.5	0.67	Very ambiguous	0.67 or 0.5 or 0.33
11			0.5	0.67	Ambiguous	0.67 or 0.5 or 0.33
16			0.5	0.5	Risky	0.5
13			0.75	0.5	Ambiguous	0.83 or 0.67 or 0.5
14			0.5	0.5	Very ambiguous	0.83 or 0.67 or 0.5
15			0.25	0.5	Ambiguous	0.5 or 0.33 or 0.17
20			0.33	0.33	Risky	0.33
17			0.5	0.33	Ambiguous	0.67 or 0.5 or 0.33
18			0.5	0.33	Very ambiguous	0.67 or 0.5 or 0.33
19			0	0.33	Very ambiguous	0.33 or 0.17 or 0
24			0.17	0.17	Risky	0.17
21			0.25	0.17	Ambiguous	0.5 or 0.33 or 0.17
22			0.25	0.17	Ambiguous	0.5 or 0.33 or 0.17
23			0	0.17	Very ambiguous	0.33 or 0.17 or 0
28			0	0	Risky	0
25			0	0	Ambiguous	0.33 or 0.17 or 0
26			0	0	Ambiguous	0.33 or 0.17 or 0
27			0	0	Very ambiguous	0.33 or 0.17 or 0

Results

Table S3. Rate of exchange for each subjects in lotteries #1 and #28.

	<i>Gambling rate (in average for all sessions) (in percentage of return)</i>		<i>Exchange: > 75% in #1 and < 25 % in #28</i>
	Lottery #1	Lottery #28	
Capuchins			
Pet	100	5,56	Yes
Rav	61,11	5,56	No
Ros	94,44	0	Yes
Sam	100	5,56	Yes
Macaques			
Rim	100	0	Yes
She	100	0	Yes
Sim	88,89	0	Yes
Syb	94,44	0	Yes
Tan	77,78	5,56	Yes
Orangutans			
Bim	100	0	Yes
Dok	100	0	Yes
Pad	100	0	Yes
Pin	100	0	Yes
Gorillas			
Gor	94,44	11,11	Yes
Kib	100	0	Yes
Lou	94,44	5,56	Yes
Vir	100	0	Yes
Chimpanzees			
Chi	100	0	Yes
Cla	94,44	0	Yes
Dom	88,89	0	Yes
Mak	100	16,67	Yes
Moa	100	5,56	Yes
Nur	88,89	11,11	Yes
Vai	100	0	Yes
Bonobos			
Joe	44,44	5,56	No
Kun	94,44	0	Yes
Lui	100	0	Yes
Uli	100	0	Yes
Yas	94,44	0	Yes

Table S4. Results of the Tukey post-hoc comparisons between lotteries that differed on the number of large visible crackers.

Comparison between lotteries	Estimate	Standard error	z-value	p-value
1 Large – 0 Large	2.80839	0.08218	34.174	< 0.001 ***
2 Large – 0 Large	4.08287	0.08496	48.057	< 0.001 ***
3 Large – 0 Large	5.00600	0.10604	47.209	< 0.001 ***
4 Large – 0 Large	5.34649	0.10215	52.342	< 0.001 ***
5 Large – 0 Large	5.49478	0.19837	27.699	< 0.001 ***
6 Large – 0 Large	6.26947	0.26279	23.857	< 0.001 ***
2 Large – 1 Large	1.27448	0.07031	18.125	< 0.001 ***
3 Large – 1 Large	2.19762	0.09389	23.407	< 0.001 ***
4 Large – 1 Large	2.53810	0.08922	28.449	< 0.001 ***
5 Large – 1 Large	2.68639	0.19203	13.990	< 0.001 ***
6 Large – 1 Large	3.46108	0.25794	13.418	< 0.001 ***
3 Large - 2 Large	0.92313	0.09197	10.038	< 0.001 ***
4 Large – 2 Large	1.26362	0.08690	14.542	< 0.001 ***
5 Large – 2 Large	1.41191	0.19093	7.395	< 0.001 ***
6 Large – 2 Large	2.18660	0.25698	8.509	< 0.001 ***
4 Large – 3 Large	0.34049	0.10524	3.235	0.01643 *
5 Large – 3 Large	0.48878	0.19993	2.445	0.15415
6 Large – 3 Large	1.26347	0.26361	4.793	< 0.001 ***
5 Large – 4 Large	0.14829	0.19749	0.751	0.98689
6 Large – 4 Large	0.92298	0.26172	3.527	0.00614 **
6 Large – 5 Large	0.77469	0.31206	2.483	0.14129

Table S6. Results of the Tukey post-hoc comparisons between the positions of covers:

a) for lotteries with 1 or 2 large visible crackers (e.g. # 10, # 11, # 14, # 15, # 17, # 18, # 20, # 21, # 22).

b) for lotteries with only small visible crackers (e.g. # 19, # 23, # 25, # 26, # 27, # 28).

a)	Comparison between covers positions	Estimate	Standard error	z-value	p-value
	Covers Left – Covers Right	0.6661	0.1464	4.548	< 1e-04 ***
	Covers Middle – Covers Right	0.0508	0.1424	0.357	0.9844
	No Cover – Covers Right	0.0101	0.1423	0.071	0.9998
	Covers Left – Covers Middle	-0.6152	0.1465	-4.200	0.0002 ***
	No Cover – Covers Left	-0.6559	0.1464	-4.479	< 1e-04 ***
	No Cover – Covers Middle	-0.0407	.14245	-0.286	0.9918

b)	Comparison between covers positions	Estimate	Standard error	z-value	p-value
	Covers Left – Covers Right	0.7109	0.1913	3.716	<0.001 ***
	Covers Middle – Covers Right	0.1463	0.2391	0.612	0.9238
	No Cover – Covers Right	-1.3632	0.3430	-3.974	<0.001 ***
	Covers Left – Covers Middle	0.5646	0.1838	3.072	0.0107 *
	No Cover – Covers Left	-2.0741	0.3077	-6.740	<0.001 ***
	No Cover – Covers Middle	-1.5095	0.3390	-4.452	<0.001 ***

Article 5

Réponse à l'ambiguïté chez les enfants

Synthèse de l'article 5 : En situation d'ambiguïté, des heuristiques guident la décision des enfants

Des études comportementales chez les adultes ont mis en évidence que les décisions pouvaient s'exprimer différemment selon le contexte du choix (i.e. risque ou ambiguïté). En effet, les individus présentent souvent une aversion à l'ambiguïté, ce qui peut conduire à des choix qui ne sont pas forcément cohérents ou efficaces (en termes de maximisation des bénéfices), et qui auraient pour unique but d'éviter l'ambiguïté à tout prix. Les déterminants et les facteurs des décisions peuvent donc varier selon le contexte de cette décision. Peu d'études ont analysées les mécanismes utilisés par les enfants lorsqu'ils doivent prendre une décision en situation ambiguë. Pourtant, les enfants, comme les adultes, font des choix en situation ambiguë. A l'âge de 6 ans, ils sont en mesure de faire des inférences, quant au positionnement des objets, des croyances de l'autre etc. En situation risquée, avant de prendre une décision, ils tiennent comptes des probabilités et de la désirabilité de la récompense.

Dans cette étude, nous avons cherché à déterminer la manière dont les enfants réagissaient en situation d'ambiguïté entre 6 et 8 ans. A cet âge, ils sont capables d'évaluer la probabilité associée à deux options possibles en condition risquée (Article 2). Ici, nous avons évalué leur réponse à des situations d'ambiguïté légère (ils peuvent faire des inférences sur les probabilités des options disponibles) et d'ambiguïté marquée (ils ne peuvent deviner les probabilités associées à l'issue de leur choix).

Pour cela, le protocole utilisé est basé sur celui décrit au chapitre 4. Il s'agit d'un jeu d'échange avec une récompense sûre et une loterie représentée par plusieurs coupelles, contenant des récompenses plus petites ou plus grandes que l'option sûre. Deux des six coupelles étaient cachées, afin de rendre les loteries ambiguës. Le degré d'ambiguïté des loteries était variable. Dans une partie des loteries, les sujets pouvaient prédire la taille des récompenses cachées, mais pour les autres, les sujets n'avaient pas d'indices pour deviner ces éléments. Pour s'assurer que les enfants aient compris qu'ils pouvaient prédire certaines loteries, la moitié des sujets a reçu des explications de la part de l'expérimentateur (les

récompenses étaient ordonnées par tailles, croissantes à décroissantes).

Nos résultats montrent que les enfants du groupe naïf et du groupe informés ne diffèrent pas dans leurs choix au cours de la tâche. Leurs choix ont été uniquement influencés par la probabilité de gains visibles, et non par la probabilité réelle de la loterie. De plus, les enfants n'ont pas échangés significativement plus ou moins en fonction du degré d'ambiguïté de la loterie. L'absence d'effet de l'âge sur le comportement indique que les 6-8 ans indique que cette tâche reste complexe pour des enfants si jeunes et qu'il faudra analyser le comportement d'enfants plus âgés – et des adultes – pour permettre de contraster des différences éventuelles dans la prise de décision en situation d'ambiguïté. En effet, notre étude ne permet pas de distinguer si les enfants étaient incapables de deviner correctement le contenu des coupelles ou si simplement cette information ne leur semblait pas nécessaire. Les inférences impliquent des coûts cognitifs, comme la mémoire, l'anticipation, et du temps pour les traiter. Il pourrait y avoir un équilibre entre un processus cognitif complexe et l'utilisation d'heuristiques. Dans cette étude, compter le nombre de grands biscuits visibles constitue un proxy des probabilités et a pu être jugé comme suffisamment efficace.

Il s'agit ici d'une étude préliminaire, et pour discriminer entre ces différentes hypothèses, de futures études sont nécessaires, en impliquant des enfants plus âgés et des adultes, et en modifiant légèrement le protocole (en le simplifiant par exemple) afin d'encourager les enfants à chercher plus d'informations (via un raisonnement inférentiel par exemple) pour résoudre la tâche.

How do children choose according to different level of ambiguity?

Romain A.^{1,2}, Broihanne³ M.H,^{4,5}., Dufour V.^{1,2}

¹ Centre National de la Recherche Scientifique, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien
Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France

² Université de Strasbourg, Strasbourg, France

³ Laboratoire de Recherche en Gestion et Economie, EM Strasbourg Business School,
Université de Strasbourg, Strasbourg, France

Manuscrit en cours de préparation

1. Introduction

Decision-making is at the core of our life, and the ability to adjust behaviour on the basis of the consequences of our actions is central to efficient decision making. This is particularly true for decisions made in the context of ambiguity, when complete information about outcome probabilities is missing (for example between one and five chances out of six to win) (Ellsberg, 1961). To resolve ambiguity, individuals have several possible attitudes. They can avoid it, and systematically prefer certain outcomes to ambiguous ones (Ellsberg, 1961). In fact, ambiguity aversion would be related to specific neurophysiological mechanisms in adults (Camerer & Weber, 1992; Furnham & Marks, 2013; Glimcher *et al.*, 2009; Hsu & Camerer, 2004; Siniscalchi, 2008; Snow, 2010). Individuals can also try to resolve ambiguity by using past experience of similar choice situations (Aïte *et al.*, 2012; Ert & Trautmann, 2014; March *et al.*, 1991). They can additionally weigh the minimal expected benefits of each option and choose according to what they would be ready to accept in terms of worst possible outcome (or best possible outcome) (Becker & Brownson, 1964). Attitude may also change according to the level (light or strong) or to the domain (gains or losses) of ambiguity individuals face (Curley *et al.*, 1986; Fox & Tversky, 1995; Siniscalchi, 2008; Viscusi & Chesson, 1999) for a review see (Wakker, 2010). Whatever the attitude towards ambiguous situations, it is very likely to rest on several components of each individual's potential: memory of past experience, general cognitive skills in terms of probabilities evaluations (even if only intuitively) and even temperamental factors (Budner, 1962; Ert & Trautmann, 2014; Merrotsy, 2013). In adults, a lot of research has been conducted to analyse choices under ambiguity, from psychologists (Caffman & Steinberg, 1995; Halpern-Felsher & Caffman, 2001) but also in economics where high financial losses can be at stake (Barberis & Thaler, 2003; Epstein & Schneider, 2008). However, the way cognitive and individual factors contribute to make decisions emerge in children has been little investigated (Aïte *et al.*, 2012; Bayless & Schlottmann, 2010). Studying children's decision under ambiguity at different ages is required to decipher the respective influence of early and late influences of these factors. Thus, the aim of this study is to confront children from 6 to 8 years old, to choices of lotteries under two levels of ambiguity (a low level and a stronger level).

Very little is known about children's choices under ambiguity even if decision making has been investigated in several resembling contexts. First, children's decisions have been evaluated when facing "dangerous" situations (to enter or not a park where a potentially scary animal is

present (Ginsburg & Miller, 1982) but for obvious ethical reasons it is difficult to investigate this kind of context. Alternatively, decision in the context of risk (as defined in economics) has been investigated in the recent years (Bunch *et al.*, 2007; Crone & van der Molen, 2004; Harbaugh *et al.*, 2002; Kerr & Zelazo, 2004; Levin & Hart, 2003; Schlottmann, 2000; Steelandt *et al.*, 2013; Van Leijenhorst *et al.*, 2008). Under risk individuals have ways to evaluate the probabilities associated to the outcome of their choices (for example, 1 chance out of 6 to win). We already know that children can use probabilities intuitively around 5 years old and this ability progresses as they grow up (Betsch & Lang, 2013; Schlottmann & Wilkening, 2013). To integrate this probabilistic element in test of decision under risk in children, several techniques have been used. In some task, children are expected to learn about the probabilities of their choice by calling upon the memory of the past outcomes of previous choices like in the Iowa Gambling Task (IGT, a standard test of decision under risk in adults) (Aïte *et al.*, 2012; Bechara *et al.*, 1994; Bunch *et al.*, 2007; Cassotti *et al.*, 2014). In this task, subjects are invited to pick cards from four decks (A, B, C, and D) to win as much money (or candies for children) as possible. Two decks (A and B) are attractive (high rewards) but lead to losses that can entail larger losses than rewards. On the contrary, the two other decks (C and D) are less attractive (small rewards) but lead to overall gains (no large losses) in the long term. However, these outcomes are not obvious for participants and they have to learn on the basis of positive and negative feedback. Thus, it is not clear what kind of context the children were tested in, risky or ambiguous. Children's and young adolescents' tested in this task are generally unable to avoid disadvantageous choices (Beitz *et al.*, 2014; Crone & van der Molen, 2004; Huizenga *et al.*, 2007; Kerr & Zelazo, 2004). The difficulties of children to succeed in these tasks may be due to a lack of cognitive abilities. Working memory, which allows individuals to store, retrieve previous responses and sample items, increases with age, and could be necessary for probability understanding (Klahr, n.d.; Siegler, 1998). To test this, Brainerd (1981) presented children from 5 to 8 years old with an experimental task that involved making a sequence of draws from containers that held varying ratios of items. After a sequence of draws, the children should learn the probability of drawing each item. Eight years old successfully maintained the information in working memory to make probability-based predictions, and adjusted their choices adequately. The youngest children were also able to recall initial frequencies, but they did not maintain the information in working memory,

and were unable to adjust frequencies with subsequent draws. Additionally, recent developmental studies have shown that feedback-monitoring ability in decision making improves with age (Huizenga *et al.*, 2007; Van Duijvenvoorde *et al.*, 2012).

Other studies of decision under risk were designed to remove the need to engage memory in children (Schlottmann, 2001; Van Leijenhorst *et al.*, 2008). In these studies, like for example in the cake gambling task, children can decide to turn a wheel, and the position of the marker indicates the reward they will obtain. In this task, they can visually assess the respective proportions of potential loss or gains (for example a third of the cake is colored in red and represents the “winning” area) and they do not need to rely on memory to assess probabilities. These studies showed that children, from 6 years and older, can choose taking into account both the desirability of the rewards and the probability to obtain them (Schlottmann, 2001; Van Leijenhorst *et al.*, 2008).

Recently, we used a different set up, to test decision making under risk in children aged from 3 to 8 (Steelandt *et al.*, 2013). Children participated to a game in which they could exchange cookies in risky lotteries, where the chances of gains and losses were variable. They were first endowed with an initial piece of cookie (the certain outcome) that they could exchange for the content of one cup chosen randomly among six (the lottery). Each cup contained less, the same amount, or more food than what children already held in their hand, thus a possibility of loss existed. During each trial, subjects could visually assess their odds of gain and loss (for example, 5 chances out of 6 to receive more). We manipulated the chances to win or lose to offer several lotteries and recorded the children choices. Under five years old, children appeared unable to maximize their gains, but used memory of previous outcomes whereas older children based their choices on the probabilities of winning and losing. Thus, this task appears well suited to test children aged 6 years old or more and detect the strategies involved in decision making under risk.

In economics, the ambiguity of a context can vary according to how precise the information about the probabilities to obtain each outcome is, when making a choice. While this context does not seem theoretically far from a risky context (also based on probabilistic evaluation), researches in adult have shown that risk aversion did not necessarily correlates with ambiguity aversion (Andersen *et al.*, 2008; Attanasi *et al.*, 2014). Thus, the determinants and factors of the decisions express differently according to the context of the decision. With this in mind,

and given the scarcity of data on decision-making under ambiguity in children (Aïte *et al.*, 2012; Santos & Platt, 2014), we modified the Steelandt *et al.* (2013) set up to evaluate children choices under ambiguity. To do so, we implemented ambiguous lotteries by covering some of the cups, and manipulated the level of ambiguity so as to offer “weakly ambiguous” lotteries and “strongly ambiguous” lotteries. In “weakly ambiguous” lotteries, subjects could infer whether the covered rewards were either large or small. If they made correct inferences, they could resolve the ambiguity and thus decide as if under risk. In “very ambiguous” lotteries, subjects had no elements to guess the content of the covered cups. We investigated whether children detected the difference between these two contexts and how/if it influenced their decisions.

2. Material & Methods

2.1. Subjects

A total of 120 children took part to this experiment. They were divided in 3 age groups: 6 years old, 7 years old and 8 years old. In each group, we tested half girls and half boys. Participants were European, with English as their first language. Children were recruited upon their visit in Edinburgh zoo (UK) to the “Budongo trail”, a facility designed to involved children and adult public in science.

2.2. Procedure

Tests were conducted in a small area (2.5 x 2 m) limited by four screens, allowing an entire visual seclusion from public. Children were individually tested while seated on a chair in front of a square table (1 x 1 m).

The procedure was a food-gambling task, similar to the one used by Steelandt *et al.* (2013) and Romain *et al.* (submitted). For each trial, the experimenter sat in front of the subject’s compartment holding an initial allocation (a medium-sized piece of cracker, 4 x 0.5 x 0.5 cm) in one hand, and the lottery, in the other hand (i.e. a tray of six aligned plastic cups where each cup contained either one small cracker (1 x 0.5x 0.5 cm) or one large cracker (4 x 2 x 0.5 cm; Figure 1a). For each trial, subject had the choice to keep the initial allocation or to exchange it to obtain a reward from the lottery (one cup chosen randomly among the six).

Children recruited for this experiment never participated to a gambling task including food and lotteries, and the experimenter was unfamiliar to the children. During testing children were seated on a chair across from the experimenter. If the child wanted to interact with the experimenter, she repeated the instructions and encouraged her/him to redirect her/his attention to the task. Before the start, the experimenter gave the child a plastic bag, and told him/her that the bag could be used to store the cookies during the game, and that the child could take the bag with him after the game).

The procedure was similar in the training phase and in the testing phase. In each trial the experimenter first presented in one hand the initial piece of cookie, and in the other six aligned plastic cups containing pieces of cookie that could be larger or smaller than the initial allocation. The experimenter gave the initial medium piece of cookie to the child, and held out her empty hand offering the child the chance to give the initial item back: “Here is a piece of cookie and here are others cookies. Do you prefer to keep the cookie or do you want to swap it to have one of these one?”. The experimenter advised the child that if s/he exchange, s/he could not choose the reward that s/he will obtained (randomization was implemented prior to the session using a software). If the child returned it, s/he received the content of one cup chosen randomly. While the subject consumed the reward (either the initial reward or the lottery reward), the experimenter refilled the cups out of sight of the subject before proceeding to the next trial. If the subject chose to keep the initial item, the experimenter ended the trial, allowing the child to consume the initial item or store it into his/her bag.

In the training phase, three lotteries were presented to the subject without covers (i.e. the content of each cup was visible). In the first lottery, each cup was filled with a large cookie (Lottery “A”: 6 large cookies into the cups, 100% chances of winning). In the second lottery, 4 out of 6 cups were filled with a large cookie and 2 cups were filled with small cookies (Lottery “C”: 67% chances of winning and 33% chances of losing). In the last lottery, 2 out of 6 cups were filled with a large cookie and 4 cups were filled with small cookies (Lottery E : 33% chances of winning and 67% chances of losing).

This training was done to help children notice that the cookies were always ordered according to their size from the larger sizes on the left to the smaller on the right. However, to be sure that children understood this component, we tested children in two groups: “informed” and

“naïve”. In the “naïve” group, children did not receive any instruction from the experimenter. In the “informed” group, children received the following explanations: "You may have noticed that the large cookies were always on this side (the experimenter shows the left side of the tray) and the small ones always on this side (the experimenter points the right side of the tray). It will be the same for the rest of the experiment. Sometimes all the cups will be filled with only large cookies (the experimenter points a large cookie into a cup), sometimes they will be filled with only small cookies (the experimenter points a small cookie into a cup), and sometimes with both sizes of cookies". The experimenter then asked the child if he understood the explanation. If the child did not understand, the instructions were repeated a second time, in the same way. All children confirmed (sometimes after the second statement) that they understood of the instructions. Both "informed" and "naive" groups were balanced, with 20 children being "informed" and 20 children being "naïve" in each age group (50% of girls and 50% boys).

During the testing phase, we used 7 different lotteries (from large rewards only to small rewards only) (see Table 1). For each of these lotteries, we covered 2 cups out of 6 (Figure 1b). The covers could be on the left, on the middle or on the right. In total, we tested 21 different lotteries, always partially covered. Among these 21 lotteries, some of them were weakly *ambiguous* and others were *strongly ambiguous*. In weakly ambiguous lotteries, two cups over six were covered, but subjects could infer whether the covered rewards were either large or small (due to the ordering of the rewards by their size). For instance, if the two cups on the right (5 and 6) are hidden and a small cookie is placed into the cup 4, the child could infer with certainty that the cups 5 and 6 also contain small cookies. Within each condition, 4 combinations were predictable and 3 were not. Note that the children who received instructions were expected to be particularly good at guessing the content of the cups compared to the “no instruction” group.

For each child, the 21 lotteries were presented each once, tested one after the other in a random order which took approximately 20 minutes per child.

Table 1. List of the 21 lotteries presented to the subject during a session. Seven lotteries (A, B, C, D, E, F, G) have been declined under 3 conditions to control the level of ambiguity by covering 2 out of the 6 cups. The visible probability of gain and the exact probability of gains are detailed. Lotteries offered 6 potential rewards (i.e. the content of the cups) and were presented under two conditions: ambiguous or very ambiguous. A large square represents a large reward, and a small square a small reward.

Lottery number (#)	Group of lotteries – Content of the cups	Ambiguous lotteries – cups	Visible probability of gain	Exact probability of gain	Context	Probability of gain (feasible sets)
Lotteries group A						
A1			1	1	Very ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
A2			1	1	Ambiguous	1
A3			1	1	Ambiguous	1
Lotteries group B						
B1			1	0.83	Very ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
B2			0.75	0.83	Ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
B3			0.75	0.83	Ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
Lotteries group C						
C1			1	0.67	Ambiguous	1 or 0.83 or 0.67
C2			0.5	0.67	Very ambiguous	0.67 or 0.5 or 0.33
C3			0.5	0.67	Ambiguous	0.67 or 0.5 or 0.33
Lotteries group D						
D1			0.75	0.5	Ambiguous	0.83 or 0.67 or 0.5
D2			0.5	0.5	Very ambiguous	0.83 or 0.67 or 0.5
D3			0.25	0.5	Ambiguous	0.5 or 0.33 or 0.17
Lotteries group E						
E1			0.5	0.33	Ambiguous	0.67 or 0.5 or 0.33
E2			0.5	0.33	Very ambiguous	0.67 or 0.5 or 0.33
E3			0	0.33	Very ambiguous	0.33 or 0.17 or 0
Lotteries group F						
F1			0.25	0.17	Ambiguous	0.5 or 0.33 or 0.17
F2			0.25	0.17	Ambiguous	0.5 or 0.33 or 0.17
F3			0	0.17	Very ambiguous	0.33 or 0.17 or 0
Lotteries group G						
G1			0	0	Ambiguous	0.33 or 0.17 or 0
G2			0	0	Ambiguous	0.33 or 0.17 or 0
G3			0	0	Very ambiguous	0.33 or 0.17 or 0

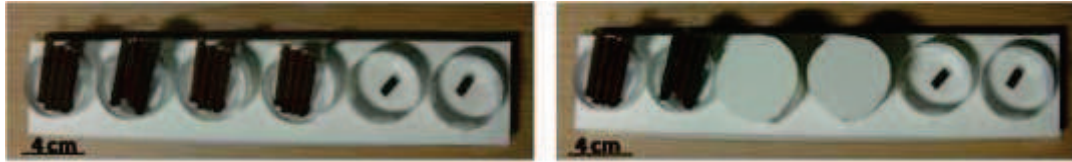


Figure 1. A plastic tray of six cups, containing either large cookies (4 x 2 x 0.5), or small cookies (1 x 1 x 0.5). During the training phase, lotteries were presented without covers (1a). During the testing phase, lotteries were presented with two cups covered out of the six (1b).

2.3. Data analysis

To investigate whether children made correct inferences about probabilities in weakly ambiguous lotteries we considered the effect of the probability of gain (probability of gains and of loss are two strictly dependant variables) on their gambling rate. Given that the probability of gains and the probability of loss are dependent variables, we only considered the probability of gain in the data analysis. Each lottery is associated with 2 probabilities of gains, depending on whether we pay attention to the whole lottery or only to the visible rewards. The visible probability of gains (PG_V) corresponds to the number of large cookies visible into the non-covered cups (i.e. based on 4 cups). The real probability of gains (PG_R) corresponds to the probability of gain of the whole lottery (i.e. based on the real content of the six cups, including the covered ones). If children may also attempt inferring the content of covered cups, their gambling rate would be similar for lotteries from a same group of lottery (i.e. Lotteries A1, A2, A3). In that case, the rate of gambling should decrease as the “real” probability of gains (PG_R) decreases. If children mainly took into account the visible information (i.e. PG_V), the rate of gambling should decrease as the number of large visible rewards decreases, and their gambling rate may differ between lotteries from a same group of lottery. Finally, by including very ambiguous lotteries, we can investigate whether children respond differently to these lotteries compared to the others. If children exhibit ambiguity aversion, we should observe a lower gambling rate in these lotteries than in lotteries for which they can make predictions. We first analyzed whether the following parameters had a significant effect on the gamble rate: age, gender, group (“informed” or “naives”) and lotteries. Then, we investigated whether children were mainly influenced by the probability of gains visible, by the probability of gains real, or both of them. All tests were conducted using GLMM (General Linear Mixed Model) followed by Tukey post-hoc test. The alpha-level was set to 0.05.

3. Results

We did not observe a significant effect of age ($\chi^2 = 1.40$, $p = 0.497$), gender ($\chi^2 = 0.34$, $p = 0.562$), ambiguity level, and instruction ($\chi^2 = 1.78$, $p = 0.182$), thus, children did not discriminate between the ambiguity of the treatments. However, children did gamble differently according to the lotteries (GLMM, $p < 0.01$, Tukey post-hoc). The gambling rate increased as the visible probability of gain increased (PG_V : z-value = 7.58, $p < 0.001$), while the real probability of gain did not have a significant effect (PG_R : z-value = 0.24, $p = 0.8$) (Table 2, Figure 2). Note that children exchanged on average 44% of the time in lotteries offering small cookies uniquely.

Within each lottery group, children gambled similarly within group A, within group B, within group D (with a non-significant trend: Tukey post-hoc: D1/D3: z-value = 2.34, $p = 0.05$), and within group G (Figure 3). However, gambling rate differed within group C: they played significantly more in lottery C1 than in lotteries C2 and C3 (Tukey post-hoc: C1/C2: z-value = 3.97, $p < 0.001$; C1/C3: z-value = 3.3, $p = 0.002$, C2/C3: z-value = -0.82, $p = 0.68$). Within group E, they also played significantly more in lotteries E1 and E2 than in lottery E3 (z-value = 4.16, $p < 0.001$; E2/E3: z-value = 4.68, $p < 0.001$; E1/E3: z-value = -0.57, $p = 0.83$). Within group F, we also observed significant differences between F1 and F2 compared to F3 (: F1/F3: z-value = 2.74, $p = 0.016$; F2/F3: z-value = 3.5, $p = 0.012$; F2/F3: z-value = -0.81, $p = 0.69$).

PG visible in the lotteries	PG visible in the lotteries	z-value	p-value
$PG_V = 0$	$PG_V = 0.25$	-4.64	<0.001***
$PG_V = 0$	$PG_V = 0.5$	-9.83	<0.001***
$PG_V = 0$	$PG_V = 0.75$	-10.79	<0.001***
$PG_V = 0$	$PG_V = 1$	-15.12	<0.001***
$PG_V = 0.25$	$PG_V = 0.5$	-4.14	<0.001***
$PG_V = 0.25$	$PG_V = 0.75$	-6.62	<0.001***
$PG_V = 0.25$	$PG_V = 1$	-9.92	<0.001***
$PG_V = 0.5$	$PG_V = 0.75$	-2.89	0.0304*
$PG_V = 0.5$	$PG_V = 1$	-6.84	<0.001***
$PG_V = 0.75$	$PG_V = 1$	-3.23	0.0104*

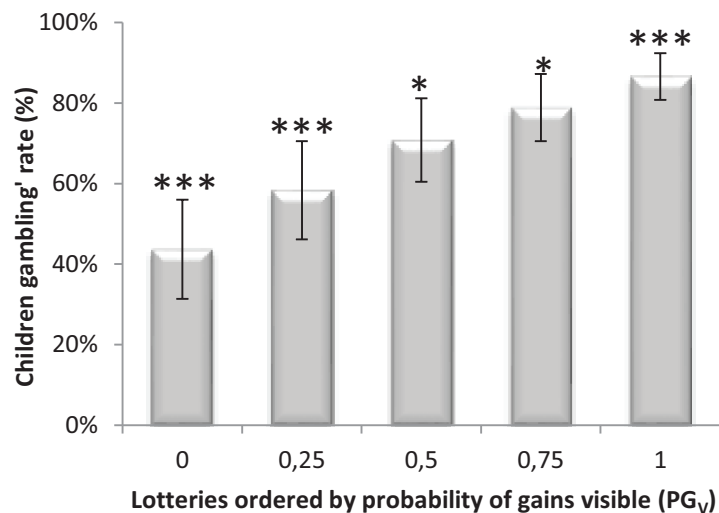


Table 2. Comparisons of the mean percentage of return between the different lotteries pooled according to the probabilities of gains visible (PG_V) using Tukey HSD pairwise comparison post-hoc tests.

Figure 2. Percentage of exchange, in average, pooled by the probability of gains visible in each lottery. * indicates the minimum of significant difference in exchange rate between two groups of lotteries (for the details see Table 2). *, **, *** respectively indicates significance at the 5%, 1% and 0.1% levels.

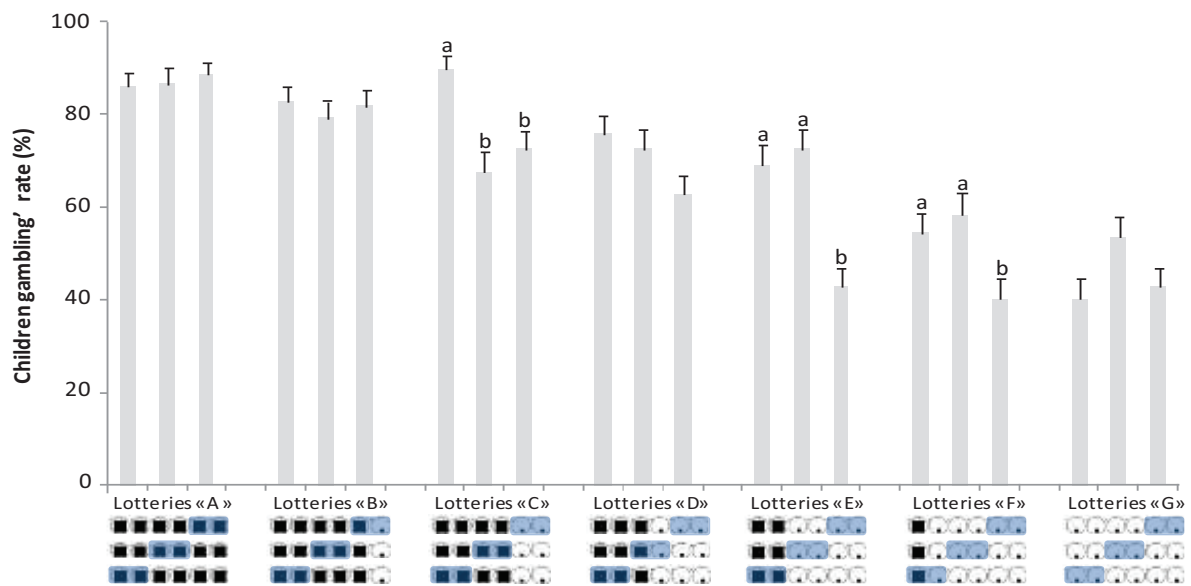


Figure 3. Exchange rate for each lotteries (from A1, A2, (...) to G3), ordered by groups of lotteries (A, B, C, D, E, F and G) and location of covers (covers on the left, covers on the middle, covers on the right). In a group of lotteries, lotteries which do not possess the same letter are significantly different ($p < 0.05$).

4. Discussion

We showed that children attended well to the content of the cups they could see and adjusted their gambling rate to their visual chances of winning. To test their attitude towards ambiguity, we covered some of the cups. We modified the level of ambiguity by giving children (in some cases) the means to guess what was under the covers, and for half of the children this was reinforced by telling them explicitly how to deduce this content. Our results show that children from both the naive and informed group did not differ in their choices, and, making the “possibility to guess” more explicit had no effect on children who only used visual probabilities to make their choice. Thus, children did not deal with the ambiguity of this situation by trying to guess what was hidden under the cups.

Among the factors that could explain their choices, the complexity of the task should be discussed. Here children not only had to evaluate visible probabilities but also to integrate hidden information in this calculation. Children learn very early in life to discriminate between quantities and proportions (Lipton & Spelke, 2003; Starkey, 1992; Xu & Spelke, 2000). By the age of 6, previous studies have shown that children could use probabilistic information to make decision under risk (Schlottmann & Wilkening, 2013; Steelandt *et al.*, 2013; Van

Leijenhorst *et al.*, 2008). Our own results on how they adjust to visible probabilities of gains also suggest that this was not difficult for them. They may have counted the number of large visible cookies, which is a good proxy of probabilities. We found no age effect in this evaluation which fit with previous findings that children are already efficient from 6, without much variation in probabilistic evaluation skills until 9 or even 12 years old (Harbaugh *et al.*, 2002; Steelandt *et al.*, 2013; Van Leijenhorst *et al.*, 2008). In a previous study using a similar set up as in the current study (Steelandt *et al.* 2013) children adjusted their gambling rate easily enough to the probabilities when the content of 6 cups were visible. Thus, integrating 6 cups instead of 4 in the equation was not the limiting factor for our participants.

Another cognitive load associated to the task is the need to understand that a reward can be there even if it is not visible. This cognitive capacity, related to the understanding of object permanence (Baillargeon *et al.*, 1985; Baillargeon *et al.*, 2009) is already mature in children above 5 years old. Thus, this was also not sufficiently limiting to explain their choices. Potentially, a combination of both skills together (probabilistic evaluation and dealing with invisible quantities) may be more demanding to children than each separately. This appears unlikely as we made everything possible to call the attention of some of the children on the covered cups and somehow make the task easier to guess. These children should have been better than the other, differential performances that were not observed here.

Cognitive limitations seem thus not sustain our results. The other explanation is that children perceived the ambiguity of the situation (they sometimes received the content of one of the hidden cups and were always shown the real content of the cups after their choices) and rejected this ambiguity by simplifying the problem as illustrated by their persistent attention to the large cookies. Everything happens as if they simply ignored whatever was hidden under those covers. Somehow, probabilistic evaluation plus inferences imply a cognitive costs, as well as memory, anticipation, and time to process. Children had to balance this cost with the cost of using a simpler rule-of-thumb. Here, the number of large visible cookies was probably judge a good enough heuristic to obtain cookies and took precedence on the decision to maximize at best their gains. Thus they did not completely stopped “reasoning”, but they rejected the complexity of the situation, rejection that might be a form of ambiguity aversion. It is probably worth mentioning here that, in adults, ambiguity aversion is a complex phenomenon that is difficult to measure with economics theoretical models (Abdellaoui *et al.*,

2011; Wakker, 2010). In the recent years, some have suggested that the degree of ambiguity aversion could be measured by looking at how much individuals were willing to pay for information that could lift the ambiguity of a situation (Attanasi & Montesano, 2011; Attanasi *et al.*, 2014; Snow, 2010). While the context is not directly comparable, the children here did not call upon the extra information they were given to try to lift the ambiguity. It would be interesting however, to integrate this possibility of buying information in future studies.

In the study of Steelandt *et al.* (2013) where decision making under risk was evaluated in children of similar age, we found that the rate of gambling decreased when the chances of winning decreased. When no chances of winning existed, children from 6 to 8 years old exchanged less than 25% of the time (Steelandt *et al.*, 2013). Here they exchanged much more (44% of the time). This shows that the situation might have been indeed perceived differently in these two studies and that the current situation was probably more unsettling than what children experienced under risk in Steelandt *et al.* study (2013).

We are aware that this work is in its early stages and remains preliminary. Children, like adults, may well behave differently under risk and ambiguity, although we could not detect if different levels of ambiguity could affect their responses differently. Further analyses are needed to detect the effects of previous outcomes and the possibility of judgment errors in children's evaluation, and to investigate their response through theoretical models of decision making under ambiguity.

Acknowledgments

We thank E. Bâtôt for her help in data collection. We are grateful to all the parents and children for their participation. We thank the Royal Zoological Society of Scotland of the Edinburgh zoo for permitting us to conduct this study. This work was supported by grants from the Agence Nationale de la Recherche (ANR-08-412 BLAN-0042-01).

Chapitre 5

Discussion générale

Au cours de ce travail, j'ai cherché à étudier les mécanismes (compétences cognitives et erreurs de jugement) impliqués dans la prise de décision chez différentes espèces de primates, lorsque les individus doivent réaliser des choix en situation risquée ou ambiguë. J'ai utilisé une méthodologie simple (le test d'échange risqué « *Food gambling task* ») qui s'est révélée adéquate pour mimer ces deux types de situations chez toutes les espèces testées. De plus, en testant des adultes humains, j'ai pu valider l'utilisation de cette méthodologie puisque les résultats obtenus dans cette étude étaient cohérents avec ceux observés usuellement en économie où les tests impliquent généralement des gains monétaires ou des tâches différentes.

J'ai principalement étudié le processus de décision en condition risquée. Parmi les résultats principaux (que je discuterai plus longuement ci-dessous), j'ai observé chez les grands singes, comme chez les singes, des performances comparables à celles observées chez les enfants de 5 ans et plus. Finalement, seuls les plus jeunes enfants (3 et 4 ans) ont été incapables d'utiliser des probabilités pour prendre leur décision. J'ai également montré que l'aversion au risque diminuait progressivement avec l'âge des sujets (enfants / adultes), et dépendait également de la présentation des loteries chez les enfants (probabilités pertes élevées au départ ou probabilités de gains élevées). Un phénomène comparable est observé chez les orangs-outans. L'aversion à la perte s'observe chez toutes les espèces, bien que le coefficient d'aversion soit variable, et peut également être impacté par l'effet de présentation.

En situation ambiguë, aucune des espèces testées n'a montré d'aversion marquée à l'ambiguïté et les primates non humains ont utilisé un raisonnement analytique afin de minimiser cette ambiguïté.

Ces points communs, mais également les différences observées entre les espèces seront mis en perspective pour mieux comprendre la part d'ancestralité dans nos décisions.

1. Mécanismes de la prise de décision

1.1. Facteurs cognitifs

Plusieurs études en biologie suggèrent que les décisions en contexte risqué sont fortement influencées par des caractéristiques intrinsèques des espèces ou des individus, tel que le degré d'aversion au risque par exemple, ou des facteurs physiologiques, tels que le budget

énergétique (Bateson, 2002, 2007; Caraco, 1981b). Mon travail montre que quelle que soit la situation, l'âge des sujets ou l'espèce étudiée, une grande part de la décision repose sur des mécanismes cognitifs élaborés et des stratégies visant à maximiser les bénéfices.

Parmi ces mécanismes cognitifs, l'estimation des probabilités constitue le facteur principal expliquant les choix des individus. Bien que le concept de probabilités soit complexe, des indices visuels (notamment le nombre de grands gâteaux présentés dans les coupelles) permettent une évaluation intuitive de ces probabilités. Les macaques ont été aussi compétents que les grands singes, aussi bien en situation risquée qu'en situation ambiguë. Les capucins quant à eux ont montré des résultats plus disparates puisque dans la première étude (situation risquée) ils n'ont pas forcément effectué des choix corrects concernant les loteries contrôles (100% de chances de gains ou de pertes) mais la justesse de leurs choix s'est nettement améliorée au cours de la seconde étude (situation ambiguë), pourtant plus complexe, où leurs choix étaient similaires à ceux observés chez les autres espèces, et ils ont su discriminer correctement les loteries ayant une issue sûre.

En situation risquée, les capucins ont eu plus de difficultés que toutes les autres espèces à ne pas jouer face à une loterie qui menait à une perte sûre. Cette différence peut être le résultat d'une capacité plus limitée à fixer son attention sur une tâche par rapport aux autres espèces, ou peut être un indice suggérant que les informations sur lesquels ils se basent pour effectuer leurs choix diffèrent de celles utilisés par les autres. Il se peut que pour les capucins, leur critère d'échange ait été « j'ai au moins une chance de gagner, je joue ». Un comportement similaire a été rapporté dans l'étude de Proctor et collaborateurs (2014). Dans cette étude, lorsque les capucins avaient le choix entre utiliser une stratégie qui leur permettait d'obtenir des gains importants mais aussi des pertes potentiellement importantes, et une stratégie où à long terme ils maximisaient leurs gains, les sujets ont préféré la première stratégie, impliquant des gains plus saillants (mais également plus risquée), contrairement aux chimpanzés et aux adultes testés dans cette même étude. Ainsi, les capucins se focaliseraient peut-être plus sur la saillance des gains et seraient peut-être prêt à prendre plus de risque dans ce cas que les autres espèces. Pour en revenir à notre étude, excepté la loterie contrôle 100% pertes, toutes les autres loteries offraient au moins un grand gâteau visible. En voulant jouer de façon trop rapide, ils ont pu avoir mal évalué le contenu des coupelles, par manque d'attention.

D'une façon plus générale, tenir compte des récompenses obtenues (comme chez les enfants) ou ne pas comprendre – ou prêter attention à - l'aspect probabiliste (au sens mathématique du terme) et sont deux stratégies qui limitent la maximisation des gains et que nous avons pu détecter avec cette technique. Est-ce que ces observations sont représentatives d'une manière différente d'évaluer les situations risquées chez les capucins, c'est une question qui mérite d'être approfondie par d'autres études.

Certaines études montrent que l'expérience et l'entraînement peuvent influencer les performances cognitives des sujets testés (Boesch, 2010; Proctor, 2012). Au cours de ce travail, j'ai eu accès à plusieurs groupes de chimpanzés et de gorilles parmi lesquels certains étaient « naïfs », c'est-à-dire qu'ils n'avaient jamais participé à aucune étude cognitive auparavant (Chapitre 2, Matériel & Méthode). En comparant les performances des gorilles « naïfs » à celles des gorilles déjà familiers avec différents protocoles de cognition, on ne relève cependant pas de différence flagrante dans le comportement ou la compréhension des tâches.

Ce travail a mis en évidence que chez l'Homme, avant 5 ans, les compétences cognitives ne semblent pas assez matures pour permettre à l'enfant d'optimiser ses choix en situation risquée. En effet, ils ont moins bien réussi la tâche (discrimination entre les loteries les plus extrêmes uniquement), et ne se sont pas basés sur les probabilités pour faire leurs choix, mais sur les récompenses qu'ils avaient déjà obtenu (Article 2). La non compréhension des probabilités a impacté les enfants dans leur prise de décision et a limité leur capacité à maximiser leur utilité. Il existe donc un gradient dans la qualité des réponses des enfants en fonction de leur âge, ce qui corrobore les résultats de précédentes études (3 et 4 ans : (Bunch *et al.*, 2007; Kerr & Zelazo, 2004), 5 ans et plus : (Harbaugh *et al.*, 2002; Levin & Hart, 2003; Van Leijenhorst *et al.*, 2008). Les outils cognitifs nécessaires à l'évaluation du risque encouru dans une tâche d'échange sont déjà présents et utilisés par les enfants entre cinq et huit ans. Cependant, nos résultats diffèrent de certaines de ces études (Levin & Hart, 2003) puisque les enfants testés ici n'ont pas été plus prompts que les adultes à choisir une situation risquée (en fait, le coefficient d'aversion au risque était même plus fort chez les adultes). Ceci permet de soulever plusieurs commentaires. Tout d'abord, il est possible que notre test avec les enfants de 5 ans et plus soit mieux adapté à évaluer la décision que les tâches mises en jeu par d'autres

chercheurs. En effet, le minimum d'instruction était donné aux enfants ce qui nécessite un dispositif le plus simple et intuitif possible. Ce n'est pas forcément le cas des autres études chez l'enfant, où beaucoup d'explications et de pré-tests sont nécessaires avant le début des tests. Quand on considère l'absence d'effet d'instruction donné aux enfants dans l'expérience ambiguïté (Article 5), on est en droit de questionner la compréhension des enfants dans le cadre des autres études. De plus, d'autres aspects de notre dispositif, (tel que l'interaction sociale avec l'expérimentateur par exemple) peut avoir impacté l'attitude des enfants, ce que nous ne pouvons exclure. L'interaction peut avoir engendré une certaine pression sociale ou avoir été perçue comme rassurante pour les enfants, deux possibilités qui méritent d'être évaluées dans de prochaines études.

1.2. Mémoire et probabilités

La mémorisation des gains et pertes précédents est la variable qui explique le mieux les choix des enfants entre trois et cinq ans (Article 2). Bien que Denison (2006) ait montré que les enfants de quatre ans sont capables d'utiliser les probabilités de manière intuitive pour résoudre un problème simple, cette compétence n'est probablement pas encore suffisamment maîtrisée pour leur permettre de maximiser leur gains. D'autres compétences cognitives élaborées comme la théorie de l'esprit, la capacité à élaborer des représentations abstraites, la compréhension des nombres apparaissent ou s'affinent à cette période de la vie (Astington & Jenkins, 1995; Call & Tomasello, 1997; Callaghan *et al.*, 2005; Premack & Woodruff, 1978; Wimmer, 1983). Cependant, évaluer les décisions en contexte risqué ou ambigu ne semble pas reposer pas sur ces compétences, probablement encore trop immatures. L'utilisation de la mémoire s'avère peut-être prédominante car plus efficace, mature, ou automatique à cet âge - la mémoire se développe notamment au cours des deux premières années - et dans tous les cas, est mieux maîtrisée (Busby & Suddendorf, 2010; Corballis & Suddendorf, 2007; Hartshorn *et al.*, 1998; Hayne *et al.*, 2011). Pour étudier la décision chez le jeune enfant, il s'avère nécessaire de réviser le protocole actuel en le simplifiant, afin de provoquer si possible ou de faciliter la mise en jeu d'un calcul probabiliste (même si rudimentaire). Cela signifie aussi que dans leur quotidien, les enfants de moins de 5 ans sont particulièrement vulnérables : là où les adultes envisagent la probabilité qu'un

événement positif ou négatif se produise, l'enfant ne reconnaîtra probablement pas le risque (en termes de probabilités) associé à une situation s'il ne l'a pas expérimentée avant.

Ces résultats nous indiquent aussi que les singes et grands singes ont dans l'ensemble beaucoup mieux appréhendé ces tâches que les enfants de moins de cinq ans. Certes, un grand nombre de répétitions étaient réalisés chez les primates non humains, mais dans l'ensemble leurs résultats ne s'expliquent pas par les récompenses obtenues ou par des effets session, mais principalement par un calcul de probabilités. Généralement, seuls les grands singes présentent des performances mnésiques comparables à celle d'enfants de 4 ans et plus, mais restent souvent moins doués (Chevalier-Skolnikoff, 1976; Vlaming *et al.*, 2010). Il est probable que la nécessité de prendre les bonnes décisions de la manière la plus exacte possible ait été fortement encouragée en réponse à la sélection naturelle. Il serait ainsi intéressant de tester des singes et des grands singes juvéniles et comparer leurs résultats à ceux obtenus chez des adultes de leur espèce.

1.3. Risque et ambiguïté

Singes et grands singes ont été capables de discriminer les situations ambiguës des situations risquées (Article 4). Globalement, ils ont effectué un raisonnement analytique avec plusieurs niveaux de complexité pour résoudre leur dilemme : échanger ou pas. Lorsqu'ils avaient plus de 50% de chances de gagner, ils ont utilisés une heuristique (jeu quasi systématique). En deçà de 50% de chance de gagner, en situation risquée ils se sont basés sur les probabilités de gains alors qu'en situation ambiguë, ils ont tenté de faire des inférences et ont suivi des règles de décision clairement identifiables. La capacité à faire des inférences chez les primates a été mise en évidence par plusieurs études (Cacchione & Call, 2010; Call, 2004; Rakoczy, Clüver, & Saucke, 2014; Sabbatini & Visalberghi, 2008; Wood *et al.*, 2007), et nos résultats confirment qu'ils utilisent ces compétences pour lever l'ambiguïté. Ceci contraste avec la littérature qui suggère que les primates non humains expriment généralement une aversion intense à l'ambiguïté et préfèrent dans tous les cas une option risquée ou sûre (Hayden *et al.*, 2010; Rosati & Hare, 2011). L'application de stratégies cognitives complexes afin de réduire cette ambiguïté, telles que les inférences, est un résultat inattendu et novateur qui témoigne de la complexité des mécanismes qui sous-tendent les décisions. Une des explications possibles est que, dans notre étude, les sujets avaient la possibilité de voir à la fin de chaque essai le

contenu de chacune des coupelles, ce qui n'était pas le cas des autres études. Nos résultats semblent néanmoins assez représentatifs de ce qui pourrait se passer en milieu naturel (ou dans l'environnement habituel des animaux), puisqu'ils se trouvent très régulièrement face à des situations ambiguës, et être simplement aversé à l'ambiguïté paraît contre-adaptatif (Platt & Huettel, 2008; Santos & Platt, 2014). Ce résultat remet en question des approches qui cherchent à qualifier toute réponse au risque ou à l'ambiguïté en termes d'aversion ou d'attrait, et qui pourraient être trop réductrices. Bien que des préférences s'expriment dans ces choix, elles influencent les réponses des individus mais ne les déterminent pas.

Comme le montre la littérature cependant, les individus distinguent les situations risquées des situations ambiguës. Ces résultats observés au niveau comportemental rappellent les données de neurophysiologie chez l'être humain, qui montrent que les zones activées dans le cerveau ne sont pas nécessairement les mêmes selon si le sujet est placé en situation risquée et en situation ambiguë (Hsu & Camerer, 2004; Smith *et al.*, 2002).

Les enfants de 6 à 8 ans testés dans un paradigme d'ambiguïté se sont eux basés plutôt sur les probabilités visibles des loteries et n'ont pas effectué d'inférences. Les enfants de 6 ans et plus sont capables de faire des inférences (Chiesi *et al.*, 2008, 2011; Schweinle & Wilcox, 2004; Sobel *et al.*, 2004), de comprendre les probabilités (Brase *et al.*, 2014; Schlottmann & Wilkening, 2013) et que la mémoire est déjà fonctionnelle depuis plusieurs années (Van Duijvenvoorde *et al.*, 2012). Cependant, plusieurs études ont démontré qu'il n'y avait pas de relation claire entre les capacités de raisonnement abstraites des enfants, leurs capacités cognitives et leurs performances pour résoudre une tâche (Chiesi *et al.*, 2011; Klaczynski, 2009). D'autres facteurs, comme la motivation ou le contrôle de soi, peuvent inhiber l'expression des performances des enfants. Notre étude ne permet pas de conclure si les enfants n'ont pas effectué d'inférences car ils en étaient incapables (limite cognitive) ou parce que cela ne leur semblait pas nécessaire : en effet, se baser uniquement sur la probabilité de gain visible pourrait être une heuristique qui s'est révélée globalement efficace pour maximiser leurs gains et peu coûteuses d'un point de vue cognitif (Morsanyi & Handley, 2008). Les changements de comportements liés à l'âge dans l'utilisation d'heuristiques et de raisonnement analytique sont encore peu clairs. Certaines études ont montré que la réponse analytique augmente avec l'âge (Kokis *et al.*, 2002; West *et al.*, 2008) tandis que d'autres études rapportent que c'est l'utilisation d'heuristiques qui augmente avec l'âge (Klaczynski &

Cottrell, 2004; Morsanyi & Handley, 2008). Pour répondre à cette question, de futures études, impliquant des enfants plus âgés (i.e. ayant la capacité de faire des inférences facilement) ou une complexification de la tâche (loteries impliquant plus de possibilités de pertes) permettrait de répondre à cette question.

2. Erreurs de jugement et heuristiques

Bien qu'aucun primate non humain ne fasse ses courses dans un supermarché, évaluer la réponse de plusieurs espèces avec des modèles économiques peut se révéler néanmoins profitable si l'on souhaite quantifier certaines erreurs de jugement. Cette quantification fait l'originalité de notre approche, et est abordée de manière parcimonieuse, i.e. une fois que l'on est sûr que l'individu valide les critères de compréhension de la tâche. Au cours de ce travail, différents biais et erreurs de jugement ont été mis en évidence, chez plusieurs espèces et selon différents contextes. La comparaison des résultats obtenus nous permet de discuter de ce qui pourrait relever d'un héritage commun quant à l'évolution de ces erreurs de jugement. Plusieurs points sont à considérer. Tout d'abord une erreur peut s'exprimer de la même manière chez un groupe d'espèces phylogénétiquement proches et de manière contrastée avec d'autres espèces plus éloignées. Cette configuration permettrait de retracer l'apparition de cette erreur dans l'histoire évolutive des espèces concernées. Ensuite, l'intensité de cette erreur peut s'exprimer suivant un gradient d'une espèce à l'autre et si ce gradient est corrélé avec la phylogénie des espèces, il est possible de proposer des hypothèses sur la potentialisation (ou disparition) de cette erreur en lien avec la sélection naturelle. Ces erreurs, peut-être plus fortement exprimées chez certaines espèces que d'autres pourraient alors témoigner de la nécessité de survivre sous des contraintes environnementales/sociales particulières. Un dernier point concerne la nature de ces erreurs : sont-elles le résultat d'un raisonnement erroné ? Sont-elles plus fortement exprimées lorsque le raisonnement fait défaut ?

L'aversion au risque, l'aversion à la perte et la distorsion des probabilités, ont pu être mesurées grâce à l'application des modèles économiques issus de la théorie de l'espérance d'utilité (EUT) et de la théorie des perspectives (CPT). Grâce à l'utilisation d'un protocole similaire au sein des groupes étudiés, les valeurs de ces paramètres sont directement

comparables d'une espèce à l'autre (Tableau 2). En regardant les valeurs de ces paramètres, on constate deux choses : il existe une variabilité interspécifique assez importante, et l'effet de présentation engendre une variabilité intra-spécifique. Nous allons donc tout d'abord traiter de l'influence de l'effet de présentation chez les différents groupes et espèces étudiés, puis de la présence / absence et de l'impact de l'aversion au risque, à la perte, et de la distorsion des probabilités sur le comportement d'échange, et enfin des autres biais potentiels, tels que l'effet de dotation, l'effet argent du ménage ou l'effet main chaude.

2.1. Effet de présentation

L'effet de présentation n'est pas en soi une erreur de jugement ou une heuristique. Toutefois, on sait que chez l'être humain adulte, les choix diffèrent en fonction du contexte dans lequel ils sont présentés (Tversky & Kahneman, 1981). Dans notre étude, en situation risquée, les groupes étudiés ont été testés avec un paradigme commun mais pas toujours présenté de la même façon. Lorsqu'ils étaient faces à des loteries offrant de fortes probabilités de gains en début d'expérience (appelé ensuite « gains » pour simplifier la lecture), les enfants ne se comportaient pas de la même manière que ceux qui étaient faces à des loteries offrant de fortes probabilités de pertes (appelé ensuite « pertes ») en début d'expérience, même si au final, chaque enfant a joué avec les mêmes loteries (Article 3). L'effet de présentation a eu un effet fort sur le taux d'échange chez les enfants de plus de 5 ans. Ils jouaient significativement plus lorsqu'ils commençaient avec des gains en début d'expérience. Cela s'est traduit également dans les valeurs des coefficients d'aversion à la perte et/ou d'aversion au risque, puisque ce sont eux qui présentent les coefficients les plus faibles, que ce soit concernant l'aversion au risque ou l'aversion à la perte. Ces coefficients, chez l'Homme, vont donc effectivement varier en fonction du contexte dans lequel le choix est fait. On n'observe cependant pas d'effet de présentation sur l'expression de la distorsion des probabilités qui est constante d'un contexte à l'autre.

Chez les primates non humains, les études ont été réalisées en condition aléatoire, mais dans un travail réalisé précédemment par Pelé et collaborateurs (Pelé *et al.*, 2014), des orangs-outans, des capucins et des macaques à longue queue avaient été testés avec des loteries ordonnées, ce qui permet là aussi de s'intéresser à la variation de l'expression des coefficients pré-cités en fonction du contexte. Ces trois espèces ont commencé l'expérience avec des

loteries offrant de fortes probabilités de gains en début d'expérience. Chez les orangs-outans, par exemple (et peut être dans une moindre mesure chez les capucins) la présentation affecte également l'expression des coefficients d'aversion au risque et d'aversion aux pertes.

L'effet de présentation n'a pas touché les enfants de 3 et 4 ans. A la différence des autres groupes et espèces, les enfants de cet âge n'ont pas évalué de manière probabiliste leurs chances de gains et de pertes. Une précédente étude en situation risquée rapporte également que les 4 ans n'étaient pas influencés par l'effet de présentation tandis que les 8 ans et 11 ans étaient plus enclins à choisir l'option risquée en situation de pertes qu'en situation de gains (Reyna & Ellis, 1994). Une hypothèse serait donc que l'effet de présentation affecte de manière forte et globale la qualité de l'évaluation probabiliste, indépendamment de l'histoire des gains ou pertes, et est un phénomène distinct de la distorsion des probabilités (dont les coefficients ne varient pas d'un contexte à l'autre).

Pour tester cette hypothèse, il serait bon de simplifier encore les procédures de tests pour encourager la mise en jeu d'estimation probabiliste chez les plus jeunes enfants, et éventuellement chez d'autres espèces de primates pour lesquels les valeurs de paramètres d'aversion aux pertes et au risque n'ont pas toujours pu être obtenus, comme chez les capucins. Pour tester l'impact de cet effet de présentation, une récente étude a essayé de mimer une situation semblable au problème présenté par Tversky & Kahneman (1981) (« *Asian disease problem* », voir paragraphe 2.3.2) chez les capucins (Lakshminarayanan *et al.*, 2011). Les capucins étaient face à deux expérimentateurs et à chaque essai, le sujet avait la possibilité d'échanger un objet avec l'un des expérimentateurs pour recevoir de la nourriture. L'un des expérimentateurs délivrait toujours la même quantité de nourriture (option sûre) tandis que délivrait une quantité de nourriture variable (option risquée). Afin d'essayer de traduire un contexte de gains et un contexte de pertes (ce qui est le cas dans le « *Asian disease problem* »), les chercheurs ont proposés deux situations successives aux sujets. Dans le « domaine des gains », les deux expérimentateurs présentaient chacun 1 morceau de pomme, mais en réalité, lors de l'échange, l'un des expérimentateurs délivraient toujours 2 morceaux de pomme tandis que le second délivrait soit 1 morceau (comme annoncé) soit 3 morceaux. Dans cette situation, tous les capucins ont significativement préféré l'expérimentateur délivrant systématiquement deux morceaux de pommes (option sûre). Dans le « domaine des pertes », les deux expérimentateurs présentaient cette fois

chacun 3 morceaux de pomme, mais en réalité, lors de l'échange, l'un des expérimentateurs délivraient toujours 2 morceaux de pomme tandis que le second délivrait soit 1 morceau soit 3 morceaux de pomme. Ainsi, dans les deux situations, les issues potentielles étaient identiques (100% de chances d'obtenir 2 morceaux de pomme, et 50 : 50 d'obtenir 1 ou 3 morceaux de pommes). Dans la deuxième condition, les préférences des singes se sont portées sur le second expérimentateur (option risquée). Les auteurs en ont déduit que, comme l'être humain, les capucins modifiaient leurs choix en fonction du domaine dans lesquels ils se situent (c'est-à-dire s'ils attendent un gain ou une perte). Bien que cette étude soit intéressante, d'autres facteurs peuvent néanmoins expliquer ce comportement, et notamment un effet de frustration, lorsque les capucins voient deux récompenses mais n'en obtiennent qu'une seule. Dans cette étude, la quantification des paramètres d'aversion au risque ou à la perte aurait pu permettre de vérifier dans quelle mesure les capucins étaient impactés dans leurs choix et surtout mieux distinguer à quoi était dû cet effet. Quoiqu'il en soit, nous tiendrons compte de cet effet de présentation en discutant les paramètres qui nous intéressent dans la suite de ce travail.

Table 2. Présentation des différents coefficients pour les paramètres quantifiés grâce à EUT et CPT des différentes études.

Espèces / Populations étudiées	EUT δ (aversion au risque)	CPT λ (aversion à la perte)	CPT γ (distorsion des probabilités)	Contexte de l'étude (i.e. ordre de présentation)	Études
Capucins bruns	0.68	2.29	0.83	Gains	Pelé et al. (2014)
Capucins bruns	0.82	-	-	Aléatoire	Romain et al.
Macaque Rhésus	0.93	-	-	Aléatoire	Yamada et al. (2013)
Macaques de Java	1.02	0.91	0.79	Gains	Pelé et al. (2014)
Macaques de Tonkean	0.82	0.85	0.96	Aléatoire	Romain et al.
Orang-outans	0.65	2.12	0.91	Gains	Pelé et al. (2014)
Orang-outans	0.91	0.85	0.85	Aléatoire	Romain et al.
Gorilles	0.68	1.14	0.89	Aléatoire	Romain et al.
Chimpanzés	0.58	1.41	0.90	Aléatoire	Romain et al.
Bonobos	0.50	1.59	0.94	Aléatoire	Romain et al.
Enfants 3-4 ans	0.09	2.61	0.83	Gains	Romain et al.
Enfants 3-4 ans	0.07	2.30	0.86	Pertes	Romain et al.
Enfants 3-4 ans	0.07	2.21	0.85	Aléatoire	Romain et al.
Enfants 5-8 ans	0.39	1.37	0.86	Gains	Romain et al.
Enfants 5-8 ans	0.22	1.82	0.85	Pertes	Romain et al.
Enfant 5-8 ans	0.38	1.99	0.86	Aléatoire	Romain et al.
Étudiants	0.58	0.79	1.16	Aléatoire	Romain et al.
Etudiants		1.42			Zeisberger et al. (2012)
Etudiants		1.39			Vrecko & Langer (2013)
Etudiants (économie)		1.69			Abdellaoui et al. 2007
Etudiants		1.16			Glökner & Pachur (2012)
Adultes	0.76	1.55	1.03	Aléatoire	Romain et al.
Adultes		2.25		Gains / Pertes	Kahneman & Tversky (1992)
Adultes		1.58			Booij et al. (2009)
Adultes		1.78			Toubia et al. (2013)
Adultes (financiers)		1.31			Abdellaoui et al. (2013)

2.2. Aversion au risque

Rappelons en préambule qu'un coefficient d'aversion au risque égal à 1 indique une neutralité face au risque, alors qu'un coefficient supérieur à 1 indique une attraction pour le risque et inférieur à 1 une aversion au risque. Si l'on regarde le tableau 2, aucune espèce n'est globalement attirée par le risque. En contexte aléatoire, les espèces les plus neutres face au risque sont les capucins, les macaques et les orangs-outans. Bien qu'il soit prématuré de conclure au-delà de notre contexte expérimental, on ne peut s'empêcher de remarquer que plus une espèce est phylogénétiquement proche de l'Homme, plus le coefficient d'aversion au risque est proche du nôtre, comme chez les gorilles, bonobos et chimpanzés, pour lesquels une augmentation graduelle est observée.

Quel que soit le contexte initial dans lequel le sujet est testé (gains, pertes ou aléatoire), l'être humain est l'espèce qui fait preuve du coefficient d'aversion au risque le plus élevé. Les coefficients les plus forts d'aversion au risque sont observés chez les enfants les plus jeunes (3 et 4 ans). Cependant, puisqu'ils ne jouent que très peu, et que beaucoup n'ont pas compris la tâche, l'application de ces modèles, dans ce cas précis, n'offre peut-être pas une information pertinente. Si l'on ne s'attache qu'aux résultats des 5-8 ans, qui eux ont compris la tâche, les enfants restent particulièrement averses au risque comparés aux adultes, et cet effet peut être augmenté si les enfants commencent l'expérience en condition de pertes.

Comment expliquer l'aversion au risque ? Une aversion marquée au risque ne peut provenir de lacunes cognitives (en termes de raisonnement ou d'évaluation de probabilités par exemple) car si tel était le cas, les coefficients les plus forts se retrouveraient certes chez les enfants les plus jeunes mais également chez des espèces les plus éloignées en termes de performances cognitives de l'Homme. Hors ce n'est pas ce que l'on observe. On ne peut écarter un effet de maturation des compétences cognitives sur l'expression de l'aversion au risque chez les enfants (Paulsen *et al.*, 2011, 2012). Mais en ce qui concerne les sujets adultes, l'expression de l'aversion au risque pourrait refléter une caractéristique universelle pour l'espèce (indépendamment des performances cognitive en termes de raisonnement) et provenir d'une histoire évolutive ancienne partagée avec quelques-unes des espèces les plus proches de la nôtre.

2.3. Aversion aux pertes

Les résultats concernant l'aversion aux pertes indiquent une tendance similaire à celle observée concernant l'aversion au risque. Pour mémoire, un lambda égal à 1 indique une neutralité face aux pertes tandis qu'un lambda supérieur à 1 indique une aversion aux pertes. Les orangs-outans sont les seuls grands singes pour lesquels le paramètre d'aversion à la perte a été mesuré dans deux conditions différentes, et les résultats passent d'un extrême à l'autre. Ils étaient en effet particulièrement averses à la perte lorsque placés en condition de gains en début d'expérience ($\lambda = 2,25$), et cette tendance s'est complètement inversée une fois testés en condition aléatoire ($\lambda = 0,85$). Cette question a très peu été traitée chez les primates et nous ne disposons donc que de peu d'éléments de comparaison, cependant, d'après ce résultat, l'aversion à la perte chez les primates non humains pourrait être très fortement affectée par le contexte. Il faudra donc vérifier ce point lors d'études complémentaires.

On observe un gradient identique à celui décrit pour l'aversion au risque : les macaques et orangs-outans ne présentent pas d'aversion à la perte marquée (en contexte aléatoire), tandis que les gorilles, chimpanzés et bonobos présentent une aversion à la perte. Là encore, la valeur des paramètres observés chez les chimpanzés et bonobos est proche de celle calculée chez les adultes et sont les plus élevées. Cependant, il faut noter qu'une variabilité interindividuelle a été observée et les espèces ne diffèrent pas significativement entre elles.

Les adultes sont généralement considérés comme étant averse aux pertes, c'est-à-dire qu'ils ressentent une perte plus intensément qu'un gain. Lors de nombreuses études menées chez l'humain, les gains et pertes mises en jeu correspondent souvent à des gains monétaires (Brooks & Zank, 2004; Schmidt & Traub, 2002; Vieider, 2009). Dans ce travail, l'objectif était de vérifier si cette aversion à la perte était dépendante d'une représentation monétaire (indiquant une origine culturelle) ou si cette aversion était déjà observée même dans le cas de gains et pertes non monétaires. Pour vérifier cela, nous avons utilisé de la nourriture en tant que récompenses. Globalement, les adultes montrent une aversion à la perte, et la valeur de ce paramètre ($\lambda = 1,55$) est comparable à plusieurs études expérimentales récentes (respectivement $\lambda = 1,43$, $\lambda = 1,38$, $\lambda = 1,58$, $\lambda = 1,60$ (Schmidt & Traub, 2002) (Harrison & Rutström, 2008) (Booij *et al.*, 2009) (Abdellaoui *et al.*, 2008). Ces observations, ainsi que nos résultats montrent que les individus considèrent la valeur d'une perte comme environ une fois et demie supérieure à celle d'un gain en situation risquée. Ces résultats sont d'autant plus

intéressants puisque l'estimation de Tversky et Kahneman (1992) de 2,25, qui a servi de point de référence quant à l'estimation de l'aversion aux pertes pour de nombreux chercheurs (Booij *et al.*, 2009) ne correspond pas aux estimations récentes, avec des valeurs en général inférieures à 2. Cette tendance à l'aversion à la perte se retrouve également chez les enfants, qui se sont même montrés plus sensibles aux pertes que les adultes.

Les résultats obtenus chez les étudiants sont pour le moins surprenant puisqu'ils présentent une tendance inverse, avec un coefficient d'aversion à la perte nettement inférieur à 1 ($\lambda = 0,79$). Ces résultats sont très différents de ceux obtenus sur les étudiants de premier cycle ou d'université testés par ailleurs (voir par exemple Vrecko & Langer, 2009; Zeisberger *et al.*, 2010), avec respectivement 1,39 et 1,42 pour les étudiants). Ici, les étudiants étaient principalement des jeunes filles étudiantes en psychologie. On peut donc se demander si dans ce cas, la valeur subjective attribuée par les participants aux récompenses proposées (de la nourriture) pourrait être différente dans ce groupe comparé à une moyenne de population étudiante. En effet, d'autres études ont mis en évidence que l'aversion aux pertes pouvaient dépendre de nombreux facteurs tels que l'âge, le revenu, la richesse (Gächter *et al.*, 2010). Les jeunes femmes sont plus sujettes à des troubles de l'alimentation que les autres catégories de population (Favaro *et al.*, 2003) et il est possible que notre approche méthodologique (i.e. l'utilisation de biscuits sucrés) n'ait pas été des plus adéquates dans ce cas.

Ainsi, notre méthodologie ne semble pas être inadaptée de manière générale (puisque les résultats obtenus chez les autres groupes de populations sont cohérents avec la littérature) mais pourrait l'être pour ces étudiants. Il paraît donc nécessaire de tester d'autres populations d'étudiants avec cette méthode, et notamment avec un sex-ratio plus équilibré. Ce résultat surprenant permet néanmoins de rappeler la nécessité de diversifier les groupes étudiés chez les adultes.

De la même manière que le coefficient d'aversion au risque, l'aversion à la perte pourrait être un héritage ancestral commun aux primates. Cependant, une forte variabilité individuelle semble également en jeu pour ce paramètre. Nous manquons pour l'instant de données et d'éléments de comparaison entre les espèces et les contextes, pour conclure sur ce point.

2.4. Distorsion des probabilités

Chez toutes les espèces et quelles que soient les conditions de test, la distorsion des probabilités reste assez stable et peu marquée (une valeur de 1 indique qu'il n'y a pas de

distorsion). Les primates non humains et les enfants ont tendance à surestimer les faibles probabilités et sous-estimer les fortes probabilités (valeur du paramètre $\gamma < 1$), ce qui peut en partie expliquer que les sujets continuent à jouer même lorsque la loterie offre 1 chance de gagner contre 5 chances de perdre. Les adultes ne semblent pas être affectés par cette distorsion - puisque la valeur calculée est de 1,03 - tandis que les étudiants se démarquent et sous-estiment les faibles probabilités tout en surestimant les fortes probabilités lors de leur prise de décision (valeur du paramètre $\gamma > 1$). En dehors de ce groupe qui n'est peut-être pas représentatif de la population de cette classe d'âge (d'autres expériences nous le dirons), on remarque que la distorsion de probabilités observées dans d'autres expériences (Harbaugh *et al.*, 2002; Vrecko & Langer, 2009; Zeisberger *et al.*, 2010) n'est que très peu observée ici. Cependant, lors des études en économie expérimentale, les choix virtuels permettent d'intégrer des plus grands nombres et ainsi des plus grandes variations au niveau des probabilités : par exemple, un individu peut avoir le choix entre obtenir une chance sur 100000 voire même 1 million de gagner une somme importante (comme au jeu de loto par exemple). Pour vérifier si les individus sont prêts à parier dans le cas d'une chance sur un million il nous faudrait ... 1 million de coupelles. Sans aller jusque-là, il serait néanmoins intéressant de modifier le dispositif expérimental pour proposer au sujet des choix qui permettent de plus grande variations de probabilités et ainsi qui serait peut-être plus adéquat pour détecter cette erreur, si elle est présente.

2.5 Autres biais cognitifs

- *Effet main chaude*

En situation risquée, les singes et grands singes ont été positivement influencé par les récompenses déjà obtenues (« plus je gagne, plus je joue »), ce qui avait déjà été observé dans l'étude de Pelé et collaborateurs (2014). Cette observation correspond à l'« effet main chaude », bien connu chez l'être humain. Des recherches récentes sur la fonction ultime de ce phénomène, suggèrent que plutôt qu'une simple erreur cognitive qui se produirait seulement dans les sports ou dans le milieu financier, ce phénomène pourrait lui aussi avoir une origine évolutive ancienne lié à la recherche de sources de nourriture (Wilke & Barrett, 2009; Wilke & Todd, 2012). En effet, le type de plantes ou les animaux dont se nourrissent les primates sont rarement distribués d'une manière purement aléatoire dans leur environnement naturel,

car les organismes individuels ne sont pas indépendants les uns des autres (Hutchinson & Gigerenzer, 2005; Taylor, 1961; Taylor *et al.*, 1978). Ainsi, lorsqu'un individu cherche à prédire le meilleur site de ressources, se baser sur des ressources déjà connues (et leurs caractéristiques) peut fournir des meilleures prédictions qu'une recherche totalement aléatoire. De plus, face à des séquences d'événements indépendants et équiprobables, même si l'effet main chaude ne se révèle pas particulièrement efficace, il ne conduit pas non plus à une diminution des performances, puisque dans ce cas toutes les stratégies vont produire des performances d'un niveau de hasard (Scheibehenne *et al.*, 2011). Ce qui a été considéré comme une erreur systématique dans les mécanismes de prise de décision pourrait se révéler être une caractéristique de conception de notre système cognitif, pour nous aider à estimer les emplacements des ressources de nourriture dans des environnements physiques (Blanchard *et al.*, 2014). Alors que de précédentes études ont montré un l'effet main chaude seulement chez les macaques rhésus (seule espèce testée dans ces études) (Blanchard *et al.*, 2014; Heilbronner & Hayden, 2013), notre étude met en évidence que cette effet est présent chez un plus grand nombre d'espèces de primates, que ce soit les singes ou les grands singes, ce qui soutient l'hypothèse d'une origine évolutive ancienne et de la valeur adaptative de ce phénomène chez les primates.

Curieusement, cet effet n'a pas été observé dans notre étude chez les jeunes enfants. Ceci pourrait s'expliquer par leur mauvaise perception des probabilités : en effet, chez les adultes, ce biais correspond à une mauvaise indépendance des loteries et donc une perception incorrecte des probabilités. Les plus jeunes étant incapables d'appréhender les probabilités, ils pourraient donc être indifférents à ce phénomène.

- *Effet de dotation & effet argent du ménage*

Dans notre paradigme, les individus recevaient au début de chaque essai un morceau de gâteau, qu'ils pouvaient garder ou mettre en jeu (échanger). Cette dotation initiale, qui a l'avantage d'avoir un effet incitatif et également de placer les individus en situation de perte potentielle, peut néanmoins conduire à deux biais, connus chez l'Homme : l'effet de dotation et l'effet « argent du ménage ».

On parle d'effet de dotation lorsqu'un individu surestime la valeur du bien qu'il possède par rapport à sa valeur réelle (et notamment par rapport à la valeur à laquelle il serait prêt à

l'acquérir). Dans ce cas, les individus ont plus de difficultés à se séparer de ce qu'ils possèdent. Cet effet a été étudié chez l'être humain, mais toujours en attribuant une valeur monétaire aux objets en question (Boven *et al.*, 2003; Kahneman *et al.*, 1990). À l'inverse, on parle d'effet « argent du ménage » lorsqu'un individu est plus prêt à jouer avec l'argent qu'il vient de recevoir plutôt qu'avec celui qui lui appartient. Nos résultats montrent que les individus étaient prêts à choisir l'option risquée (et donc remettre en jeu leur donation initiale) plus de 50% du temps en moyenne au cours d'une session. On pourrait donc penser que les individus étaient sujets à un effet « argent du ménage » plutôt qu'à un « effet de dotation ». La méthodologie utilisée ne nous permet pas d'écarter cette possibilité, mais il n'en reste pas moins que les choix des individus étaient basés sur un raisonnement analytique (i.e. utilisation des probabilités, tentatives d'inférences) et ne peuvent donc pas uniquement être expliqués grâce à ce biais.

Dans le cas particulier de la situation d'ambiguïté, la propension des sujets à jouer alors qu'aucune grande récompense n'était visible suggère que les sujets pourraient avoir fait preuve d'optimisme (Krizan & Windschitl, 2007; Volz & Gigerenzer, 2012; Xiong, 2014). Cet optimisme pourrait soit être le résultat soit avoir été accentué par un effet argent du ménage. Il reste néanmoins difficile de contrôler et mesurer ces effets chez des primates non humains, mais modifier la taille de la dotation initiale (par exemple en augmentant la taille pour diminuer la différence entre dotation initiale / grande récompense et augmenter le ratio petite récompense / dotation initiale) pourrait aider à analyser ce problème. En effet, si les individus se montrent toujours aussi enclins à jouer, alors que la valeur de la dotation augmente, un effet argent du ménage pourrait en être la cause. On peut également imaginer une étude contrôlée où l'individu aurait à apporter un objet / de la nourriture déjà en sa possession pour pouvoir jouer, bien que cela ne soit pas forcément simple à mettre en place avec des primates non humains. Pour les primates non humains, faire intervenir ces effets dans l'interprétation de leurs réponses reste pour l'instant un exercice spéculatif.

3. Approches complémentaires

3.1. Tempérament et émotions

Dans ce travail, nous n'avons pas pu évaluer directement ou mesurer l'impact de la personnalité (ou « tempérament ») sur le comportement d'échange des individus testés. Ceci

est en partie dû à des contraintes méthodologiques, puisqu'il n'existe actuellement pas de méthodologie satisfaisante pour comparer singes, grands singes, enfants et adultes de manière simple et efficace (Freeman & Gosling, 2010; Gosling, 2001; Herrmann *et al.*, 2011). La personnalité désigne les différences comportementales interindividuelles observées au sein d'une espèce, et qui sont stables au cours du temps et à travers les situations et les contextes (Dingemanse & Réale, 2005; Gosling & John, 1999; Réale *et al.*, 2007). De nombreuses études concernant la personnalité (ou « tempérament ») ont été menées chez l'Homme par des psychologues, mais également chez de nombreuses espèces, que ce soit chez les Mammifères ou chez les Oiseaux (Gosling & John, 1999; Gosling, 2001). Bien que des questionnaires pour évaluer la personnalité aient été créés récemment pour des primates non humains (Briffa & Weiss, 2010; Freeman & Gosling, 2010), aucune étude n'a encore cherché à mettre en relation personnalité et prise de décision chez les primates non humains.

Chez l'Homme, au contraire, dès 1959, Scodel et collaborateurs ont cherché à savoir si la personnalité d'un individu pouvait prédire son attitude et ses choix en situation risquée (Scodel *et al.*, 1959). La plupart des études ne permettent pas de conclure, même si certains traits peuvent être caractéristiques des préférences observées (par exemple la timidité est souvent corrélée à une aversion au risque), et la validité de cette approche reste largement discutée (Lauriola & Levin, 2001; Lauriola *et al.*, 2005, 2007; Levin & Hart, 2003; Lönnqvist *et al.*, 2014). Chez les enfants, peu d'études ont lié tempéraments et prise de décision ou préférences face au risque. L'étude menée par Levin et collaborateurs a pourtant mis en évidence d'une part un effet de la personnalité sur la prise de décision et d'autre part une stabilité de cet effet au cours de l'enfance (Levin & Hart, 2003, 2007). Ainsi, les différences individuelles font probablement partie du processus sous-jacent de la prise de décision en situation risquée.

De manière anecdotique, les réactions de certains grands singes, notamment chez les orangs-outans et les chimpanzés, observées au cours des différentes études, montrent que les individus ne réagissent en effet pas tous de la même façon lorsqu'ils reçoivent un gain ou une perte. Certains ont jeté la récompense obtenue (lorsqu'elle n'était pas celle espérée), ont essayé de la rendre à l'expérimentateur, et certains sont même allés jusqu'à cracher sur l'expérimentateur. Ces réactions, bien que non quantifiées (mais notées au cours des sessions), étaient fréquemment observées lorsque les chances de gains étaient élevées dans

les loteries (par exemple 4 à 5 chances de gagner pour 1 à 2 chances de perdre) et que l'individu recevait une petite récompense. Cela pourrait traduire un effet de frustration, et/ou être lié à la personnalité des individus. De plus, une récente étude a montré que les bonobos et les chimpanzés exprimaient des comportements négatifs lorsqu'ils recevaient des petites récompenses plutôt que les grandes (Rosati & Hare, 2013). Dans cette étude, les bonobos ajustaient leurs comportements en fonction des résultats obtenus précédemment (et des émotions exprimées), ce qui n'était pas le cas chez les chimpanzés.

3.2. Espèce ou individu ?

Il est parfois délicat de savoir si les conclusions s'appliquent aux individus ou si elles sont généralisables à l'échelle de l'espèce, ou même simplement du groupe d'âge ou de la catégorie socioprofessionnelle. En effet, particulièrement chez les humains, une variation interindividuelle importante existe fréquemment (Kerr & Zelazo, 2004). De plus, chez les primates non humains, de nombreuses études sont menées sur des petits groupes d'individus (souvent les mêmes), et pour autant les conclusions – parfois contradictoires – sont couramment réalisées au niveau de l'espèce. L'exemple des études d'Heilbronner et collaborateurs (2008) et d'Haun et collaborateurs (2011) à ce titre est frappante : 5 bonobos ont été testés, il s'agit du même groupe et des mêmes individus dans les deux études : la première étude conclut que les bonobos sont averses au risque et que cela est dû à leur écologie, la seconde conclut que les bonobos sont riscophiles. Ainsi, pour éviter des interprétations qui ne s'avèrent pas toujours correctes, il est important de distinguer deux situations : lorsque l'on parle de l'espèce, il s'agit de ce qu'un animal est capable de faire (par exemple, possède-t-il telle ou telle compétence ?), mais lorsque l'on parle de ce qu'ils font ou feraient (dans leur environnement habituel), il faut parler de l'individu. Il paraît donc pertinent de dire que les singes et grands singes sont capables d'estimer des probabilités, ou en tout cas de pondérer les coûts et bénéfices attendus dans une situation risquée, mais il peut être incorrect de dire que les bonobos sont averses au risque : une majorité des individus testés s'est montrée averses au risque dans la situation présentée (puisque les préférences des sujets peuvent être également influencé – entre autres - par des effets de présentations, et qu'il existe potentiellement des variations interindividuelles importantes). Afin de mieux prendre en compte les variations inter-individuelles, il serait intéressant de pouvoir faire le lien entre

résultats individuels et personnalité des sujets. De plus, il n'empêche pas que des types de personnalités existent plus fréquemment chez une espèce que chez une autre. Par exemple, les macaques de Tonkéoan sont généralement plus tolérants que les macaques rhésus (Thierry, 2007), et on peut se poser la question de l'influence de ces caractéristiques intrinsèques quant à la compréhension et l'expression de leurs réponses dans différentes tâches cognitives.

3.3. Effet social

Les primates sont des animaux très sociaux dans lesquels les membres du groupe peuvent influencer le comportement de leurs congénères selon le contexte social (Clay & de Waal, 2013; Schmelz *et al.*, 2011; Slocombe & Zuberbu, 2007; Michael Tomasello & Call, 1994), bien que les mécanismes à l'origine de cette influence et l'étendue de cette influence restent encore méconnus et méritent de plus amples recherches (Brosnan *et al.*, 2013; Proctor, 2012). Les comportements d'un individu en situation risquée ou ambiguë pourraient être affectés par les congénères, le système social de l'espèce en question, mais également le système de reproduction, les comportements alimentaires, la pression de prédation, etc. Les chimpanzés et les bonobos apparaissent plus enclins à choisir l'option risquée lorsqu'ils se trouvent dans un contexte de compétition, tandis que dans un contexte de jeu, leurs choix ne varient pas par rapport à ceux effectués dans un contexte neutre (Rosati & Hare, 2012)

Pour éviter des facteurs confondants, j'ai ainsi testé les sujets de façon individuelle plutôt qu'au sein de leur groupe. Cependant, en ce qui concerne les situations d'ambiguïtés, le sujet ne dispose que d'une information partielle, et l'impact d'un congénère pourrait être des plus intéressants : si ce dernier possède l'information complète, l'individu va-t-il modifier sa stratégie en fonction de ce que semble savoir son partenaire ou préférera-t-il se concentrer sur l'information qu'il détient directement ? On peut également se demander si l'individu pourrait suivre le comportement d'un congénère plutôt que d'un autre, en fonction de son expérience, ou de son statut social par exemple.

Chez les enfants, les capacités à interagir avec ses pairs se développent au cours de la deuxième année et les capacités à nouer des relations sociales se développent de manière accrue vers 4-5 ans (Bjorklund & Pellegrini, 2000; Siegler, 2007). Dans mon étude, bien que les enfants testés ne soient pas familiers avec l'expérimentateur, les enfants ont accepté de s'engager dans les différentes transactions (Articles 2 et 5). Les résultats obtenus indiquent

que la maîtrise de la compréhension des états mentaux vers 4-5 ans pourrait également jouer un rôle important dans l'amélioration des performances économiques des enfants. Une meilleure compréhension des autres représente pour l'enfant un moyen efficace de déterminer si le partenaire est digne de confiance et de détecter d'éventuelles tricheries de sa part. De plus, on sait que le milieu social (fratrie, interactions avec les parents, etc.) accélère le développement de certaines capacités cognitives, comme par exemple la théorie de l'esprit et la détection de la tromperie (Baillargeon *et al.*, 2010; Cicirelli, 1975; Jiao *et al.*, 1986; Miller & Maruyama, 1976; Runco & Bahleda, 1986; Stone *et al.*, 2007), compétences qui peuvent être avantageuses pour appréhender plus rapidement le rôle que le partenaire va jouer au cours de la transaction, évaluer sa fiabilité afin de maximiser ses bénéfices. De la même façon, les enfants parlant régulièrement de l'économie avec leurs parents pourraient ainsi appréhender plus rapidement les notions de pertes et de bénéfices. Une part des variations concernant les performances observées chez les enfants pourraient donc être due à l'environnement social, et à la présence/absence de fratrie.

4. Conclusions & perspectives

L'approche interdisciplinaire utilisée dans ce travail a permis de mettre en évidence que de nombreux mécanismes sous-tendant la prise de décision chez l'Homme existent chez d'autres espèces de primates. Comme nous, les singes et grands singes font appel à des processus cognitifs complexes, flexibles et peuvent être sujets à l'erreur lorsqu'ils s'engagent dans un choix. Néanmoins, ce travail a également permis de souligner que tous les individus et toutes les espèces ne sont pas impactées par le contexte (risque ou ambiguïté, effet de présentation) de la même façon, et l'utilisation des modèles économiques nous a permis de quantifier certains de ces effets.

Nos résultats sont surprenants puisqu'il est rare, parmi les études comparatives chez les primates, que les singes et grands singes aient des performances similaires à celles des enfants de 5 ans. En général, les compétences observées sont plutôt, pour les grands singes par exemple, similaires à celle d'un enfant de 2 ou 3 ans (Suddendorf & Whiten, 2001; Tomasello & Herrmann, 2010). Les grands singes présentent en général des compétences similaires en ce qui concerne leur aptitude à traiter le monde « physique », que ce soit la disposition

d'objets dans l'espace, l'estimation de quantités ou les relations de causalités (permanence d'un objet par exemple). Mais dès l'âge de 2 ans, les enfants montrent des aptitudes cognitives beaucoup plus sophistiquées que les primates non humains pour appréhender leur monde social en termes d'intention, d'apprentissage social, et de communication avec ses congénères (Moll & Tomasello, 2007; Warneken *et al.*, 2006) .

La différence essentielle ici peut être due à la représentativité du contexte et de ses conséquences possibles, et à la perception qu'en avait le sujet. Lors de ce travail, je me suis attachée à évaluer les mécanismes cognitifs et les stratégies utilisées par les individus en situation risquée ou ambiguës. Chez les primates non humains, ces situations peuvent être perçues de façon similaire à des situations de recherche de nourriture / évitement de prédation, ou de conflits où la survie de l'individu est en jeu. Dans ce cas, un individu augmentera ses chances de survie s'il est capable d'estimer les coûts et bénéfices de ses actions en intégrant d'une part l'expérience acquise et d'autre part les spécificités de la situation rencontrée à l'instant t. Grâce à la mémorisation des conséquences des choix précédents dans un contexte similaire, un individu peut enrichir son évaluation. Cela n'exclut pas pour lui la nécessité de rester attentif à la situation rencontrée à l'instant t, et d'être capable de réagir rapidement en cas de retournement de situation (telle que l'arrivée d'un prédateur ou la nécessité de trouver rapidement une autre ressource). D'un point de vue évolutif, même si l'individu ne perçoit pas son univers en tant qu'univers probabilisable, l'estimation des probabilités (coûts / bénéfices) semble donc avoir une valeur adaptative non négligeable. Ces capacités se traduisent par une réponse comportementale flexible et ajustable en fonction de la situation rencontrée. Dans nos expériences, gagner ou perdre de la nourriture – bien que n'ayant pas des conséquences aussi désastreuses que la prédation ou la rareté de la ressource – a cependant incité les primates à exprimer ce type de compétences. Les enfants quant à eux se trouvent plus fréquemment dans des contextes d'interactions sociales, plutôt que dans des situations isolées et dangereuses pour leur survie (ils ne sont pas soumis à la prédation, et généralement, en cas de danger, un adulte est là pour les surveiller ou les mettre en garde). Ainsi, ils n'ont pas besoin d'être aussi réactifs ou aussi compétents dans ce type de situation. Notre protocole était le plus simple possible, et pourtant les plus jeunes n'ont pas compris. Dans la plupart des études menées chez les enfants, les protocoles sont plus complexes (plusieurs étapes avant d'effectuer le test réel) et la durée de l'expérience

peut aller jusqu'à une heure. On peut donc se demander ce que les plus jeunes enfants ont compris des situations présentées lors de ces études. Il paraît nécessaire de favoriser des protocoles simples, quitte à utiliser une répétition des essais, ce qui permettra également de mesurer l'influence de l'expérience dans leurs décisions.

Récemment, des économistes ont mis en évidence des écarts entre les choix des individus réalisés en se basant sur une description (les conséquences de leurs choix sont décrites explicitement) ou après expérience (les conséquences de leur choix sont apprises au fur et à mesure du jeu) (Abdellaoui *et al.*, 2011; de Palma *et al.*, 2014; Teoderescu *et al.*, 2013). Lorsque les individus doivent effectuer un choix basé sur la description d'une situation, ils présentent généralement une hypersensibilité aux événements rares (c'est-à-dire qu'ils surpondèrent les probabilités de ces événements). Au contraire, lorsque les individus effectuent un choix basé sur l'expérience d'une situation, ils présentent généralement une hypo-sensibilité à ces événements (ils sous-estiment les chances de réalisation de ces événements). La participation de primates non humains – et plus généralement l'utilisation de tâches non verbales – impliquent que les sujets apprennent le paradigme par expérience, tandis que chez l'être humain, le nombre limité de répétitions pourrait être interprété comme une situation de choix descriptifs. De futures études basées sur l'expérience chez l'Homme sont nécessaires pour vérifier cette possible influence, même si ceci n'a pas été détectable dans nos expériences.

Bien que les situations risquées telle que définies en économie ne soient pas toujours représentatives des situations rencontrées dans la vie quotidienne, cette approche est intéressante puisqu'elle permet d'offrir un cadre d'étude et des outils de mesure (notamment grâce aux modèles économiques), des erreurs les plus documentés chez l'Homme, à savoir l'aversion au risque et l'aversion à la perte. Ainsi, elle peut constituer une approche standardisée pour comparer les espèces étudiés (Hammerstein & Hagen, 2005). En utilisant des paradigmes simples tel que celui utilisé ici, on peut également penser à intégrer des espèces phylogénétiquement plus éloignées de l'Homme, comme par exemple les corvidés ou les canidés, afin de préciser les conditions de l'émergence des comportements économiques, et des phénomènes tels que l'aversion à la perte, l'aversion au risque ou encore les effets de présentation et erreurs de jugement.

Chez les primates non humains, intégrer des espèces ayant des règles de vie sociale et des écologies différentes permet également d'évaluer comment le contexte socio-écologique peut façonner – ou au contraire ne pas être un facteur principal - différents comportements et/ou compétences cognitives.

Face au risque, les attitudes des adultes, que les gains soient monétaires ou non sont similaires. Ces nouveaux éléments nous encouragent à effectuer de manière plus systématique des études comparatives, que ce soit avec des enfants ou d'autres espèces. Par exemple, la prise de décision en situation ambiguë chez les enfants reste peu étudiée, il serait maintenant intéressant de réaliser une étude similaire à celle effectuée avec les singes et les grands singes. Nos résultats concernant l'absence d'aversion à l'ambiguïté chez les primates non humains contrastent largement avec les études réalisées précédemment, ce qui nécessite d'être d'une part vérifié, en répliquant cette étude par exemple chez d'autres groupes. D'autre part, ces résultats suggèrent que comme chez les humains, l'aversion à l'ambiguïté pourrait être très variable selon le domaine (gains ou pertes) (Santos & Platt, 2014; Wakker, 2010). De plus, il semblerait que les singes et les grands singes ont ici essayé de réduire le degré d'ambiguïté de la situation. Chez l'être humain, de récentes études en économie expérimentale ont montré que certains individus sont prêts à payer pour réduire l'ambiguïté d'une situation avant de faire leur choix (Attanasi & Montesano, 2011; Attanasi *et al.*, 2014; Snow, 2010). Il serait donc intéressant de tester cette possibilité chez les primates. Il est également nécessaire d'intégrer la dimension sociale, et d'étudier l'influence des congénères en situation d'ambiguïté.

Concernant l'ambiguïté, nous n'avons pas utilisé de modèles économiques, bien plusieurs modèles spécifiques à l'ambiguïté aient été récemment proposés par des économistes (Abdellaoui & Wakker, 2005; Klibanoff *et al.*, 2005; Siniscalchi, 2009) ; ces modèles présentent encore un certain nombre de limites qui peut les rendre parfois délicats à mettre en application. Wakker (2010), a mis en avant que la théorie des perspectives (CPT), formulée par Kahneman & Tversky (1992), pouvait aussi bien s'appliquer dans le domaine du risque que dans le domaine de l'incertitude. Bien que nous ne l'ayons pas appliqué dans le présent travail, il serait intéressant de confronter nos données à ce type de modèle.

Enfin, les résultats de ce travail ne permettent pas de conclure sur un effet culturel possible : les enfants étaient tous européens et scolarisés dans un même pays (Écosse). Des études récentes ont montré que certains résultats obtenus chez des enfants de moins de 6 ans, par exemple dans des tâches utilisant des représentations symboliques (Callaghan *et al.*, 2011), ou encore le test de reconnaissance du miroir (Broesch *et al.*, 2010) variaient selon leurs origines culturelles. Pour mesurer les influences de l'école, de la pression sociale (société moderne occidentale dans lequel les échanges commerciaux et les comportements économiques sont très présents), il serait nécessaire d'étudier d'autres populations ayant des cultures différentes, afin d'évaluer dans quelle mesure les résultats obtenus dans ce travail sont universaux. Il en est de même pour les adultes : les résultats – contraires à ceux attendus - obtenus chez les étudiant(e)s pourraient s'expliquer par une population particulière, et nécessitent d'être vérifiés. Actuellement, la plupart des études en économie et en psychologie sont réalisées chez des populations occidentales uniquement (« Western, Educated, Industrialized, Rich, and Democratic » ou « WEIRD » societies), qui ne sont pas forcément représentatives de la population mondiale (Henrich *et al.*, 2010). Ainsi, concernant les mécanismes cognitifs, les futures recherches doivent s'atteler à élargir nos approches à une plus grande diversité de populations (Gunz *et al.*, 2010). Une approche culturelle, ontogénétique et phylogénétique représente une étape cruciale pour une meilleure compréhension des comportements observés chez l'animal et chez l'Homme.

Références bibliographiques

- Abdellaoui, M., Bleichrodt, H., & Kammoun, H. (2013) Do financial professionals behave according to prospect theory? An experimental study. *Theory and Decision*, **74**, 411–429. doi:10.1007/s11238-011-9282-3
- Abdellaoui, M., Bleichrodt, H., & L'Haridon, O. (2008) A tractable method to measure utility and loss aversion under prospect theory. *Journal of Risk and Uncertainty*, **36**, 245–266. doi:10.1007/s11166-008-9039-8
- Abdellaoui, M., L'Haridon, O., & Paraschiv, C. (2011) Experienced vs. Described Uncertainty: Do We Need Two Prospect Theory Specifications? *Management Science*, **57**, 1879–1895. doi:10.1287/mnsc.1110.1368
- Abdellaoui, M., & Wakker, P. P. (2005) The Likelihood Method for Decision under Uncertainty. *Theory and Decision*, **58**, 3–76. doi:10.1007/s11238-005-8320-4
- Addessi, E., Crescimbene, L., & Visalberghi, E. (2008) Food and token quantity discrimination in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, **11**, 275–82. doi:10.1007/s10071-007-0111-6
- Aïte, A., Cassotti, M., Rossi, S., *et al.* (2012) Is human decision making under ambiguity guided by loss frequency regardless of the costs? A developmental study using the Soochow Gambling Task. *Journal of Experimental Child Psychology*, **113**, 286–94. doi:10.1016/j.jecp.2012.05.008
- Allais, M. (1953) Le comportement de l'homme rationnel devant le risque: critique des postulats et axiomes de l'école américaine. *Econometrica: Journal of the Econometric Society*, **21**, 503–546.
- Andersen, S., Harrison, G. W., Lau, M. I., *et al.* (2008) Eliciting Risk and Time Preferences. *Econometrica*, **76**, 583–618. doi:10.1111/j.1468-0262.2008.00848.x
- Apicella, C. L., Azevedo, E. M., Christakis, N. A., *et al.* (2014) Evolutionary Origins of the Endowment Effect: Evidence from Hunter-Gatherers. *American Economic Review*, **104**, 1793–1805. doi:10.1257/aer.104.6.1793
- Arrow, K. (1971) *Essays in the Theory of Risk Bearing*. Markahn Publishing Co.
- Astington, J. W., & Jenkins, J. M. (1995) Theory of mind development and social understanding. *Cognition & Emotion*, **9**, 151–165. doi:10.1080/02699939508409006
- Attanasi, G., Gollier, C., Montesano, A., *et al.* (2014) Eliciting ambiguity aversion in unknown and in compound lotteries: a smooth ambiguity model experimental study. *Theory and Decision*, **77**, 485–530. doi:10.1007/s11238-013-9406-z
- Attanasi, G., & Montesano, A. (2011) The price for information about probabilities and its relation with risk and ambiguity. *Theory and Decision*, **73**, 125–160. doi:10.1007/s11238-011-9271-6

- Baillargeon, R., & DeVos, J. (1991) Object permanence in young infants: Further evidence. *Child Development*, **62**, 1227–1246.
- Baillargeon, R., Scott, R. M., & He, Z. (2010) False-belief understanding in infants. *Trends in Cognitive Sciences*, **14**, 110–8. doi:10.1016/j.tics.2009.12.006
- Baillargeon, R., Spelke, E. S., & Wasserman, S. (1985) Object permanence in five-month-old infants. *Cognition*, **20**, 191–208.
- Barberis, N., & Thaler, R. H. (2003) A survey of behavioral finance. In: *Handbook of the Economics of Finance* (eds Constantinides, G. M., Harris, M., & Stulz, R.), pp. 1052–1121. Elsevier Science B.V.
- Barsky, R. B., Juster, F. T., Kimball, M. S., *et al.* (1997) Preference Parameters and Behavioral Heterogeneity: An Experimental Approach in the Health and Retirement Study. *The Quarterly Journal of Economics*, **112**, 537–579. doi:10.1162/003355397555280
- Barth, J., & Call, J. (2006) Tracking the displacement of objects: a series of tasks with great apes (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo pygmaeus*) and young children (*Homo sapiens*). *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*, **32**, 239–52. doi:10.1037/0097-7403.32.3.239
- Bateson, M. (2002) Context-dependent foraging choices in risk-sensitive starlings. *Animal Behaviour*, **64**, 251–260. doi:10.1006/anbe.2002.3059
- Bateson, M. (2007) Recent advances in our understanding of risk-sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society*, **61**, 509–516. doi:10.1079/PNS2002181
- Bayless, S., & Schlottmann, A. (2010) Skill-Related Uncertainty and Expected Value in 5-to 7-Year-Olds. *Psicologica*, **31**, 677–687.
- Bechara, A., Damasio, A. R., Damasio, H., *et al.* (1994) Insensitivity to future consequences following damage to human prefrontal cortex. *Cognition*, **50**, 7–15. doi:10.1016/0010-0277(94)90018-3
- Becker, S. W., & Brownson, F. O. (1964) What price ambiguity? Or the role of ambiguity in decision-making. *The Journal of Political Economy*, 62–73.
- Beetsma, R. M. W. J., & Schotman, P. C. (2001) Measuring Risk Attitudes in a Natural Experiment: Data from the Television Game Show Lingo. *The Economic Journal*, **111**, 821–848. doi:10.1111/1468-0297.00661
- Beitz, K. M., Salthouse, T. a., & Davis, H. P. (2014) Performance on the Iowa Gambling Task: From 5 to 89 years of age. *Journal of Experimental Psychology. General*, **143**, 1677–89. doi:10.1037/a0035823

- Bellante, D., & Saba, R. P. (1986) Human capital and life-cycle effects on risk aversion. *Journal of Financial Research*, **9**, 41–51. doi:10.1111/j.1475-6803.1986.tb00434.x
- Benus, R. F. (2001) Summation and numerosness judgments of sequentially presented sets of items by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, **115**, 181–191. doi:10.1037/0735-7036.115.2.181
- Beran, M. J. (2008) Capuchin monkeys (*Cebus apella*) succeed in a test of quantity conservation. *Animal Cognition*, **11**, 109–16. doi:10.1007/s10071-007-0094-3
- Beran, M. J. (2010) Chimpanzees (*Pan troglodytes*) accurately compare poured liquid quantities. *Animal Cognition*, **13**, 641–9. doi:10.1007/s10071-010-0314-0
- Beran, M. J., & Beran, M. M. (2004) Chimpanzees remember the results of one-by-one addition of food items to sets over extended time periods. *Psychological Science*, **15**, 94–9.
- Beran, M. J., Evans, T. a, & Harris, E. H. (2008) Perception of Food Amounts by Chimpanzees Based on the Number, Size, Contour Length and Visibility of Items. *Animal Behaviour*, **75**, 1793–1802. doi:10.1016/j.anbehav.2007.10.035
- Beran, M. J., Evans, T. a, & Harris, E. H. (2009) When in doubt, chimpanzees rely on estimates of past reward amounts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 309–14. doi:10.1098/rspb.2008.1027
- Beran, M. J., Evans, T. a, & Ratliff, C. L. (2009) Perception of food amounts by chimpanzees (*Pan troglodytes*): the role of magnitude, contiguity, and wholeness. *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*, **35**, 516–24. doi:10.1037/a0015488
- Beran, M. J., Harris, E. H., Evans, T. a, *et al.* (2008) Ordinal judgments of symbolic stimuli by capuchin monkeys (*Cebus apella*) and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): the effects of differential and nondifferential reward. *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C. : 1983)*, **122**, 52–61. doi:10.1037/0735-7036.122.1.52
- Bernoulli, D. (1738) *Specimen Theoriae Novae de Mensura Sortis*.
- Bernoulli, D. (1954) Exposition of a New Theory on the Measurement of Risk. *Econometrica*, **22**, 23–36.
- Betsch, T., & Lang, A. (2013) Utilization of probabilistic cues in the presence of irrelevant information: a comparison of risky choice in children and adults. *Journal of Experimental Child Psychology*, **115**, 108–25. doi:10.1016/j.jecp.2012.11.003
- Bjorklund, D. F., & Pellegrini, A. D. (2000) Child development and evolutionary psychology. *Child Development*, **71**, 1687–708.

- Blanchard, T. C., Wilke, A., & Hayden, B. Y. (2014) Hot-hand bias in rhesus monkeys. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, **40**, 280–286.
doi:10.1037/xan0000033
- Boesch, C. (2010) Away from ethnocentrism and anthropocentrism: towards a scientific understanding of “what makes us human”. *The Behavioral and Brain Sciences*, **33**, 86–7.
doi:10.1017/S0140525X10000051
- Boesch, C., Hohmann, G., & Marchant, L. (2002) *Behavioural diversity in chimpanzees and bonobos*. (eds Boesch, C., Hohmann, G., & Marchant, L. F.). Cambridge University Press.
- Bombardini, M., & Trebbi, F. (2005) Risk Aversion and Expected Utility Theory : A Field Experiment with Large and Small Stakes .
- Booij, A. S., van Praag, B. M. S., & van de Kuilen, G. (2009) A parametric analysis of prospect theory’s functionals for the general population. *Theory and Decision*, **68**, 115–148.
doi:10.1007/s11238-009-9144-4
- Boven, L. Van, Loewenstein, G., & Dunning, D. (2003) Mispredicting the endowment effect : underestimation of owners ’ selling prices by buyer ’ s agents, **51**, 351–365.
- Bowles, S., & Hammerstein, P. (2003) Does Market Theory Apply to Biology ? Does Market Theory Apply to Biology ?
- Boyer, T. W. (2005) *The sensitivity of five- to ten-year-old children to value, probability, an*.
- Boysen, S. T., Bernston, G. G., Hannan, M. B., *et al.* (1996) Quantity-based interference and symbolic representations in chimpanzees (Pan troglodytes). *Journal of Experimental Psychology. Animal Behavior Processes*, **22**, 76–86.
- Boysen, S. T., Berntson, G. G., Shreyer, T. a, *et al.* (1995) Indicating acts during counting by a chimpanzee (Pan troglodytes). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C. : 1983)*, **109**, 47–51.
- Brase, G. L., Martinie, S., & Castillo-Garsow, C. (2014) Intuitive Conceptions of Probability and the Development of Basic Math Skills. In: *Probabilistic Thinking* (eds Chernoff, E. J., & Sriraman, B.). Dordrecht: Springer Netherlands. doi:10.1007/978-94-007-7155-0
- Briffa, M., & Weiss, A. (2010) Animal personality. *Current Biology : CB*, **20**, R912–4.
doi:10.1016/j.cub.2010.09.019
- Broesch, T., Callaghan, T., Henrich, J., *et al.* (2010) Cultural Variations in Children’s Mirror Self-Recognition. *Journal of Cross-Cultural Psychology*, **42**, 1018–1029.
doi:10.1177/0022022110381114
- Broihanne, M.-H. (2004) Prise de décision sur le marché du pari mutuel : un test empirique. *Finance*, **25**, 7–29.

- Broihanne, M.-H., Merli, M., & Roger, P. (2004) *Finance Comportementale*, Economica., p. 262.
- Brooks, P., & Zank, H. (2004) Attitudes on Gain and Loss Lotteries: A Simple Experiment. *School of Economic Studies, The University of Manchester, United Kingdom*.
- Brosnan, S. F., Beran, M. J., Parrish, A. E., *et al.* (2013) Comparative approaches to studying strategy: Towards an evolutionary account of primate decision making. *Evolutionary Psychology : An International Journal of Evolutionary Approaches to Psychology and Behavior*, **11**, 606–27.
- Brosnan, S. F., Jones, O. D., Gardner, M., *et al.* (2012) Evolution and the expression of biases: situational value changes the endowment effect in chimpanzees. *Evolution and Human Behavior*, **33**, 378–386. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2011.11.009
- Brosnan, S. F., Jones, O. D., & Lambeth, S. (2007) Endowment effects in chimpanzees. *Current Biology*, 1704–1707. doi:10.1016/j.cub.2007.08.059
- Brunner, D., Kacelnik, A., & Gibbon, J. (1992) Optimal foraging and timing processes in the starling, *Sturnus vulgaris*: effect of inter-capture interval. *Animal Behaviour*, **44**, 597–613.
- Buccioli, A., & Miniaci, R. (2011) Household Portfolios and Implicit Risk Aversion. *Review of Economics and Statistics*, **93**, 1235–1250. doi:10.2139/ssrn.1190822
- Budner, N. S. (1962) Intolerance of ambiguity as a personality variable. *Journal of Personality*, **30**, 29-50. doi: 10.1111/j.1467-6494.1962.tb02303.x
- Buelow, M. T., & Suhr, J. a (2009) Construct validity of the Iowa Gambling Task. *Neuropsychology Review*, **19**, 102–14. doi:10.1007/s11065-009-9083-4
- Bunch, K. M., Andrews, G., & Halford, G. S. (2007) Complexity effects on the children’s gambling task. *Cognitive Development*, **22**, 376–383. doi:10.1016/j.cogdev.2007.01.004
- Busby, J. G., & Suddendorf, T. (2010) Young children’s ability to distinguish past and future changes in physical and mental states. *British Journal of Developmental Psychology*, **28**, 853–870. doi:10.1348/026151009X482930
- Byrne, R. W., & Bates, L. a (2010) Primate social cognition: uniquely primate, uniquely social, or just unique? *Neuron*, **65**, 815–30. doi:10.1016/j.neuron.2010.03.010
- Byrnes, J. (2002) The development of decision-making. *Journal of Adolescent Health*, **31**, 208–215.
- Cabantous, L., & Hilton, D. (1999) Clarifier le concept d ’ ambiguïté ? Regards croisés de la psychologie et de l ’ économie sur l ’ attitude face à l ’ ambiguïté, 1–12.AFSE.

- Cacchione, T., & Call, J. (2010) Intuitions about gravity and solidity in great apes: the tubes task. *Developmental Science*, **13**, 320–30. doi:10.1111/j.1467-7687.2009.00881.x
- Caine, N. G., Addington, R. L., & Windfelder, T. L. (1995) Factors affecting the rates of food calls given by red-bellied tamarins, 53–60.
- Call, J. (2000) Estimating and operating on discrete quantities in Orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, **114**, 136–147. doi:10.1037//0735-7036.114.2.136
- Call, J. (2004) Inferences about the location of food in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C. : 1983)*, **118**, 232–41. doi:10.1037/0735-7036.118.2.232
- Call, J., & Rochat, P. (1996) Liquid conservation in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and humans (*Homo sapiens*): individual differences and perceptual strategies. *Journal of Comparative Psychology*, **110**, 219–32.
- Call, J., & Rochat, P. (1997) Perceptual strategies in the estimation of physical quantities by orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, **111**, 315–29.
- Call, J., & Tomasello, M. (1997) *Primate cognition*, Oxford Uni., p. 528.
- Callaghan, T. C., Moll, H., Rakoczy, H., et al. (2011) Early social cognition in three cultural contexts. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, **76**, vii–viii, 1–142. doi:10.1111/j.1540-5834.2011.00603.x
- Callaghan, T. C., Rochat, P., Lillard, A., et al. (2005) Synchrony in the onset of mental-state reasoning: evidence from five cultures. *Psychological Science*, **16**, 378–84. doi:10.1111/j.0956-7976.2005.01544.x
- Camerer, C. (1999) Behavioral economics: Reunifying psychology and economics. *Proceedings of the National Academy of Science*, **96**, 10575–10577.
- Camerer, C. (2004) Neuroeconomics: Why economics needs brains. *The Scandinavian Journal of Economics*, **106**, 555–579. doi:j.1467-9442.2004.00378.x
- Camerer, C. (2008) Neuroeconomics: opening the gray box. *Neuron*, **60**, 416–9. doi:10.1016/j.neuron.2008.10.027
- Camerer, C., & HO, T.-H. (1994) Violations of the Betweenness Axiom and Nonlinearity in Probability. *Journal of Risk and Uncertainty*, **8**, 167–196.
- Camerer, C., & Loewenstein, G. (2004) *Behavioral economics: Past, present, future*, pp. 1–61.

- Camerer, C., Loewenstein, G., & Prelec, D. (2005) Neuroeconomics: How Neuroscience Can Inform Economics. *Journal of Economic Literature*, **43**, 9–64.
doi:10.1257/0022051053737843
- Camerer, C., & Weber, M. (1992) Recent developments in modeling preferences: Uncertainty and ambiguity. *Journal of Risk and Uncertainty*, **5**, 325–370.
doi:10.1007/BF00122575
- Cantlon, J. F., & Brannon, E. M. (2007) Basic math in monkeys and college students. *PLoS Biology*, **5**, e328. doi:10.1371/journal.pbio.0050328
- Caraco, T. (1981a) Energy budgets, risk and foraging preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **8**, 213–217. doi:10.1007/BF00299833
- Caraco, T. (1981b) Risk-sensitivity and foraging groups. *Ecology*, **62**, 527–531.
- Caraco, T., & Lima, S. (1985) Foraging juncos: Interaction of reward mean and variability. *Animal Behaviour*, **33**, 216–224.
- Caraco, T., Martindale, S., & Whittam, T. (1980) An empirical demonstration of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour*, **28**, 820–830.
- Caraco, T., & Pulliam, H. (1984) Sociality and survivorship in animals exposed to predation. In: *A New Ecology: Novel Approaches to Interactive Systems*, pp. 179–309. Price, P.W, Slobod-cgikoff C.N. et Gaud W.S.
- Cassotti, M., Aïte, A., Osmont, A., *et al.* (2014) What have we learned about the processes involved in the Iowa Gambling Task from developmental studies? *Frontiers in Psychology*, **5**, 915. doi:10.3389/fpsyg.2014.00915
- Cauffman, E., & Steinberg, L. (1995) The Cognitive and Affective Influences on Adolescent Decision-Making. *Temple L. Rev.*, **68**.
- Cayatte, J. L. (2009) *Microéconomie de l'incertitude*, De Boeck., p. 230.
- Chamberlain, G. (1980) Analysis of covariance with qualitative data. *Review of Economic Studies*, **47**, 225–38.
- Charnov, E. L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, **9**, 129–136. doi:10.1016/0040-5809(76)90040-X
- Chen, K. M., Lakshminarayanan, V., & Santos, L. (2006) How basic are behavioral biases? Evidence from capuchin monkey trading behavior. *Journal of Political Economy*, **114**, 517-537.

- Chen, T.-Y. (2011) Optimistic and pessimistic decision making with dissonance reduction using interval-valued fuzzy sets. *Information Sciences*, **181**, 479–502. doi:10.1016/j.ins.2010.10.005
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1976) THE ONTOGENY OF PRIMATE INTELLIGENCE AND ITS IMPLICATIONS FOR COMMUNICATIVE POTENTIAL: A PRELIMINARY REPORT. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **280**, 173–211. doi:10.1111/j.1749-6632.1976.tb25486.x
- Chiesi, F., Gronchi, G., & Primi, C. (2008) Age-trend-related differences in tasks involving conjunctive probabilistic reasoning. *Canadian Journal of Experimental Psychology = Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, **62**, 188–91. doi:10.1037/1196-1961.62.3.188
- Chiesi, F., Primi, C., & Morsanyi, K. (2011) Developmental changes in probabilistic reasoning: The role of cognitive capacity, instructions, thinking styles, and relevant knowledge. *Thinking & Reasoning*, **17**, 315–350. doi:10.1080/13546783.2011.598401
- Cicirelli, V. G. (1975) Effects of mother and older sibling on the problem-solving behavior of the younger child. *Developmental Psychology*, **11**, 749–756. doi:10.1037/0012-1649.11.6.749
- Clay, Z., & de Waal, F. B. M. (2013) Bonobos Respond to Distress in Others: Consolation across the Age Spectrum. *PLoS ONE*, **8**, e55206. doi:10.1371/journal.pone.0055206
- Cohen, A., & Einav, L. (2007) Estimating Risk Preferences from Deductible Choice. *American Economic Review*, **97**, 745–788. doi:10.1257/aer.97.3.745
- Cohen, G. (1990) Recognition and retrieval of proper names: Age differences in the fan effect. *European Journal of Cognitive Psychology*, **2**, 193–204. doi:10.1080/09541449008406204
- Corballis, M. C., & Suddendorf, T. (2007) 2: Memory, Time and Language. *What Makes Us Human?* pp.17-36.
- Crone, E. a, & van der Molen, M. W. (2004) Developmental changes in real life decision making: performance on a gambling task previously shown to depend on the ventromedial prefrontal cortex. *Developmental Neuropsychology*, **25**, 251–79. doi:10.1207/s15326942dn2503_2
- Curley, S., Yates, J., & Abrams, R. (1986) Psychological sources of ambiguity avoidance. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, **38**, 230–256.
- Cuthill, I. C., & Houston, A. I. (1997) Managing time and energy. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 4è éd., pp. 97–120. Blackwell, Oxford.

- Daghofer, F. (2007) Financial risk-taking on “Who Wants to Be a Millionaire”: A comparison between Austria, Germany, and Slovenia. *International Journal of Psychology*, **42**, 317–330. doi:10.1080/00207590600852389
- Danchin, E., Giraldeau, L., & Cézilly, F. (2005) *Écologie comportementale*, Dunod., p. 666.
- Darwin, C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection, or the Preservation of favoured races in the struggle for life*.
- De Blois, S. T., Novak, M. a., & Bond, M. (1998) Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Journal of Comparative Psychology*, **112**, 137–152. doi:10.1037//0735-7036.112.2.137
- De Palma, A., Abdellaoui, M., Attanasi, G., *et al.* (2014) Beware of black swans: Taking stock of the description–experience gap in decision under uncertainty. *Marketing Letters*, **25**, 269–280. doi:10.1007/s11002-014-9316-z
- De Petrillo, F., Ventricelli, M., Ponsi, G., *et al.* (2015) Do tufted capuchin monkeys play the odds? Flexible risk preferences in *Sapajus* spp. *Animal Cognition*, **18**, 119-130. doi:10.1007/s10071-014-0783-7
- De Waal, F. B. M., Byrne, R. W., & Dunbar, R. I. M. (2002) *Tree Of Origin: What Primate Behavior Can Tell Us About Human Social Evolution*. Harvard University Press, p. 320.
- Denison, S., Konopczynski, K., Garcia, V., *et al.* (2006) Probabilistic reasoning in preschoolers: random sampling and base rate. *Proceedings of the 28th Annual Conference of the Cognitive Science Society*.
- Dingemanse, N., & Réale, D. (2005) Natural selection and animal personality. *Behaviour*, **142**, 1159–1184. doi:10.1163/156853905774539445
- Dir, A. L., Coskunpinar, A., & Cyders, M. a (2014) A meta-analytic review of the relationship between adolescent risky sexual behavior and impulsivity across gender, age, and race. *Clinical Psychology Review*, **34**, 551–562. doi:10.1016/j.cpr.2014.08.004
- Ditzler, C. (2005) Attitude face au risque et choix d’assurance: théorie et expériences. *Thèse de doctorat, Université de Strasbourg*.
- Dohmen, T., Falk, A., Huffman, D., *et al.* (2005) *Six Facts about Risk Attitudes : Evidence from a Large , Representative , Experimentally-Validated Survey*.
- Donkers, A. C. D., Melenberg, B., & van Soest, A. (2001) Estimating Risk Attitudes using Lotteries: A Large Sample Approach. *Journal of Risk and Uncertainty*, **22**, 165–195. doi:10.1023/A:1011109625844
- Doré, F. Y., & Dumas, C. (1987) Psychology of animal cognition: Piagetian studies. *102:219–233. Psychological Bulletin*, **102**, 219–233.

- Dubreuil, B. (2010) La neuroéconomie: essentielle, mais pour qui? (*Working Paper*), 167–186.
- Dufour, V., Pelé, M., Sterck, E. H. M., *et al.* (2007) Chimpanzee (*Pan troglodytes*) anticipation of food return: coping with waiting time in an exchange task. *Journal of Comparative Psychology*, **121**, 145–55. doi:10.1037/0735-7036.121.2.145
- Dunbar, R. I. M. (1995) Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *Journal of Human Evolution*, **28**, 287–296.
- Eber, N., & Willinger, M. (2005) *Economie expérimentale*, La Découverte, p. 120.
- Egan, D., Davies, G., & Brooks, P. (2011) Comparisons of risk attitudes across individuals. *Wiley Encyclopedia of Operation Research and Management Science*, 2–26.
- Ellsberg, D. (1961) Risk, ambiguity, and the Savage axioms. *The Quarterly Journal of Economics*, **75**, 643–669.
- Epstein, L., & Schneider, M. (2008) Ambiguity, information quality, and asset pricing. *The Journal of Finance*, **63**, 197–228.
- Ert, E., & Trautmann, S. T. (2014) Sampling Experience Reverses Preferences for Ambiguity. *Journal of Risk and Uncertainty*, **49**, 31.
- Evans, W., & Viscusi, W. (1991) Estimation of state-dependent utility functions using survey data. *The Review of Economics and Statistics*, **73**, 94–104.
- Favaro, A., Ferrara, S., & Santonastaso, P. (2003) The Spectrum of Eating Disorders in Young Women. *Psychosomatic Medicine*, **65**, 701–708.
doi:10.1097/01.PSY.0000073871.67679.D8
- Fehr, E., & Schmidt, K. M. (1999) A Theory of Fairness, Competition, and Cooperation. *The Quarterly Journal of Economics*, **114**, 817–868. doi:10.1162/003355399556151
- Flemming, T., Jones, O., Mayo, L., *et al.* (2012) The endowment effect in orangutans. *International Journal of Comparative Psychology*, **25**, 285–298.
- Foster, J. (1997) The analytical foundations of evolutionary economics: From biological analogy to economic self-organization. *Structural Change and Economic Dynamics*, **8**, 427–451. doi:10.1016/S0954-349X(97)00002-7
- Fox, C. R., & Tversky, A. (1995) Ambiguity Aversion and Comparative Ignorance. *The Quarterly Journal of Economics*, **110**, 585–603. doi:10.2307/2946693
- Freeman, H. D., & Gosling, S. D. (2010) Personality in nonhuman primates: a review and evaluation of past research. *American Journal of Primatology*, **72**, 653–71.
doi:10.1002/ajp.20833

- Fudenberg, D. (2006) Advancing Beyond Advances in Behavioral Economics. *Journal of Economic Literature*, **44**, 694–711. doi:10.1257/jel.44.3.694
- Furnham, A., & Marks, J. (2013) Tolerance of Ambiguity: A Review of the Recent Literature. *Psychology*, **04**, 717–728. doi:10.4236/psych.2013.49102
- Gächter, S., Johnson, E., & Herrmann, A. (2010) Individual-level loss aversion in riskless and risky choices. Retrieved from Econostor.
- Gerard, L., Zacks, R. T., Hasher, L., et al. (1991) Age Deficits in Retrieval: The Fan Effect. *Journal of Gerontology*, **46**, P131–P136. doi:10.1093/geronj/46.4.P131
- Gertner, R. (1993) Game Shows and Economic Behavior: Risk-Taking on “Card Sharks.” *The Quarterly Journal of Economics*, **108**, 507–521. doi:10.2307/2118342
- Gilovich, T., Vallone, R., & Tversky, A. (1985) The hot hand effect in Basketball: on the misperception of random sequences. *Cognitive Psychology*, **17**, 295–314.
- Ginsburg, H. J., & Miller, S. M. (1982) Sex Differences in Children’s Risk-Taking Behavior. *Child Development*, **53**, 426. doi:10.2307/1128985
- Glimcher, P. W. (2003) *Decisions, Uncertainty, and the Brain: The Science of Neuroeconomics*, MIT Press., p. 400.
- Glimcher, P. W., Camerer, C., Fehr, E., et al. (2009) Introduction: A brief history of neuroeconomics. In: *Neuroeconomics: Decision Making and the Brain*, pp. 1–12.
- Gómez, J.-C. (2005) Species comparative studies and cognitive development. *Trends in Cognitive Sciences*, **9**, 118–25. doi:10.1016/j.tics.2005.01.004
- Gonzalez, R., & Wu, G. (1999) On the Shape of the Probability Weighting Function. *Cognitive Psychology*, **38**, 129–166.
- Gosling, S. D. (2001) From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, **127**, 45–86. doi:10.1037/0033-2909.127.1.45
- Gosling, S. D., & John, O. P. (1999) Personality Dimensions in Nonhuman Animals: A Cross-Species Review. *Current Directions in Psychological Science*, **8**, 69–75. doi:10.1111/1467-8721.00017
- Gowdy, J. M. (1997) Introduction: biology and economics. *Structural Change and Economic Dynamics*, **8**, 377–383. doi:10.1016/S0954-349X(97)00021-0
- Gunz, P., Neubauer, S., Maureille, B., et al. (2010) Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans. *Current Biology : CB*, **20**, R921–2. doi:10.1016/j.cub.2010.10.018

- Halpern-Felsher, B. L., & Cauffman, E. (2001) Costs and benefits of a decision. *Journal of Applied Developmental Psychology*, **22**, 257–273. doi:10.1016/S0193-3973(01)00083-1
- Hammerstein, P. (2001) *Economics in Nature. Economics in Nature Social Dilemmas, Mate Choice and Biological Markets* (eds Noë, R., Van Hooff, J. A. R. A. M., & Hammerstein, P.), pp. 1–20. Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511752421
- Hammerstein, P., & Hagen, E. H. (2005) The second wave of evolutionary economics in biology. *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 604–9. doi:10.1016/j.tree.2005.07.012
- Handa, J. (1977) Risk, probabilities, and a new theory of cardinal utility. *Journal of Political Economy*, **85**, 97–122.
- Hannon, B. (1997) The use of analogy in biology and economics: From biology to economics, and back. *Structural Change and Economic Dynamics*, **8**, 471–488. doi:10.1016/S0954-349X(97)00019-2
- Hanus, D., & Call, J. (2007) Discrete quantity judgments in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*): the effect of presenting whole sets versus item-by-item. *Journal of Comparative Psychology*, **121**, 241–9. doi:10.1037/0735-7036.121.3.241
- Harbaugh, W., Krause, K., & Vesterlund, L. (2002) Risk attitudes of children and adults: Choices over small and large probability gains and losses. *Experimental Economics*, **5**, 53–84.
- Harrison, G., & Rutström, E. E. (2008) Expected utility theory and prospect theory: one wedding and a decent funeral. *Experimental Economics*, **12**, 133–158. doi:10.1007/s10683-008-9203-7
- Harrison, J., Young, J. M., Butow, P., *et al.* (2005) Is it worth the risk? A systematic review of instruments that measure risk propensity for use in the health setting. *Social Science & Medicine (1982)*, **60**, 1385–96. doi:10.1016/j.socscimed.2004.07.006
- Hartog, J., Ferrer-i-Carbonell, A., & Jonker, N. (2002) Linking Measured Risk Aversion to Individual Characteristics. *Kyklos*, **55**, 3–26. doi:10.1111/1467-6435.00175
- Hartshorn, K., Rovee-Collier, C., Gerhardstein, P., *et al.* (1998) The ontogeny of long-term memory over the first year-and-a-half of life. *Developmental Psychobiology*, **32**, 69–89. doi:10.1002/(SICI)1098-2302(199803)32:2<69::AID-DEV1>3.0.CO;2-Q
- Haun, D. B. M., Nawroth, C., & Call, J. (2011) Great apes' risk-taking strategies in a decision making task. *PloS One*, **6**, e28801. doi:10.1371/journal.pone.0028801
- Hayden, B. Y., Heilbronner, S. R., Nair, A. C., *et al.* (2008) Cognitive influences on risk-seeking by rhesus macaques. *Judgment and Decision Making*, **3**, 389–395.

- Hayden, B. Y., Heilbronner, S. R., & Platt, M. L. (2010) Ambiguity aversion in rhesus macaques. *Frontiers in Neuroscience*, **4**, 1–7. doi:10.3389/fnins.2010.00166
- Hayden, B. Y., & Platt, M. L. (2007) Temporal discounting predicts risk sensitivity in rhesus macaques. *Current Biology*, **17**, 49–53. doi:10.1016/j.cub.2006.10.055
- Hayden, B. Y., & Platt, M. L. (2009) Gambling for Gatorade: risk-sensitive decision making for fluid rewards in humans. *Animal Cognition*, **12**, 201–7. doi:10.1007/s10071-008-0186-8
- Hayne, H., Gross, J., McNamee, S., *et al.* (2011) Episodic memory and episodic foresight in 3- and 5-year-old children. *Cognitive Development*, **26**, 343–355. doi:10.1016/j.cogdev.2011.09.006
- Heilbronner, S. R., & Hayden, B. Y. (2013) Contextual factors explain risk-seeking preferences in rhesus monkeys. *Frontiers in Neuroscience*, **7**, 7. doi:10.3389/fnins.2013.00007
- Heilbronner, S. R., Rosati, A., Stevens, J. R., *et al.* (2008) A fruit in the hand or two in the bush? Divergent risk preferences in chimpanzees and bonobos. *Biology Letters*, **4**, 246–9. doi:10.1098/rsbl.2008.0081
- Henrich, J., Heine, S. J., & Norenzayan, A. (2010) The weirdest people in the world? *The Behavioral and Brain Sciences*, **33**, 61–135. doi:10.1017/S0140525X0999152X
- Herrmann, E., Hare, B., Cisewski, J., *et al.* (2011) A comparison of temperament in nonhuman apes and human infants. *Developmental Science*, **14**, 1393–405. doi:10.1111/j.1467-7687.2011.01082.x
- Hintze, A., Olson, R. S., Adami, C., *et al.* (2013) Risk aversion as an evolutionary adaptation. *arXiv preprint arXiv:1310.6338*.
- Hogarth, R. M. (1987) *Judgment and choice: The psychology of decision making*. John Wiley & Sons.
- Holt, C., & Laury, S. K. (2002) Risk Aversion and Incentive Effects. *American Economic Review*, **92**, 1644–1655. doi:10.1257/000282802762024700
- Hooper, C. J., Luciana, M., Conklin, H. M., *et al.* (2004) Adolescents' performance on the Iowa Gambling Task: implications for the development of decision making and ventromedial prefrontal cortex. *Developmental Psychology*, **40**, 1148–58. doi:10.1037/0012-1649.40.6.1148
- Houston, A. I., Trimmer, P. C., Fawcett, T. W., *et al.* (2012) Is optimism optimal? Functional causes of apparent behavioural biases. *Behavioural Processes*, **89**, 172–8. doi:10.1016/j.beproc.2011.10.015
- Hsu, M., & Camerer, C. (2004) Ambiguity aversion and the brain. *Academy of Behavioral Finance & Economics*.

- Hsu, M., Krajbich, I., Zhao, C., *et al.* (2009) Neural response to reward anticipation under risk is nonlinear in probabilities. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, **29**, 2231–7. doi:10.1523/JNEUROSCI.5296-08.2009
- Huizenga, H. M., Crone, E. a, & Jansen, B. J. (2007) Decision-making in healthy children, adolescents and adults explained by the use of increasingly complex proportional reasoning rules. *Developmental Science*, **10**, 814–25. doi:10.1111/j.1467-7687.2007.00621.x
- Hutchinson, J. M. C., & Gigerenzer, G. (2005) Simple heuristics and rules of thumb: where psychologists and behavioural biologists might meet. *Behavioural Processes*, **69**, 97–124. doi:10.1016/j.beproc.2005.02.019
- Jiao, S., Ji, G., & Jing, Q. (1986) Comparative Study of Behavioral Qualities of Only Children and Sibling Children. *Child Development*, **2**, 357–361.
- John, D. R. (1999) Consumer Socialization of Children: A Retrospective Look At Twenty-Five Years of Research. *Journal of Consumer Research*, **26**, 183–213. doi:10.1086/209559
- Jullien, B., & Salanié, B. (2000) Estimating Preferences under Risk: The Case of Racetrack. *Journal of Political Economy*, **108**, 503–530.
- Kacelnik, A., & Bateson, M. (1996) Risky Theories—The Effects of Variance on Foraging Decisions. *Integrative and Comparative Biology*, **36**, 402–434. doi:10.1093/icb/36.4.402
- Kacelnik, A., & Bateson, M. (1997) Risk-sensitivity: crossroads for theories of decision-making. *Trends in Cognitive Sciences*, **1**, 304–309. doi:10.1016/S1364-6613(97)01093-0
- Kachelmeier, S., & Shehata, M. (1992) Examining risk preferences under high monetary incentives: Experimental evidence from the People’s Republic of China. *The American Economic Review*, **82**, 1120–1141.
- Kahneman, D., Knetsch, J. L., & Thaler, R. H. (1990) Experimental Tests of the Endowment Effect and the Coase Theorem. *Journal of Political Economy*, **98**, 1325–1348.
- Kahneman, D., & Tversky, A. (1979) Prospect theory: An analysis of decision under risk. *Econometrica: Journal of the Econometric Society*, **47**, 263–292.
- Kahneman, D., & Tversky, A. (1984) Choices, values, and frames. *American Psychologist*, **39**, 341. doi:10.1037/0003-066X.39.4.341
- Kalenscher, T., & van Wingerden, M. (2011) Why we should use animals to study economic decision making - a perspective. *Frontiers in Neuroscience*, **5**, 82. doi:10.3389/fnins.2011.00082

- Kanngiesser, P., Santos, L. R., Hood, B. M., *et al.* (2011) The limits of endowment effects in great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C. : 1983)*, **125**, 436–45. doi:10.1037/a0024516
- Kenning, P., & Plassmann, H. (2005) NeuroEconomics: An overview from an economic perspective. *Brain Research Bulletin*, **67**, 343–354. doi:10.1016/j.brainresbull.2005.07.006
- Kerr, A., & Zelazo, P. D. (2004) Development of “hot” executive function: the children’s gambling task. *Brain and Cognition*, **55**, 148–57. doi:10.1016/S0278-2626(03)00275-6
- Klaczynski, P. A. (2009) Cognitive and social cognitive development: Dual-process research and theory. In: *In Two Minds: Dual Processes and Beyond*. (ed J. B. St. T. Evans & K. Frankish), pp. 265–292. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Klaczynski, P. A., & Cottrell, J. M. (2004) A dual-process approach to cognitive development: The case of children’s understanding of sunk cost decisions. *Thinking & Reasoning*, **10**, 147–174. doi:10.1080/13546780442000042
- Klahr, D. & Wallace J.G. (1976) Cognitive development: An information-processing view, p. 244.
- Klibanoff, P., Marinacci, M., & Mukerji, S. (2005) A smooth model of decision making under ambiguity. *Econometrica*, **73**, 1849–1892.
- Knetsch, J. L. (1989) The Endowment Effect and Evidence of Nonreversible Indifference Curves. *The American Economic Review*, **79**, 1277–1284.
- Knight, F. (1921) *Risk, Uncertainty, and Profit*. (ed Houghton Mifflin). Boston MA: Hart, Schaffner and Marx.
- Knutson, B., Wimmer, G. E., Rick, S., *et al.* (2008) Neural antecedents of the endowment effect. *Neuron*, **58**, 814–22. doi:10.1016/j.neuron.2008.05.018
- Kokis, J. V, Macpherson, R., Toplak, M. E., *et al.* (2002) Heuristic and analytic processing: age trends and associations with cognitive ability and cognitive styles. *Journal of Experimental Child Psychology*, **83**, 26–52.
- Krebs, J., & Davies, N. (1997) *The evolution of behavioural ecology*, 4ème éd. Blackwell, Oxford.
- Krizan, Z., & Windschitl, P. D. (2007) The influence of outcome desirability on optimism. *Psychological Bulletin*, **133**, 95–121. doi:10.1037/0033-2909.133.1.95
- Lakshminarayanan, V. R., Chen, K. M., & Santos, L. R. (2011) The evolution of decision-making under risk: Framing effects in monkey risk preferences. *Journal of Experimental Social Psychology*, **47**, 689–693. doi:10.1016/j.jesp.2010.12.011

- Lauriola, M., & Levin, I. (2001) Personality traits and risky decision-making in a controlled experimental task : an exploratory study. *Personality and Individual Differences*, **31**, 215–226.
- Lauriola, M., Levin, I., & Hart, S. S. (2007) Common and distinct factors in decision making under ambiguity and risk: A psychometric study of individual differences. *Organizational Behavior and Human Decision Processes*, **104**, 130–149. doi:10.1016/j.obhdp.2007.04.001
- Lauriola, M., Russo, P. M., Lucidi, F., *et al.* (2005) The role of personality in positively and negatively framed risky health decisions. *Personality and Individual Differences*, **38**, 45–59. doi:10.1016/j.paid.2004.03.020
- Levin, I., & Hart, S. (2003) Risk preferences in young children: Early evidence of individual differences in reaction to potential gains and losses. *Journal of Behavioral Decision Making*, **16**, 397–413.
- Levin, I., & Hart, S. (2007) Stability of choices in a risky decision-making task: a 3-year longitudinal study with children and adults. *Journal of Behavioral Decision Making*, **20**, 241–252. doi:10.1002/bdm
- Levy, D., & Glimcher, P. W. (2011) Comparing apples and oranges: using reward-specific and reward-general subjective value representation in the brain. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, **31**, 14693-14707.
- Levy, I., Snell, J., Nelson, A. J., *et al.* (2010) Neural representation of subjective value under risk and ambiguity. *Journal of Neurophysiology*, **103**, 1036–47. doi:10.1152/jn.00853.2009
- Lévy-Garboua, L., Maafi, H., Masclet, D., *et al.* (2011) Risk aversion and framing effects. *Experimental Economics*, **15**, 128–144. doi:10.1007/s10683-011-9293-5
- Lima, S. L. (2009) Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **84**, 485–513. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00085.x
- Lipton, J. S., & Spelke, E. S. (2003) Origins of number sense: Large-Number Discrimination in Human Infants. *Psychological Science*, **14**, 396–401.
- Long, A., Kuhn, C., & Platt, M. L. (2009) Serotonin shapes risky decision making in monkeys. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*. doi:10.1093/scan/nsp020
- Lönnqvist, J., Verkasalo, M., Walkowitz, G., *et al.* (2014) *Measuring individual risk attitudes in the lab: Task or ask? An empirical comparison*, p. 22. Retrieved from Econstor.
- Lopes, L. L. (1987) Between hope and fear: the psychology of risk. *Advances in Experimental Social Psychology*, **20**, 255–295.

- Luce, R. D., & Raiffa, H. (1957) *Games and decisions: Introduction and critical survey*. (ed Courier Dover Publications.).
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966) On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist*, **100**, 603. doi:10.1086/282454
- Machina, M. (1989) Dynamic consistency and non-expected utility models of choice under uncertainty. *Journal of Economic Literature*, **27**, 1622–1668.
- MacLean, E. L., Matthews, L. J., Hare, B. a., *et al.* (2011) How does cognition evolve? Phylogenetic comparative psychology. *Animal Cognition*, **15**, 223-238. doi:10.1007/s10071-011-0448-8
- March, J., Sproull, L., & Tamuz, M. (1991) Learning from samples of one or fewer. *Organization Science*, **2**, 1–13.
- Marshall, J. a R., Trimmer, P. C., Houston, A. I., *et al.* (2013) On evolutionary explanations of cognitive biases. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 469–73. doi:10.1016/j.tree.2013.05.013
- Maslowsky, J., Buvinger, E., Keating, D. P., *et al.* (2011) Cost-Benefit Analysis Mediation of the Relationship Between Sensation Seeking and Risk Behavior. *Personality and Individual Differences*, **51**, 802–806. doi:10.1016/j.paid.2011.06.028
- Mather, M., Mazar, N., Gorlick, M. A., *et al.* (2012) Risk preferences and aging: the “certainty effect” in older adults’ decision making. *Psychology and Aging*, **27**, 801–16. doi:10.1037/a0030174
- Maynard Smith, J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge Eds.
- Mccooy, A. N., & Platt, M. L. (2005) Risk-sensitive neurons in macaque posterior cingulate cortex. *Nature neuroscience*, **8**, 1220–1227. doi:10.1038/nn1523
- McNamara, J. M., Trimmer, P. C., & Houston, A. I. (2012) It is optimal to be optimistic about survival. *Biology Letters*, **8**, 516–9. doi:10.1098/rsbl.2012.0010
- Merrotsy, P. (2013) Tolerance of Ambiguity: A Trait of the Creative Personality? *Creativity Research Journal*, **25**, 232–237. doi:10.1080/10400419.2013.783762
- Metrick, A. (1995) A Natural Experiment in “Jeopardy!” *The American Economic Review*, **85**, 240–253.
- Miller, N., & Maruyama, G. (1976) Ordinal position and peer popularity. *Journal of Personality and Social Psychology*, **33**, 123–131. doi:10.1037/0022-3514.33.2.123
- Mischel, W., Shoda, Y., & Rodriguez, M. (1989) Delay of gratification in children. *Science*, **244**, 933–938.

- Moll, H., & Tomasello, M. (2007) Cooperation and human cognition: the Vygotskian intelligence hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **362**, 639–48. doi:10.1098/rstb.2006.2000
- Monosov, I. E., & Hikosaka, O. (2013) Selective and graded coding of reward uncertainty by neurons in the primate anterodorsal septal region. *Nature Neuroscience*, **16**, 756–62. doi:10.1038/nn.3398
- Morrongiello, B., Lasenby-Lessard, J., & Corbett, M. (2009) Children’s risk taking in a gambling task and injury-risk situation: Evidence for domain specificity in risk decisions. *Personality and Individual Differences*, **46**, 298–302. doi:10.1016/j.paid.2008.10.018
- Morsanyi, K., & Handley, S. J. (2008) How smart do you need to be to get it wrong? The role of cognitive capacity in the development of heuristic-based judgment. *Journal of Experimental Child Psychology*, **99**, 18–36. doi:10.1016/j.jecp.2007.08.003
- Mossin, J. (1968) Aspects of Rational Insurance Purchasing. *Journal of Political Economy*, **79**, 553–568.
- Natale, F., Antinucci, F., & Spinozzi, G. (1986)). Stage 6 object concept in nonhuman primate cognition: A comparison between gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) and Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Journal of Comparative Psychology*, **100**, 4–8.
- Neiworth, J. J., Steinmark, E., Basile, B. M., *et al.* (2003) A Test of Object Permanence in a New World Monkey Species, Cotton Top Tamarins. *Animal Cognition*, **6**, 27–37.
- O’Neill, M., & Schultz, W. (2010) Coding of reward risk by orbitofrontal neurons is mostly distinct from coding of reward value. *Neuron*, **68**, 789–800. doi:10.1016/j.neuron.2010.09.031
- Pagliari, F., Addessi, E., De Petrillo, F., *et al.* (2014) Nonhuman gamblers: lessons from rodents, primates, and robots. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, **8**, 33. doi:10.3389/fnbeh.2014.00033
- Parker, S., & Gibson, K. R. (1979) A developmental model for the evolution of language and intelligence in early hominids. *Behavioral and Brain Sciences*, **2**, 367–408.
- Parrish, A. E., & Beran, M. J. (2014) When less is more: like humans, chimpanzees (*Pan troglodytes*) misperceive food amounts based on plate size. *Animal Cognition*, **17**, 427–34. doi:10.1007/s10071-013-0674-3
- Paukner, A., Huntsberry, M. E., & Suomi, S. J. (2009) Tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) spontaneously use visual but not acoustic information to find hidden food items. *Journal of Comparative Psychology*, **123**, 26–33. doi:10.1037/a0013128

- Paulsen, D. J., Carter, R. M., Platt, M. L., *et al.* (2011) Neurocognitive development of risk aversion from early childhood to adulthood. *Frontiers in Human Neuroscience*, **5**, 178. doi:10.3389/fnhum.2011.00178
- Paulsen, D. J., Platt, M. L., Huettel, S. A., *et al.* (2012) From risk-seeking to risk-averse: the development of economic risk preference from childhood to adulthood. *Frontiers in Psychology*, **3**, 313. doi:10.3389/fpsyg.2012.00313
- Pelé, M. (2010) Etude comparative des facultés d'échange chez les primates non humains. *Thèse de doctorat, Université de Strasbourg.*
- Pelé, M., Broihanne, M. H., Thierry, B., *et al.* (2014) To bet or not to bet? Decision-making under risk in non-human primates. *Journal of Risk and Uncertainty*, **49**, 141-166. doi:10.1007/s11166-014-9202-3
- Pelé, M., Dufour, V., Micheletta, J., *et al.* (2010) Long-tailed macaques display unexpected waiting abilities in exchange tasks. *Animal Cognition*, **13**, 263–71. doi:10.1007/s10071-009-0264-6
- Pelé, M., Thierry, B., Call, J., *et al.* (2010) Monkeys fail to reciprocate in an exchange task. *Animal Cognition*, **13**, 745–51. doi:10.1007/s10071-010-0325-x
- Pelloux, B., Rullière, J., & Winden, F. van (2009) La neuroéconomie dans l'agenda de l'économie comportementale. *Revue Française D'économie*, **XXIII**, 3–36.
- Pepperberg, I. M. (2002) The value of the Piagetian framework for comparative cognitive studies. *Animal Cognition*, **5**, 177–82. doi:10.1007/s10071-002-0148-5
- Platt, M. L., & Glimcher, P. W. (1999) Neural correlates of decision variables in parietal cortex. *Nature*, **400**, 233–238.
- Platt, M. L., & Huettel, S. A. (2008) Risky business: the neuroeconomics of decision making under uncertainty. *Nature Neuroscience*, **11**, 398–403. doi:10.1038/nn2062
- Plott, C. R. (1991) Will economics become an experimental science? *Southern Economic Journal*, **57**, 901–919.
- Plott, C. R., & Smith, V. (2008) *Handbook of experimental economics results.*
- Poldrack, R. A. (2006) Can cognitive processes be inferred from neuroimaging data? *Trends in Cognitive Sciences*, **10**, 59–63. doi:10.1016/j.tics.2005.12.004
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978) Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, **1**, 515–526. doi:10.1017/S0140525X00076512
- Proctor, D. (2012) Gambling and Decision-Making Among Primates: The Primate Gambling Task. *PhD thesis. Georgia State University.*

- Proctor, D., Williamson, R. A, Lutzman, R. D., *et al.* (2014) Gambling primates: reactions to a modified Iowa Gambling Task in humans, chimpanzees and capuchin monkeys. *Animal Cognition*, **17**, 983–95. doi:10.1007/s10071-014-0730-7
- Quiggin, J. (1982) A theory of anticipated utility. *Journal of Economic Behavior & Organization*, **3**, 323–343.
- Rakoczy, H., Clüver, A., Saucke, L., *et al.* (2014) Apes are intuitive statisticians. *Cognition*, **131**, 60–8. doi:10.1016/j.cognition.2013.12.011
- Rakoczy, H., Clüver, A., & Saucke, L. (2014) Apes are intuitive statisticians. *Cognition*, **131**, 60–68. doi:10.1016/j.cognition.2013.12.011
- Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., *et al.* (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **82**, 291–318. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x
- Reyna, V. F., & Ellis, S. (1994) Fuzzy-trace theory and framing effects in children’s risky decision making. *Psychological Science*, **5**, 275–279.
- Richard, A. (1985) *Primates in nature*, p. 528. New York : Freeman.
- Robson, A. J. (2001) The biological basis of economic behavior. *Journal of Economic Literature*, **XXXIX**, 11–33.
- Roger, P., & Broihanne, M.-H. (2007) Efficiency of Betting Markets and Rationality of Players: Evidence from the French 6/49 Lotto. *Journal of Applied Statistics*, **34**, 645–662. doi:10.1080/02664760701236889
- Rogers, R., Owen, A., Middleton, H. C., *et al.* (1999) Choosing between small, likely rewards and large, unlikely rewards activates inferior and orbital prefrontal cortex. *The Journal of Neuroscience*, **20**, 9029–9038.
- Rosati, A. G., & Hare, B. (2012) Decision making across social contexts: competition increases preferences for risk in chimpanzees and bonobos. *Animal Behaviour*, **84**, 869–879. doi:10.1016/j.anbehav.2012.07.010
- Rosati, A., & Hare, B. (2011) Chimpanzees and bonobos distinguish between risk and ambiguity. *Biology Letters*, **7**, 15–8. doi:10.1098/rsbl.2010.0927
- Rosati, A., & Hare, B. (2013) Chimpanzees and Bonobos Exhibit Emotional Responses to Decision Outcomes. *PLoS ONE*, **8**, e63058. doi:10.1371/journal.pone.0063058
- Rubinstein, A. (2001) A theorist’s view of experiments. *European Economic Review*, **45**, 615–628.

- Runco, M. A., & Bahleda, Mi. D. (1986) Implicit Theories of Artistic, Scientific, and Everyday Creativity. *The Journal of Creative Behavior*, **20**, 93–98. doi:10.1002/j.2162-6057.1986.tb00423.x
- Sabbatini, G., & Visalberghi, E. (2008) Inferences about the location of food in capuchin monkeys (*Cebus apella*) in two sensory modalities. *Journal of Comparative Psychology*, **122**, 156–66. doi:10.1037/0735-7036.122.2.156
- Santos, L. R., & Chen, K. M. (2008) The Evolution of Rational and Irrational Economic Behavior: Evidence and Insight from a Non-human primate species. In: *Neuroeconomics: Decision Making and the Brain* (eds Glimcher, P. W., Camerer, C. F., Fehr, E., et al.). Elsevier.
- Santos, L. R., & Platt, M. L. (2014) Evolutionary Anthropological Insights into Neuroeconomics: What Non-Human Primates can Tell us About Human Decision-Making Strategies. In: *Neuroeconomics: Decision Making and the Brain* (eds Glimcher, P. W., & Fehr, E.), pp. 109–123. doi:http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-416008-8.00007-3
- Savage, L. J. (1954) *The foundations of statistics*. (ed Wiley, N. Y. J.).
- Scheibehenne, B., Wilke, A., & Todd, P. M. (2011) Expectations of clumpy resources influence predictions of sequential events. *Evolution and Human Behavior*, **32**, 326–333. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2010.11.003
- Schlottmann, A. (2000) Children's judgements of gambles: a disordinal violation of utility. *Journal of Behavioral Decision Making*, **13**, 77–89. doi:10.1002/(SICI)1099-0771(200001/03)13:1<77::AID-BDM344>3.0.CO;2-Y
- Schlottmann, A. (2001) Children's Probability Intuitions : Understanding the Expected Value of Complex Gambles. *Child Development*, **72**, 103–122.
- Schlottmann, A., & Anderson, N. H. (1994) Children's judgments of expected value. *Developmental Psychology*, **30**, 56–66. doi:10.1037//0012-1649.30.1.56
- Schlottmann, A., & Tring, J. (2005) How Children Reason about Gains and Losses: Framing Effects in Judgement and Choice. *Swiss Journal of Psychology*, **64**, 153–171. doi:10.1024/1421-0185.64.3.153
- Schlottmann, A., & Wilkening, F. (2013) Judgment and decision making in young children. In: *Judgment and Decision Making as a Skill* (eds Dhimi, M. K., Schlottmann, A., & Waldmann, M. R.), Cambridge., pp. 55–83.
- Schmelz, M., Call, J., & Tomasello, M. (2011) Chimpanzees know that others make inferences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 3077–9. doi:10.1073/pnas.1000469108

- Schmidt, U., & Traub, S. (2002) An Experimental Test of Loss Aversion. *Journal of Risk and Uncertainty*, **25**, 233–249.
- Schweinle, A., & Wilcox, T. (2004) Intermodal perception and physical reasoning in young infants. *Infant Behavior and Development*, **27**, 246–265.
doi:10.1016/j.infbeh.2003.11.001
- Scodel, A., Ratoosh, P., & Minas, J. S. (1959) Some personality correlates of decision making under conditions of risk. *Behavioral Science*, **4**, 19–28. doi:10.1002/bs.3830040104
- Seed, A., & Tomasello, M. (2010) Primate Cognition. *Topics in Cognitive Science*, **2**, 407–419.
doi:10.1111/j.1756-8765.2010.01099.x
- Serra, D. (2012) Principes méthodologiques et pratiques de l'économie expérimentale: une vue d'ensemble. *Revue de Philosophie Économique*, **13**, 21–78.
- Siegler, R. S. (1998) *Emerging minds: The process of change in children's thinking.*, Oxford Uni.
- Siegler, R. S. (2007) Cognitive variability. *Developmental Science*, **10**, 104–9.
doi:10.1111/j.1467-7687.2007.00571.x
- Silberberg, A., & Fujita, K. (1996) Pointing At Smaller Food Amounts In An Analogue Of Boysen And Berntson's (1995) Procedure. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **66**, 143–7.
- Silberberg, A., Parker, S., & Allouch, C. (2013) Human risky choice in a repeated-gambles procedure: an up-linkage replication of Lakshminarayanan, Chen and Santos (2011). *Animal Cognition*, 907–914. doi:10.1007/s10071-013-0623-1
- Simon, H. A. (1982) *Models of bounded rationality: Empirically grounded economic reason*, MIT Press.
- Siniscalchi, M. (2008) Ambiguity and ambiguity aversion. In: *The Handbook of the Economics of Risk and Uncertainty* (eds Machina, M. J., & Kip Viscusi, W.).
- Siniscalchi, M. (2009) Vector expected utility and attitudes toward variation. *Econometrica*, **77**, 801–855.
- Slocombe, K. E., & Zuberbu, K. (2007) Chimpanzees modify recruitment screams, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 17228-17233.
- Slovic, P. (1972) Information processing, situation specificity, and the generality of risk-taking behavior. *Journal of Personality and Social Psychology*, **22**, 128–134.
doi:10.1037/h0032370

- Smith, K., Dickhaut, J., McCabe, K., *et al.* (2002) Neuronal Substrates for Choice Under Ambiguity, Risk, Gains, and Losses. *Management Science*, **48**, 711–718. doi:10.1287/mnsc.48.6.711.194
- Smith, V., & Walker, J. M. (1993) REWARDS, EXPERIENCE AND DECISION COSTS IN FIRST PRICE AUCTIONS. *Economic Inquiry*, **31**, 237–244. doi:10.1111/j.1465-7295.1993.tb00880.x
- Snow, A. (2010) Ambiguity and the value of information. *Journal of Risk and Uncertainty*, **40**, 133–145. doi:10.1007/s11166-010-9088-7
- So, N., & Stuphorn, V. (2010) Supplementary eye field encodes option and action value for saccades with variable reward. *Journal of Neurophysiology*, **104**, 2634–53. doi:10.1152/jn.00430.2010
- So, N., & Stuphorn, V. (2012) Supplementary eye field encodes reward prediction error. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, **32**, 2950–63. doi:10.1523/JNEUROSCI.4419-11.2012
- Sobel, D. M., Tenenbaum, J. B., & Gopnik, A. (2004) Children’s causal inferences from indirect evidence: Backwards blocking and Bayesian reasoning in preschoolers. *Cognitive Science*, **28**, 303–333. doi:10.1016/j.cogsci.2003.11.001
- Starkey, P. (1992) The early development of numerical reasoning. *Cognition*, **43**, 93–126. doi:10.1016/0010-0277(92)90034-F
- Steelandt, S. (2012) Le développement des compétences économiques chez l’enfant. *Thèse de doctorat, Université de Strasbourg.*
- Steelandt, S., Broihanne, M.-H., Romain, A., *et al.* (2013) Decision-making under risk of loss in children. *PloS One*, **8**, e52316. doi:10.1371/journal.pone.0052316
- Steelandt, S., Dufour, V., Broihanne, M.-H., *et al.* (2011) Can monkeys make investments based on maximized pay-off? *PloS One*, **6**, e17801. doi:10.1371/journal.pone.0017801
- Steelandt, S., Thierry, B., Broihanne, M.-H., *et al.* (2012) The ability of children to delay gratification in an exchange task. *Cognition*, **122**, 416–25. doi:10.1016/j.cognition.2011.11.009
- Stephens, D. (1981) The logic of risk-sensitive foraging preferences. *Animal Behaviour*, **29**, 628–629.
- Stevens, J. R. (2008) The evolutionary biology of decision making. Published in *Better than conscious? Decision making, the human mind, and implications for institutions*, ed. Christoph Engel and Wolf Singer (Cambridge, MA: The MIT Press, 2008), pp. 285-304.

- Stevens, J. R. (2010) Rational decision making in primates : the bounded and the ecological. In: *Primate Neuroethology*, Oxford Uni., pp. 96–116.
- Stone, W. L., McMahon, C. R., Yoder, P. J., *et al.* (2007) Early Social-Communicative and Cognitive Development of Younger Siblings of Children With Autism Spectrum Disorders, **161**, 384–390.
- Suddendorf, T., & Whiten, A. (2001) Mental evolution and development: Evidence for secondary representation in children, great apes, and other animals. *Psychological Bulletin*, **127**, 629–650. doi:10.1037/0033-2909.127.5.629
- Sumiyama, K., Kitano, T., Noda, R., *et al.* (2000) Gene diversity of chimpanzee ABO blood group genes elucidated from exon 7 sequences. *Gene*, **259**, 75–79.
- Taylor, L. R. (1961) Aggregation, Variance and the Mean. *Nature*, **189**, 732–735. doi:10.1038/189732a0
- Taylor, L. R., Woiwod, I. P., & Perry, J. N. (1978) The Density-Dependence of Spatial Behaviour and the Rarity of Randomness. *The Journal of Animal Ecology*, **47**, 383. doi:10.2307/3790
- Teoderescu, K., Amir, M., & Erev, I. (2013) The experience–description gap and the role of the inter decision interval. In: *Decision Making: Neural and Behavioural Approaches* (ed Progress in Brain Research, V. 202), Vol. 202, pp. 99–115. Elsevier.
- Thierry, B. (2007) Unity in diversity: Lessons from macaque societies. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, **16**, 224–238. doi:10.1002/evan.20147
- Tinbergen, N. (1963) On aims and methods of ethology. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, **20**, 410–433.
- Tom, S. M., Fox, C. R., Trepel, C., *et al.* (2007) The neural basis of loss aversion in decision-making under risk. *Science*, **315**, 515–518. doi:10.1126/science.1134239
- Tomasello, M. (2000) Primate Cognition: Introduction to the Issue. *Cognitive Science*, **24**, 351–361. doi:10.1207/s15516709cog2403_1
- Tomasello, M., & Call, J. (1994) Social cognition of monkeys and apes. *American Journal of Physical Anthropology*, **37**, 273–305. doi:10.1002/ajpa.1330370610
- Tomasello, M., & Carpenter, M. (2007) Shared intentionality. *Developmental Science*, **10**, 121–5. doi:10.1111/j.1467-7687.2007.00573.x
- Tomasello, M., & Herrmann, E. (2010) Ape and Human Cognition: What’s the Difference? *Current Directions in Psychological Science*, **19**, 3–8. doi:10.1177/0963721409359300

- Toubia, O., Johnson, E., Evgeniou, T., *et al.* (2013) Dynamic Experiments for Estimating Preferences: An Adaptive Method of Eliciting Time and Risk Parameters. *Management Science*, **59**, 613–640. doi:10.1287/mnsc.1120.1570
- Tversky, A., & Kahneman, D. (1974) Judgment under uncertainty: Heuristics and biases. *Science*, **185**, 1124–1131.
- Tversky, A., & Kahneman, D. (1981) The framing of decisions and the psychology of choice. *Science*, **211**, 453–458.
- Tversky, A., & Kahneman, D. (1986) Rational choice and the framing of decisions. *Journal of Business*, **59**, 251-278.
- Tversky, A., & Kahneman, D. (1992) Advances in prospect theory: Cumulative representation of uncertainty. *Journal of Risk and Uncertainty*, **5**, 297–323. doi:10.1007/BF00122574
- Uher, J., Asendorpf, J. B., & Call, J. (2008) Personality in the behaviour of great apes: temporal stability, cross-situational consistency and coherence in response. *Animal Behaviour*, **75**, 99–112. doi:10.1016/j.anbehav.2007.04.018
- Upton, D. J., Bishara, A. J., Ahn, W., *et al.* (2012) Propensity for risk taking and trait impulsivity in the Iowa Gambling Task. *Personality and Individual Differences*, **50**, 492–495. doi:10.1016/j.paid.2010.11.013.Propensity
- Van Duijvenvoorde, A. C. K., Jansen, B. R. J., Bredman, J. C., *et al.* (2012) Age-related changes in decision making: comparing informed and noninformed situations. *Developmental Psychology*, **48**, 192–203. doi:10.1037/a0025601
- Van Leijenhorst, L., Westenberg, P. M., & Crone, E. a (2008) A developmental study of risky decisions on the cake gambling task: age and gender analyses of probability estimation and reward evaluation. *Developmental Neuropsychology*, **33**, 179–96. doi:10.1080/87565640701884287
- Vehanen, T. (2003) Adaptive flexibility in the behaviour of juvenile Atlantic salmon: short-term responses to food availability and threat from predation. *Journal of Fish Biology*, **63**, 1034–1045. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00228.x
- Vieider, F. M. (2009) The effect of accountability on loss aversion. *Acta Psychologica*, **132**, 96–101. doi:10.1016/j.actpsy.2009.05.006
- Viscusi, W., & Chesson, H. (1999) Hopes and fears: the conflicting effects of risk ambiguity. *Theory and Decision*, **47**, 157–184. doi:10.1023/A:1005173013606
- Viscusi, W., & Evans, W. (1990) Utility functions that depend on health status: estimates and economic implications. *The American Economic Review*, **80**, 353–374.

- Vlamings, P. H. J. M., Hare, B., & Call, J. (2010) Reaching around barriers: the performance of the great apes and 3-5-year-old children. *Animal Cognition*, **13**, 273–85. doi:10.1007/s10071-009-0265-5
- Volz, K. G., & Gigerenzer, G. (2012) Cognitive Processes in Decisions Under Risk are not the Same as in Decisions Under Uncertainty. *Frontiers in Neuroscience*, **6**, 105. doi:10.3389/fnins.2012.00105
- Von Neumann, J., & Morgenstern, O. (1944) *Theory of Games and Economic Behavior*.
- Vonk, J., Torgerson-White, L., McGuire, M., et al. (2014) Quantity estimation and comparison in western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Animal Cognition*, **17**, 755–65. doi:10.1007/s10071-013-0707-y
- Vrecko, D., & Langer, T. (2009) What are Investors Willing to Pay to Customize Their Investment Product? Available at SSRN 1527381. doi:10.2139/ssrn.1527381
- Wakker, P. P. (2010) *Prospect Theory*, Cambridge., p. 519. Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511779329
- Wang, H., & Hanna, S. (1997) Does risk tolerance decrease with age. *Financial Counseling and Planning*, **8**, 27–32.
- Warneken, F., Chen, F., & Tomasello, M. (2006) Cooperative activities in young children and chimpanzees. *Child Development*, **77**, 640–63. doi:10.1111/j.1467-8624.2006.00895.x
- Watson, K. K., Ghodasra, J. H., & Platt, M. L. (2009) Serotonin transporter genotype modulates social reward and punishment in rhesus macaques. *PloS One*, **4**, e4156. doi:10.1371/journal.pone.0004156
- Weber, E. U., & Hsee, C. K. (2000) Culture and Individual Judgment and Decision Making. *Applied Psychology: An International Review*, **49**, 32–61.
- West, R. F., Toplak, M. E., & Stanovich, K. E. (2008) Heuristics and biases as measures of critical thinking: Associations with cognitive ability and thinking dispositions. *Journal of Educational Psychology*, **100**, 930–941. doi:10.1037/a0012842
- Wilke, A., & Barrett, H. C. (2009) The hot hand phenomenon as a cognitive adaptation to clumped resources. *Evolution and Human Behavior*, **30**, 161–169. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2008.11.004
- Wilke, A., & Todd, P. M. (2012) The evolved foundations of decision- making. In: *Judgment and Decision Making as a Skill: Learning, Development and Evolution*, Cambridge., pp. 3–27. Cambridge, MA.

- Wimmer, H. (1983) Beliefs about beliefs: Representation and constraining function of wrong beliefs in young children's understanding of deception. *Cognition*, **13**, 103–128. doi:10.1016/0010-0277(83)90004-5
- Wood, J. N., Glynn, D. D., Phillips, B. C., *et al.* (2007) The perception of rational, goal-directed action in nonhuman primates. *Science*, **317**, 1402–5. doi:10.1126/science.1144663
- Wrangham, R., Chapman, C. A., Clark-Akadi, A. P., *et al.* (1996) Social ecology of Kanyawara chimpanzees: implications for understanding the costs of great ape groups. In: *Great Ape Societies*, Cambridge., pp. 45–57.
- Wu, G., & Gonzalez, R. (1996) Curvature of the probability weighting function. *Management Science*, **42**, 1676-1690.
- Xiong, W. (2014) Games under Ambiguous Payoffs and Optimistic Attitudes. *Journal of Applied Mathematics*, **2014**, 1–10. doi:10.1155/2014/531987
- Xu, F., & Spelke, E. S. (2000) Large number discrimination in 6-month-old infants. *Cognition*, **74**, 1–11.
- Yaari, M. (1987) The dual theory of choice under risk. *Econometrica: Journal of the Econometric Society*, **55**, 95–115.
- Yamada, H., Tymula, A., Louie, K., *et al.* (2013) Thirst-dependent risk preferences in monkeys identify a primitive form of wealth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**, 15788–93. doi:10.1073/pnas.1308718110
- Zeisberger, S., Vrecko, D., & Langer, T. (2010) Measuring the time stability of Prospect Theory preferences. *Theory and Decision*, **72**, 359–386. doi:10.1007/s11238-010-9234-3

Annexe

Article 6

*Decision-making under risk
of loss in children*

Synthèse de l'article 6 : Comment les enfants appréhendent-ils une situation risquée ?

Cette dernière étude s'inscrit dans une thématique majeure de l'économie expérimentale, celle du choix individuel en situation de risque. Bien que beaucoup étudié chez l'homme adulte, les préférences face au risque / les décisions en situation risquée reste encore peu étudiées chez l'enfant. Pourtant, les comportements observés chez les enfants ne sont pas forcément similaires à ceux chez les adultes, et plusieurs facteurs peuvent expliquer ce constat. L'enfant peut ne pas avoir les capacités cognitives nécessaires (savoir compter, estimer des quantités, etc.) ou suffisamment d'expériences de ce type de situation (les dons et les échanges sont souvent limités au cadre familial ou amical). En effet, chez l'Homme, la maturation cognitive est un processus long qui débute dès la naissance et se poursuit encore jusqu'à l'adolescence.

L'objectif de cette étude est d'évaluer les facteurs utilisés par les enfants (âgés de 3 à 8 ans) lorsqu'ils effectuent des choix en situation risquée et si ces facteurs sont similaires à ceux utilisés par les adultes. Sachant que les capacités cognitives se développent à cette période, il s'agit également de détecter à quel âge les enfants sont capables d'estimer leurs chances de gains et ainsi de maximiser leurs bénéfices. L'objectif est également de préciser si les biais cognitifs rencontrés chez les adultes lors des choix économiques (aversion à la perte ou attirance pour le risque par exemple) peuvent déjà être décelés à un âge précoce. Pour cela, l'application de modèles économiques de prise de décision chez l'être humain, la théorie de l'espérance d'utilité (EUT) et la théorie des perspectives (CPT), ont permis de mesurer leur degré d'aversion au risque et à la perte.

Des enfants âgés de 3 à 8 ans ont donc été testés dans un jeu d'échange qui mimait une situation risquée, et au cours de laquelle il pouvait gagner ou perdre des gâteaux. Le protocole était identique à celui utilisé avec les primates non humains (Chapitre 3, Article 1). A chaque essai, le sujet recevait un gâteau de taille moyenne qu'il pouvait garder (option sûre) ou échanger dans une loterie (option risquée). Les loteries présentées au sujet offraient des chances de gains (gâteau de taille supérieure à celui de l'option sûre) et de pertes (gâteau de taille inférieure à celui de l'option sûre) variables. Pour aider les plus jeunes enfants à

comprendre la tâche, les loteries étaient présentées de façon ordonnées. Pour contrôler l'effet potentiel de la présentation des loteries, les enfants étaient répartis en deux groupes. Dans le premier groupe, les sujets commençaient avec des loteries offrant de faibles probabilités de gains mais croissantes jusqu'à la moitié du jeu puis décroissante (ils étaient placés dans le domaine des pertes en début d'expérience). Dans le second groupe, les sujets commençaient avec des loteries offrant de fortes probabilités de gains mais décroissantes jusqu'à la moitié du jeu puis croissantes à nouveau (ils étaient donc placés dans le domaine des gains en début d'expérience).

La première différence observée concerne l'âge des enfants : les moins de 5 ans ont très peu joué (moins de 50% d'échange dans la loterie où ils avaient 100% de chances de gain) et n'ont pas utilisé les probabilités pour prendre leur décision. En revanche, les enfants âgés de 5 ans ou plus se sont d'abord basés sur les chances de gains et de pertes des loteries avant de prendre la décision d'échanger ou non. La justesse des choix semble s'améliorer avec l'âge, puisque lors des deux loteries contrôle (100% gains ou 100% de pertes), ils échangent de plus en plus systématiquement pour un gain sûr et de moins en moins pour une perte sûre. Néanmoins, les résultats n'indiquent pas de différences significatives dans le comportement d'échange de manière globale entre 5 et 8 ans.

Ensuite, la proportion de choix de la loterie face au gain certain est significativement plus importante lorsque les choix sont proposés en séquence décroissante que lorsqu'ils le sont en séquence croissante d'espérance mathématique. Cet effet est connu dans la littérature sous le nom d'effet de présentation (*framing effect*). Enfin, quels que soient la condition et l'âge, tous les enfants ont présenté une aversion à la perte de l'ordre de 2 (c'est-à-dire qu'il faut en moyenne 2 gains pour compenser le poids psychologique d'1 perte).

Ces résultats mettent en évidence d'une part que le développement des capacités cognitives est nécessaire pour ajuster sa prise de décision, et que les jeunes enfants (3 et 4 ans), n'arrivent pas encore à intégrer les probabilités dans leurs décisions. Ainsi, les enfants de moins de cinq ans ont une perception d'une situation risquée différente de celle des enfants plus âgés, et des adultes, ce qui peut avoir un impact direct sur leur vie quotidienne. Les jeunes enfants sont également sensibles à l'effet de présentation, il faut donc en tenir compte lors des études concernant les préférences des enfants en situation risquée

Decision-Making under Risk of Loss in Children

Sophie Steelandt^{1,2}, Marie-Hélène Broihanne³, Amélie Romain^{1,2}, Bernard Thierry^{1,2}, Valérie Dufour^{1,2,4*}

1 Centre National de la Recherche Scientifique, Département Ecologie, Physiologie et Ethologie, Strasbourg, France, **2** Université de Strasbourg, Institut Pluridisciplinaire Hubert Curien, Strasbourg, France, **3** Laboratoire de Recherche en Gestion et Économie, EM Strasbourg Business School, Université de Strasbourg, Strasbourg, France, **4** SPRG, Centre for Social Learning and Cognitive Evolution, Scottish Primate Research Group, School of Psychology, University of St-Andrews, St. Andrews, United Kingdom

Abstract

In human adults, judgment errors are known to often lead to irrational decision-making in risky contexts. While these errors can affect the accuracy of profit evaluation, they may have once enhanced survival in dangerous contexts following a “better be safe than sorry” rule of thumb. Such a rule can be critical for children, and it could develop early on. Here, we investigated the rationality of choices and the possible occurrence of judgment errors in children aged 3 to 9 years when exposed to a risky trade. Children were allocated with a piece of cookie that they could either keep or risk in exchange of the content of one cup among 6, visible in front of them. In the cups, cookies could be of larger, equal or smaller sizes than the initial allocation. Chances of losing or winning were manipulated by presenting different combinations of cookie sizes in the cups (for example 3 large, 2 equal and 1 small cookie). We investigated the rationality of children’s response using the theoretical models of Expected Utility Theory (EUT) and Cumulative Prospect Theory. Children aged 3 to 4 years old were unable to discriminate the profitability of exchanging in the different combinations. From 5 years, children were better at maximizing their benefit in each combination, their decisions were negatively induced by the probability of losing, and they exhibited a framing effect, a judgment error found in adults. Confronting data to the EUT indicated that children aged over 5 were risk-seekers but also revealed inconsistencies in their choices. According to a complementary model, the Cumulative Prospect Theory (CPT), they exhibited loss aversion, a pattern also found in adults. These findings confirm that adult-like judgment errors occur in children, which suggests that they possess a survival value.

Citation: Steelandt S, Broihanne M-H, Romain A, Thierry B, Dufour V (2013) Decision-Making under Risk of Loss in Children. PLoS ONE 8(1): e52316. doi:10.1371/journal.pone.0052316

Editor: Antonio Verdejo García, University of Granada, Spain

Received: July 10, 2012; **Accepted:** November 14, 2012; **Published:** January 9, 2013

Copyright: © 2013 Steelandt et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: The research was supported by a grant from the Agence Nationale de la Recherche (ANR-08-412 BLAN-0042-01). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: valerie.dufour@iphc.cnrs.fr

Introduction

Individuals are regularly faced with fluctuations of their economic or general environment which are akin to situations of risk. When confronted to such random outcomes – the potential loss of money for example – they have to evaluate the odds of success, and to take the best decision. Natural selection likely shaped decision rules that help coping with risks [1], and it is expected that decision-making tends toward optimality [2], [3]. Decision-making under risk is a well-studied question in economics, where losses can be at stake. According to Knight [4] a risky situation is, as opposed to an uncertain one, a situation where probabilities are well known, like in a lottery in which the probability of occurrence of each outcome is known – for example: 50% chances to win. A risky context is also different from an ambiguous one where only partial information is available about the odds – for example when the only subject’s knowledge about the lottery outcomes is a chance of winning comprised between 50% and 100% [5].

In the realm of decision making under risk, the classical models in economics have long been based on the assumption that humans are rational decision-makers: when faced with a lottery game individuals should evaluate the odds of winning and losing before buying a ticket, and they should only chose the lottery when the expected outcome is favorable. Studies in experimental

economics have repeatedly shown, however, that human rationality can be affected by judgment errors, meaning that decision-making is not always optimal with regard to the maximization of profit [6]. For example, individuals do not necessarily exhibit the same pattern of response according to the domain of risk; some may be risk seekers when they practice a dangerous sport, and altogether be risk adverse when buying an insurance against some very unlikely disasters. Another usual departure from rationality is the pattern of loss aversion, where losses affect individuals more than gains; to equate the psychological weight of a loss, their potential gain must be worth two times the loss [7] and this coefficient was found stable in several experimental setups [7], [8]. Individuals’ decisions can be strongly affected by loss aversion and by other judgment errors in risky contexts. Another judgment error is probability distortion. For instance, individual over-evaluate the probability of winning in state lotteries or, in the same vein, they underweight losing probabilities, possibly because they are optimistic. Overweighting losses may appear little rational at first sight, but it makes sense in critical situations. “It is better to be safe and believe that a tiger is nearby rather than believe that no tiger is nearby and be sorry if it turns out you’re wrong” (from [9], p 62). This “better be safe than sorry” strategy likely lies on rules of thumb which maximize survival rather than immediate benefits [9]. Thus, while judgment errors may not be optimal in term of immediate maximization of resources, they can represent a

selected trait that once had an important positive survival value. Using a rule of thumb may be especially relevant for children who may fail to understand the risky nature of their surroundings. It could prevail when rational evaluation of surroundings is not yet fully matured. Little is known about the emergence of judgment errors in children, but if they represent a remnant of a once survival mechanisms we should expect that they appear early in childhood.

Attitudes towards risk are known to develop with age [10] and a common observation is that children are greater risk takers than adults [10–13]. Children are arguably less experienced regarding the negative consequences of a risky decision. They may also lack the cognitive maturation required for accurately evaluating risks [10]. The study of risk sensitivity in children requires a two-fold approach. First, we need to evaluate the rationality of their decision-making in a risky context. Second, if decisions are not always rational, we need to decipher whether they are substantiated by judgment errors and to what extent. To this aim we need to consider the models of decision making elaborated in classical economy for adults. The Expected Utility Theory (EUT), introduced by von Neumann and Morgenstern [14], states that individuals choose among risky prospects by comparing their expected utility values, based on their respective probabilities (see [15]). According to EUT, a rational individual who is offered a choice between a lottery and a certain amount is supposed to choose the option maximizing his expected utility. Moreover, if children behave as rational decision-makers, we should expect that they do not distort probabilities, and that they do not exhibit loss aversion. Adults are generally rational decision-makers [16], but their decisions sometimes deviate from EUT predictions [6], [17]. For instance, human buy lottery tickets although, according to EUT, the expected value of the game is negative. In this context, they overweigh the probability of unlikely outcomes [6], [7], [18]. Cumulative Prospect Theory (CPT) was developed to account for these judgment errors. CPT differs from EUT in two ways. On the one hand, value is assigned to outcomes relative to a reference point rather than to final wealth [7] so that they are evaluated in terms of gains and losses and losses are weighted more heavily than gains. On the second hand, the model includes a non linear probability weighting function, which takes into account the fact that individuals distort probabilities: overweighing chances in the domain of losses, underweighing them in the domain of gains. An understanding of risk similar to the adult is found at around 11–12 years of age [10–12], [19], and several errors in judgment have been reported in adolescents [20–22]. While adolescents have the mean to evaluate the risk inherent to a given context, their decisions are strongly affected by a heightened emotional responsiveness that is typically aroused in situation of risk or when gains are at stakes. This affective decision-making [23] is thought to frequently overrule a more rational evaluation, which would explain risk-seeking conducts at youth age. In that respect, adolescents represent a “special case” in the study of attitudes towards risk.

Children as young as 2 years of age can enter in exchanges with experimenters [24], and from 4–5 years they display a good intuitive understanding of probability concepts in risky decision-making [25–27]. Harbaugh et al. [10] tested 5- to 13-year-old children in a game where they could choose between a sure outcome (gain or loss) and a lottery with the same expected value. Winning led to obtain tokens that could be used afterwards to buy toys. They found that children underweighted low-probability events and overweighed high-probability ones. However, these results cannot be generalized in the context of EUT or CPT since children based their value judgment on secondary reinforcement

and not on a direct evaluation of utility. Besides, the occurrence of other judgment errors such as loss aversion and their strength was not estimated.

In this study we tested the attitude towards risk of children aged between 3 and 9 years in a simple choice task between a lottery and a certain outcome. Children were first endowed with an initial piece of cookie (the certain outcome) that they could exchange for the content of one cup chosen at random among six visible (the lottery). The food rewards contained in the cups could be larger, equivalent, or smaller in size than the initial endowment making it possible to evaluate directly the utility of the outcome. We manipulated the chances to win or lose and recorded the children choices. By confronting their choices to the predictions from either EUT which assumes rational decision-making, or from CPT which assumes probability distortion and loss aversion, we aimed at deciphering 1) if children decision-making is fully rational in a risky context (i.e. allowing them to maximize their expected utility as predicted by the EUT model), and if not 2) whether their judgment is affected by known judgment errors and how early they occur. If judgment errors indeed possess a survival value, and once compensated for a slow maturation of the brain, they should be detectable early on in children.

Methods

Ethics Statement

Ethical authorization to work with children was given by the University of St-Andrews ethics committee, UTREC (reference n°PS5528). Parents were given a letter describing the general purpose of the study and written parental consent was required for children to participate in the tests. Participation was on an unpaid, voluntary basis, but children kept the sweets that they won during the testing session. A video camera recorded the session after parental written consent had been obtained.

Participants and conditions

A sample of 288 children was divided into six age-groups: 3 years old (mean age \pm SEM = 42.3 \pm 2.2 months), 4 years old (mean age = 54.3 \pm 4.2), 5 years old (mean age = 65.5 \pm 1.9), 6 years old (mean age = 78.0 \pm 3.4), 7 years old (mean age = 89.3 \pm 3.6) and 8 years old (mean age = 100.0 \pm 4.0). Equal numbers of girls and boys were tested in each of groups. Twelve additional children whose parents had given consent were tested, but were excluded from the dataset analyzed for being outside of the appropriate age ranges, or for not paying attention to the tests. Participants were European, with English as their first language. The experiment took place at the Living Links to Human Evolution' Research Centre in Edinburgh zoo. Children were recruited upon their visit to the “Budongo trail”.

Tests were conducted in a small area (2.5 \times 2 m) limited by four occluders allowing an entire visual seclusion from public. Children were individually tested while seated on a chair or on their parent's lap in front of a square table (1 \times 1 m). The apparatus consisted of six aligned plastic cups containing pieces of cookies of various dimensions (Figure 1).

Exchange procedure

The experimenter was unfamiliar to the children. Before testing, the experimenter introduced herself to the child to put them at ease. Only one parent was allowed to stay with the child during testing. Parents were instructed not to interfere by initiating communication or interactions during testing; if a child sought interaction with parents, they were asked to draw the child's attention back to the experimenter without directing her/his

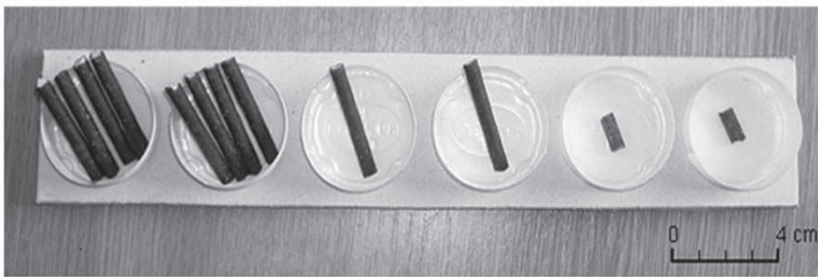


Figure 1. Six plastic cups containing pieces of cookies of various dimensions: two pieces of cookie of 4×2×0.5 cm (sequence of four 4×0.5×0.5 cm - left position), two pieces of cookie of 4×0.5×0.5 cm (middle position) and two pieces of cookie of 1×0.5×0.5 cm (right position) corresponding to the combination of rewards # 4. doi:10.1371/journal.pone.0052316.g001

response or give any hints of what s/he was supposed to do. If the child wanted to interact with the experimenter, she repeated the instructions and encouraged her/him to redirect her/his attention to the task. During testing children were seated on a chair across from the experimenter.

The experiment lasted approximately 20 minutes. During the training phase, each child was asked to indicate a preference for either a small piece of cookie of dimension 1×0.5×0.5 cm or a larger piece of cookie of dimension 4×0.5×0.5 cm. Each child selected the larger reward. Then, the child was given the small piece of cookie, and was invited to return it to obtain the larger one. If the child exchanged successfully, the test started. If s/he failed, the request was repeated twice. If nothing happened after 5 s, testing ended. We did not control for the level of hunger of children. However, subjects were given a plastic bag, and they were informed that they could save for later the cookie that they received.

In each trial the experimenter first presented in one hand the initial piece of cookie of 4×0.5×0.5 cm, and in the other six aligned plastic cups containing pieces of cookie of various dimensions: 1×0.5×0.5 cm (small size), 4×0.5×0.5 cm (medium size) and 4×2×0.5 cm (large size - sequence of four 4×0.5×0.5 cm pieces of cookies) (Figure 1). The experimenter gave the initial medium piece of cookie to the child, and held out her empty hand offering the child the chance to give the initial item back “Here is a piece of cookie and here are others cookies. Do you prefer to keep the cookie or do you want to swap it to have one of these one?”. If the child returned it, s/he received the content of one cup chosen randomly. (randomization was implemented prior to the session using a software, www.randomizer.org). If the child chose to keep the initial item, the experimenter ended the trial, allowing the child to consume the initial item or store it into a bag (the child was told that the bags could be used to store the cookies so that the child could take them with him after the game). Whatever the choice of the child, the experimenter proceeded with the next trial.

The probability to lose and to gain was manipulated via 11 combinations of two trials each (Table 1). A first half of children were run in Condition A presenting a step by step decrease in the chances to win from combinations # 0 to # 10 then a step by step increase in the chances to win from combinations # 10 to # 0. The other half was run in Condition B presenting first gradually increasing chances to win then decreasing chances.

Analysis procedure and theoretical predictions

Economic theoretical models require individuals to respect first-order stochastic dominance which translate in our study by always exchanging when 100% chances of winning and never exchanging

when 100% chances of losing. In our dataset, 24.7% of the children always accepted to exchange at the combination # 0 (no loss) and always refused at the combination # 10 (no gain). Because the percentage of return at each combination between these children and the whole population was similar according to age, we further included the data of all the tested children in the models.

Von Neumann and Morgenstern [14] introduced the Expected Utility Theory (EUT) stating individual preferences with a mathematical function named as “utility function”. Under EUT, we assume that subjects evaluate values of outcomes in terms of utility, measured by the volume of each piece of cookie, because they are consumption amounts [28], [29]. The item volume of options x_i are weighted by their respective probabilities p_i , and compared by the individuals to determine their choice. Let $x = ((x_i, p_i), i = 1, \dots, n)$ denote a lottery where x_i is the i -th outcome, and p_i the corresponding probability. Rational individual who is offered a choice between the lottery x and a certain amount W is supposed to choose the option with the higher expected value maximizing their expected utility and to keep the certain amount if:

$$u(W) > E[u(x)] \Leftrightarrow u(W) > \sum_{i=1}^n p_i u(x_i)$$

As for the utility function we chose the power function $u(y) = y^\delta, \mu y$, because it allows to derive risk preferences of individuals. In this function, y is the quantity of item and δ is the risk aversion parameter. Evaluating each item value y is a straightforward way to measure the item volume. Indeed, smaller pieces of cookies of 1×0.5×0.5 cm were valued 0.25, pieces of cookie of 4×0.5×0.5 cm were valued 1, and larger pieces of cookie 4×2×0.5 cm were valued 4. As children could obtain only one piece of cookie among the six offered, the evaluation of each combination of rewards is also straightforward (Table 2). For instance, the combination # 3 containing 2 small, 1 medium and 3 large rewards was evaluated $E[u(\#3)] = (2/6 \times 0.25^\delta) + (1/6 \times 1^\delta) + (3/6 \times 4^\delta)$ in EUT.

In each trial the experimenter offered the medium item, and children had to choose between keeping it or giving it back in order to obtain one cup of rewards. According to EUT children should prefer the gamble to the medium item if the expected utility of the gamble exceeded the utility of the certain outcome (Table 2). For instance, in # 3 the gamble was preferred if $[(\#3)] > (1)^\delta$. Under the simpler assumption that children are risk neutral ($\delta = 1$), they should exchange rather than keep the medium item from combination # 0 to # 8 when the expected utility was equal to or higher than the utility of the certain initial amount (Table 2). Conversely, children should refuse to exchange in the last

Table 1. Number (#) and content of cups for each combination of rewards.

Combinations of rewards															
	#	Content of cups						#	Content of cups						
0	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L		
1	L	L	L	L	L	L	M	M	6	L	M	M	M	M	M
2	L	L	L	L	L	L	S	S	7	L	M	M	S	S	S
3	L	L	L	M	M	M	S	S	8	L	M	S	S	S	S
4	L	L	M	M	M	M	S	S	9	L	S	S	S	S	S
5	L	L	S	S	S	S	S	S	10	S	S	S	S	S	S

S (Small) indicates pieces of cookie of dimension 1×0.5×0.5 cm, M (Medium) indicates pieces of cookie of 4×0.5×0.5 cm, and L (Large) indicates pieces of cookie of 4×2×0.5 cm (sequence of four 4×0.5×0.5 cm pieces of cookie).
doi:10.1371/journal.pone.0052316.t001

combinations (# 9 and # 10) because the expected utility is lower than the utility of the certain outcome. If subjects are not risk neutral ($\delta \neq 1$), we need to assess a risk aversion parameter δ . Children are risk averse ($\delta < 1$) when, between two options with identical expected values, they prefer the safer option, and risk-seeking ($\delta > 1$) when they choose the risky option [30]. Detecting at which combination children become indifferent between the risky and the certain item can be used to infer the risk aversion parameter values.

Under Cumulative Prospect Theory (CPT), subjects evaluate the opportunity to play the lottery $x = ((x_i, p_i), i = 1, \dots, n)$ by computing a valuation function $V(x)$ defined as follows:

$$V(x) = V(x^+) + V(x^-) = \sum_{i=m+1}^n \pi_i^+ v(x_i) + \sum_{i=1}^m \pi_i^- v(x_i)$$

where $x^+ = \max(0, x)$; $x^- = -\max(0, -x)$

Table 2. Evaluation of each combination of rewards following the Expected Utility Theory (δ is the risk aversion parameter), with $\delta = 1$ (neutrality to risk).

#	EUT	$\delta = 1$	EUT evaluation ($\delta = 1$)
0	$4^\delta \cdot (6/6)$	4	EU > certain amount
1	$4^\delta \cdot (4/6) + 1^\delta \cdot (2/6)$	3	
2	$4^\delta \cdot (4/6) + 0.25^\delta \cdot (2/6)$	2.75	
3	$4^\delta \cdot (3/6) + 1^\delta \cdot (1/6) + 0.25^\delta \cdot (2/6)$	2.25	
4	$4^\delta \cdot (2/6) + 1^\delta \cdot (2/6) + 0.25^\delta \cdot (2/6)$	1.75	
5	$4^\delta \cdot (2/6) + 0.25^\delta \cdot (4/6)$	1.5	
6	$4^\delta \cdot (1/6) + 1^\delta \cdot (5/6)$	1.5	
7	$4^\delta \cdot (1/6) + 1^\delta \cdot (2/6) + 0.25^\delta \cdot (3/6)$	1.125	
8	$4^\delta \cdot (1/6) + 1^\delta \cdot (1/6) + 0.25^\delta \cdot (4/6)$	1	EU = certain amount
9	$4^\delta \cdot (1/6) + 0.25^\delta \cdot (5/6)$	0.875	EU < certain amount
10	$0.25^\delta \cdot (6/6)$	0.25	

From combination # 0 to # 7, the expected utility is superior to the certain amount, and children should exchange. For combination # 8, the expected utility is equal to the certain amount. For combinations # 9 and # 10, the expected utility is inferior to the certain amount, thus children should not exchange.

doi:10.1371/journal.pone.0052316.t002

The first element of CPT is to define x in terms of net gains and losses, and to rank the outcomes of the lottery in increasing order. The evaluation function is defined over these two domains with different decision weights π_i and a specific value function $v(\cdot)$. The value function is analogous to the utility function of EUT but is defined differently over gains and losses:

$$v(y) = \begin{cases} y^\alpha & \text{if } y \geq 0 \\ -\lambda y^\beta & \text{if } y < 0 \end{cases}$$

with $\lambda > 1$ (loss aversion) and $0 < \alpha, \beta \leq 1$ (diminishing sensitivity)

The value function is generally concave on gains, convex on losses, and kinked at 0. The loss aversion parameter λ indicates that subjects are loss averse if $\lambda > 1$, which means that in any choice where a loss of k is at stake, subjects accept the bet if the net potential gain is higher than λ times k . Tversky and Kahneman [8] experimentally identified a median value of $\lambda = 2.25$, indicating pronounced loss aversion. In our study this value would mean that children accepted to lose a medium piece of cookie if s/he could gain a piece of cookie with a size 2.25 times the medium piece of cookie.

Here, gains and losses were amounts of cookies that were directly consumed by children in excess or less than the reference consumption amount 1. To simplify, we used $\alpha = \beta = 1$ (for piecewise linear functions, Figure 2). For instance, for children using CPT in their choice, combination # 3 was perceived as an opportunity to realize 3 gains (3 large instead of 3 medium items), each evaluated 3 (4 - 1), and to incur 2 losses (2 small instead of 2 medium items), each evaluated -0.75 (0.25 - 1).

The second element explaining the choice of children using CPT in decision-making is the weighting parameter. Individuals use weights of outcomes instead of probabilities, represented by a non-linear function $w(\cdot)$ that is defined separately on the cumulative probability distribution of gains (+) and losses (-):

$$\pi_1^- = w^-(p_1)$$

$$\pi_i^- = w^-(F_x(x_i)) - w^-(F_x(x_{i-1})) = w^-\left(\sum_{j=1}^i p_j\right) - w^-\left(\sum_{j=1}^{i-1} p_j\right) \quad \text{for } 2 \leq i \leq m$$

$$\pi_n^+ = w^+(p_n)$$

$$\pi_i^+ = w^+(1 - F_x(x_{i-1})) - w^+(1 - F_x(x_i)) = w^+\left(\sum_{j=1}^i p_j\right) - w^+\left(\sum_{j=i+1}^n p_j\right) \quad \text{for } m < i < n$$

where F_x is the cumulative distribution function of lottery x . The probability weighting function put forward in the literature is generally inverse S-shaped. To simplify, we used $w^+(\cdot) = w^-(\cdot) = w$

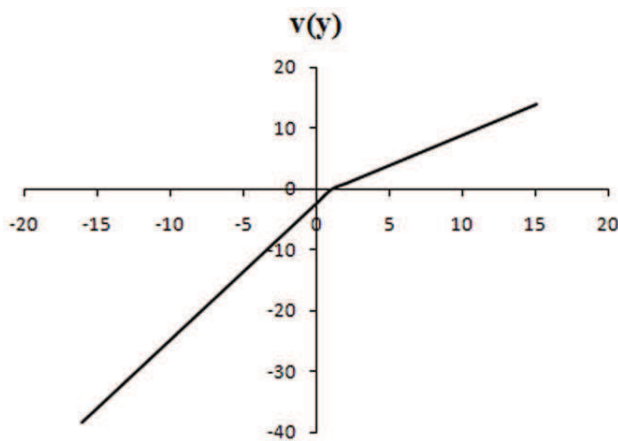


Figure 2. Kahneman and Tversky evaluation function for $\alpha = \beta = 1$, $\lambda = 2.25$, and a reference point of 1.
doi:10.1371/journal.pone.0052316.g002

(.) and made our computations with the Tversky and Kahneman [8] probability weighting function:

$$w(p) = \frac{p^\gamma}{(p^\gamma + (1-p)^\gamma)^{1/\gamma}}$$

where γ is the probability distortion parameter, $w(0) = 0$ and $w(1) = 1$

This specific probability weighting function takes the shape of an inverse S if $0 < \gamma < 1$, which is a common characteristic of all weighting functions [31]. In this function, γ both controls for the level of the inflexion point and for the curvature. Tversky and Kahneman [8], Camerer and Ho [32] and Wu and Gonzalez [33] have estimated the weighting function to a value of 0.56, 0.61 and 0.71, respectively. Figure 3a gives an example with a value $\gamma = 0.6$ estimated by Tversky and Kahneman, meaning that subjects perceive low probabilities (under 0.35) higher and high probabilities (over 0.35) lower than their actual value. In adults, studies showed risk-seeking over small-probability gains and high-probability losses, and risk-aversion over high-probability gains and small-probability losses [8].

The evaluation of each combination deeply depends on values chosen for γ and λ . Table 3 presents CPT evaluations of all combinations of rewards with no probability distortion, i.e. $\gamma = 1$, and with no loss aversion, i.e. $\lambda = 1$. For instance, for $\gamma = 1$ (no probability distortion as $w(p) = p$) and $\lambda = 2.25$ (loss aversion), we would get $V(\# 3) = 1.88$ which would indicate that, according to CPT, children should accept to exchange the initial item. A negative value would indicate that children should keep the initial item.

Results

The decision to exchange was affected by age (GLM, $z = 2.6$, $p < 0.001$), the younger children exchanging less than the older children (Figure 3). This was particularly true for the 3- and 4-year-olds (percentage of return = 25.8% and 42.2%) compared to other groups (5 years: 54.3%; 6 years: 58.2%; 7 years: 56.3% and 8 years: 56.9%; Table 4). Children exchanged more (GLM, $z = 1.4$, $p < 0.001$) for “winning only” (64.1%, combination # 0) and “zero chances to lose” combinations (54.5%, combination # 6) than for “losing only” combination (26.2%; combination # 10).

A combined effect of age and combination affected their responses. Before 5 years, children discriminated only between “no chances to win” (combination # 10) and “no loss” (combinations # 0 and/or # 1). Above 5 years, all age groups discriminated between “no loss” (combination # 0) and “no win” (combination # 1), and both these combinations were significantly discriminated from most of the others (Table 5). With respect to conditions – condition A with increasing chances to win then decreasing chances, and condition B with decreasing chances then increasing – we observed a framing effect; children starting with winning combinations exchanged more often than children starting with losing combinations (GLM, $z = 2.2$, $p < 0.05$). Exchange rates were low for combinations with highest probability of loss (# 9 and # 10) regardless of the condition (GLM interaction condition x combination, $z = 1.2$, $p < 0.001$).

We further assessed the effect of age, probability of winning P_G , probability of losing P_L , and variables resulting from previous outcomes (O_P : outcome received at the previous trial, O_S : cumulative outcome since the start of the mid-condition, O_{CUM} : cumulative outcome since the start of the testing session) on the response of children. There was no significant effect of outcomes on the percentage of exchange (GLM, O_P : $z = 0.7$, $p = 0.18$; O_S : $z = 0.1$, $p = 0.99$; O_{CUM} : $z = 0.1$, $p = 0.94$). Age (GLM, $z = 5.8$, $p < 0.001$), and probabilities of winning (GLM, $z = 4.5$, $p < 0.001$) or losing (GLM, $z = -6.7$, $p < 0.001$) significantly affected responses (Table 6). The probability of losing affected the responses of the 5-, 6- and 7-year-olds more than any other factor. The 8-year-old children took both the probability of winning and the probability of losing into account. A similar trend was observed in 7-year-olds. The percentage or return decreased with decreasing expected utility and children exchanged significantly less often when the expected utility was inferior to the certain amount (i.e. 1, for the combinations # 9 and # 10).

In view of the previous results, we conducted analyses on the three age categories: 3–4 years, 5–6 years, and 7–8 years to test whether their response fitted with EUT. We compared the frequency of choices of the lottery against 50%, i.e. the frequency obtained if children decided randomly whether to exchange or not. In accordance with EUT the percentage of returned items for each age decreased from the combination of rewards # 0 to # 10. All children presented a percentage of return significantly smaller than 50% only for combination # 10 (Table 7), which was not consistent with EUT predicting that, under risk neutrality ($\delta = 1$), children should not exchange for combinations # 9 and # 10 (Table 2). Given that under EUT, risk neutrality could not explain the behaviour of children, we inferred a risk aversion parameter (δ) by detecting the combination at which the percentage of return became significantly lower than 50%. The low return rates of 3–4 years for most combinations (inferior to 50%) did not allow finding this value. For children aged 5–6 and 7–8 years, the certain loss combination (# 10) was the one for which the percentage dropped under 50% (Table 7); we found $\delta \geq 1.17$ which is > 1 and indicates that they were risk-seekers. However, risk-seeking children ($\delta > 1$) should also exchange at a higher rate in combination # 5 than in combination # 6 (risk-neutral children, $\delta = 1$, should exchange at the same rate for combinations # 5 and # 6 and risk-averse children, $\delta < 1$, should exchange at a lower rate in combination # 5 than in combination # 6, Table 2). Contrary to this prediction, children aged 5–6 and 7–8 years exchanged significantly more often for combination # 6 than # 5 (Student’s *t*-test, 5–6 years: $t_{47} = -3.67$, $p < 0.01$; 7–8 years: $t_{47} = -1.97$, $p < 0.05$, Table 7). Under EUT, no risk parameter value can explain both refusal to exchange for combination # 10, and preference to exchange for combination # 6 compared to # 5. This final result strongly

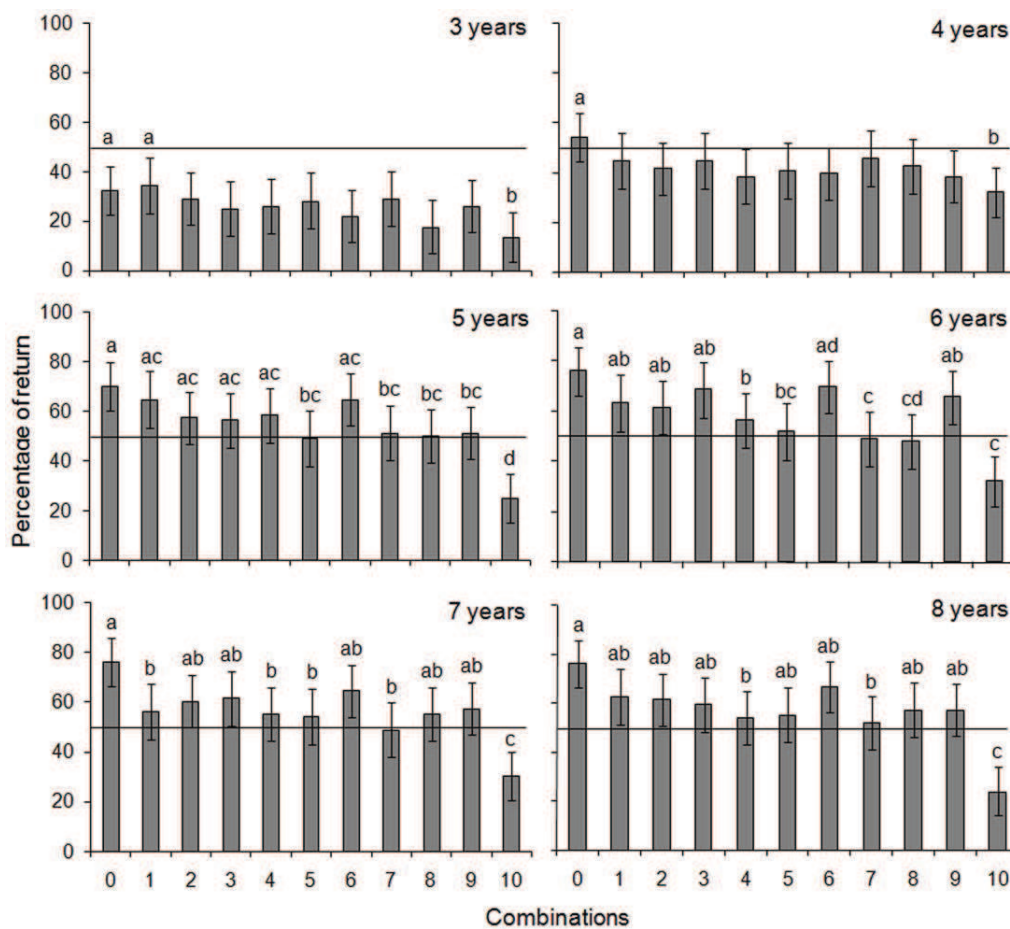


Figure 3. Percentage of returned items for each age according to the combination of rewards. The bar indicates the threshold of 50% of exchange. Combinations with no common letters differ significantly at $p < .05$.
doi:10.1371/journal.pone.0052316.g003

Table 3. Evaluation of each combination of rewards following the Cumulative Prospect Theory (without probability distortion and loss aversion).

#	CPT	CPT
	no probability distortion: $\gamma = 1$	no loss aversion: $\lambda = 1$
0	0	$6 \cdot (1-w(1))$
1	3	$6 \cdot (1-w(1/3))$
2	$4-0.5\lambda$	$6 \cdot (1-w(1/3))-3.375 \cdot w(1/3)$
3	$3-0.5\lambda$	$6 \cdot (1-w(1/2))-3.375 \cdot w(1/3)$
4	$2-0.5\lambda$	$6 \cdot (1-w(2/3))-3.375 \cdot w(1/3)$
5	$2-\lambda$	$6 \cdot (1-w(2/3))-3.375 \cdot w(2/3)$
6	1	$6 \cdot (1-w(5/6))$
7	$1-0.75\lambda$	$6 \cdot (1-w(5/6))-3.375 \cdot w(1/2)$
8	$1-\lambda$	$6 \cdot (1-w(5/6))-3.375 \cdot w(2/3)$
9	$1-1.25\lambda$	$6 \cdot (1-w(5/6))-3.375 \cdot w(5/6)$
10	$1-1.5\lambda$	$6 \cdot (1-w(1))-3.375 \cdot w(1)$

doi:10.1371/journal.pone.0052316.t003

indicates that children decisions could not be fully accounted for in a EUT framework.

To account for children’s deviation from the rational choice predicted by EUT, we investigated whether their response can be better explained by another theoretical model, the Cumulative Prospect Theory (CPT, Table 3). In this model, value is assigned to gains and losses relative to a reference point rather than to final wealth [7], [8]. Choices can depend on the level of the loss aversion parameter (λ) and the level (γ) of the weighting function parameter, i.e. how children distort probabilities. Although the utility of combinations # 5 and # 6 is equivalent, the presence of the potential for loss (presence of small pieces of cookies) in combination # 5, and its absence in combination # 6, may explain the responses of children. To examine this hypothesis, we first made the assumption of no probability distortion (fixing arbitrarily $\gamma = 1$), and we determined the corresponding level of the loss aversion parameter (λ) based on the return rate of the combinations # 5 and # 6. The return rate of children aged 5–6 and 7–8 was higher than 50% for combination # 5 and # 6 (albeit not significant for combination # 5, Table 7), thus we search the value of λ for which children accepted the gamble for both combinations, and for which they exchanged more for combination # 6 than # 5. We found $1 < \lambda \leq 2$ for both age categories (Figure 4a); this indicates that children aged over 5 were highly loss

Table 4. Comparisons of the mean percentage of return between the different age-groups using Tukey HSD pairwise comparison post-hoc tests.

age	Tukey HSD pairwise comparison test	
	Z value	p
3-4	3.37	0.13
3-5	5.94	<0.001
3-6	6.96	<0.001
3-7	6.40	<0.001
3-8	6.30	<0.001
4-5	2.59	<0.05
4-6	3.61	<0.05
4-7	3.03	<0.01
4-8	2.96	<0.01
5-6	1.03	0.91
5-7	0.42	0.99
5-8	0.39	0.99
6-7	-0.62	0.99
6-8	-0.64	0.98
7-8	-0.03	1

doi:10.1371/journal.pone.0052316.t004

averse: when a loss was at stake, subjects accepted to exchange if the net potential gain was higher than at least 1 to 2 times the loss.

If we make the assumption of no loss aversion (fixing arbitrarily $\lambda = 1$), we can employ the Kahneman and Tversky's probability weighting function in order to find γ , the probability distortion

parameter. For both age groups, we determined the value of γ for which children accepted the gamble for combinations # 5 and # 6, but exchanged more for combination # 6 than # 5. We found $0.32 < \gamma < 1$ for both age groups (Figure 4b). This value points at a strong probability distortion. The function takes the shape of an inverse S-shaped with an inflexion point close to a probability of 0.15; individuals perceived low probabilities under 0.15 higher than their actual value, and high probabilities over 0.15 lower than their actual value (Figure 5b). However, for these values of γ we cannot explain why children rejected the gamble for combination # 10.

The loss aversion parameter λ and the probability distortion parameter γ can also be assessed together. For both categories, we determined the values of λ and γ based on the conditions previously used, i.e. the return rate of combinations # 5 and # 6, and the combination after which children rejected the gamble. We found that values of γ were acceptable only when $\lambda > 1$ (Figure 4c), indicating that loss aversion was critical in the choices of 5–6 and 7–8 years old. For the probability distortion parameter, all values of γ were acceptable ($<$ or $>$); Figure 4c). For instance, $\lambda = 2.5$ and $\gamma = 0.6$ meant that children were loss averse, and overweighted low-probability events while underweighting high-probability ones. As another example for acceptable values, $\lambda = 1.5$ and $\gamma = 1.3$ meant that children were loss averse, and underweighted low-probability events while overweighting high-probability ones. These results on loss aversion hold if the probability weighting function is either convex (or concave) for gains, and concave (or convex) for losses. Therefore, the non-linearity of the value function (loss aversion) override the non-linearity of the weighting function, making loss aversion the main discriminatory criterion in choices of children aged over 5.

Table 5. Tukey HSD pairwise comparison post-hoc tests for combinations significantly differing by the mean percentage of return.

combinations	3 years		4 years		5 years		6 years		7 years		8 years	
	Z value	p	Z value	p	Z value	p	Z value	p	Z value	p	Z value	p
1-0									-3.29	<0.05		
4-0							-3.43	<0.05	-3.30	<0.05	-3.29	<0.05
5-0					-3.58	<0.05	-4.14	<0.05	-3.30	<0.05		
7-0					-3.24	<0.05	-4.42	<0.001	-4.27	<0.001	-3.58	<0.05
8-0					-3.41	<0.05	-4.56	<0.001				
9-0					-3.24	<0.05						
10-0	-3.63	<0.05	-4.05	<0.01	-7.19	<0.001	-6.56	<0.001	-6.50	<0.001	-7.13	<0.001
10-1	-3.97	<0.01			-6.46	<0.001	-4.90	<0.001	-3.63	<0.05	-5.47	<0.001
10-2					-5.40	<0.001	-4.16	<0.001	-4.47	<0.001	-5.33	<0.001
10-3					-5.24	<0.001	-5.33	<0.001	-4.61	<0.001	-5.07	<0.001
10-4					-5.55	<0.001	-3.57	<0.05	-3.63	<0.05	-4.39	<0.001
10-5					-4.13	<0.01			-3.63	<0.05	-4.53	<0.001
7-6							-3.31	<0.05				
8-6							-3.46	<0.05				
10-6					-6.46	<0.001	-5.61	<0.001	-4.75	<0.001	-6.00	<0.001
10-7					-4.45	<0.001					-4.12	<0.001
10-8					-4.29	<0.001			-3.77	<0.01	-4.80	<0.001
10-9					-4.45	<0.001	-4.89	<0.001	-3.91	<0.01	-4.80	<0.001

doi:10.1371/journal.pone.0052316.t005

Table 6. Influence of the probability of losing P_L (getting a small piece of cookie in this trial), the probability of gaining P_G (getting a large piece of cookie in this trial), and the interaction $P_L \times P_G$ on the exchange behaviors of children.

Variables	3 years	4 years	5 years	6 years	7 years	8 years
P_L	$z = -1.081$ ($p = 0.28$)	$z = -0.345$ ($p = 0.73$)	$z = -4.267$ ($p < 2e-5$)	$z = -3.303$ ($p < 9e-4$)	$z = -2.554$ ($p < 0.05$)	$z = -3.777$ ($p < 2e-4$)
P_G	$z = 1.407$ ($p = 0.16$)	$z = 1.499$ ($p = 0.13$)	$z = 0.305$ ($p = 0.76$)	$z = 1.370$ ($p = 0.17$)	$z = 1.670$ ($p = 0.10$)	$z = 0.991$ ($p = 0.32$)
$P_L * P_G$	$z = 0.683$ ($p = 0.50$)	$z = -0.364$ ($p = 0.72$)	$z = 1.414$ ($p = 0.16$)	$z = 0.861$ ($p = 0.39$)	$z = 1.866$ ($p = 0.06$)	$z = 1.994$ ($p < 0.05$)

doi:10.1371/journal.pone.0052316.t006

Discussion

All children engaged in a trading game providing a typical risky economic situation. Children aged 3 to 4 years old displayed an exchange rate inferior to 50%, so we could not identify risk-related biases in their decision-making. At this age, children display good performances in delay-of-gratification tasks, including the exchange task [24], [34]; thus, the ability to control impulsivity, i.e. keeping the initial endowment instead of eating it, was not a limiting factor in this study. Lesser abilities in probabilistic evaluation may explain this failure as they only discriminated between the no gain and no loss combinations. In everyday life children commonly encounter binary choices (“you will have or you won’t have a dessert”), but are seldom submitted to choices offering probabilities (“you have a one in five chance to have a dessert”). Failure in adapting their return to combinations may also be due to the use of heuristics, i.e. intuitive judgment; for

example they may have used a rule consisting in summing the content of the six cups (“I see a lot of cookies, I try”).

Children aged 5–6 years were able to adapt their return according to the combinations of rewards. Responses were mainly based on the probability of losing. This finding is consistent with the development of probability estimation by age 5 [25], [27], [35], [36]. Although probably incomplete [37], [38], the understanding of probabilistic rules in 5-year-old children allowed them to attempt optimizing their benefits. Better performances were observed in children aged 7–8 years, as they were more discriminative with the combinations. Still, the decision was not always rational given that some children kept on exchanging for the “no win” combination, and refused for the “no loss” combination.

Our results show that decision-making was affected by several judgment errors. We detected a framing effect; children starting with high probabilities of gain exchanged more than children starting with low probabilities of gain. Variations in framing are known to affect significantly decisions and risk-aversion in adults [39], [40]. Individuals are risk-averse when presented with value-increasing options, but more risk-taking when faced with decreasing values [41–43]. Recent studies have reported that behavioral responses to framing may vary according to the set-up used [40]. For example, high incentives to win can have more impact on risk aversion than low incentives. Future research will have to compare the framing effects detected in children with those found in adults.

When confronting data to the expected utility model, we found that children aged over 5 appeared to behave almost consistently with EUT model with a risk-seeking attitude. However some results could not be explained in this framework. Instead, the definition of rationality as in EUT should be alleviated and CPT could explain better the errors observed among children decisions. Specifically, implementing a loss aversion parameter strongly

Table 7. Student’s t-tests on the percentage of return for each combination.

Combinations #	Number of cups			3–4 years		5–6 years		7–8 years		mean % of return
	Large	Medium	Small	t	p	t	p	t	p	
0	6	0	0	-1.73	0.09	7.09	<0.001	7.83	<0.001	64.07
1	4	2	0	-2.31	<0.05	4.23	<0.001	2.21	<0.05	54.34
2	4	0	2	-3.78	<0.001	2.44	<0.05	3.14	<0.01	51.90
3	3	1	2	-3.85	<0.001	2.92	<0.01	2.75	<0.01	52.30
4	2	2	2	-4.58	<0.001	1.85	0.07	1.18	0.25	48.09
5	2	0	4	-3.86	<0.001	-0.15	0.88*	1.16	0.25*	46.52
6	1	5	0	-5.05	<0.001	4.80	<0.001*	4.32	<0.001*	54.53
7	1	2	3	-3.29	<0.01	0	1	0.13	0.90	46.01
8	1	1	4	-4.78	<0.001	-0.31	0.76	1.73	0.09	45.13
9	1	0	5	-4.58	<0.001	2.42	<0.05**	1.96	<0.05**	49.31
10	0	0	6	-7.97	<0.001	-6.42	<0.001**	-6.18	<0.001**	26.22
mean % of return				33.95		56.34		56.62		
				(3 years = 25.76; 4 years = 42.15)		(5 years = 54.27; 6 years = 58.42)		(7 years = 56.34; 8 years = 56.91)		

Italic values indicate that the mean number of return for a combination is significantly smaller than 50%; non-italic values indicate that the mean number of return for a combination is significantly higher than 50%.

** : combinations for which children accepted to exchange for a specific combination, but refused for the following one;

* : combinations offering the same evaluation in the EUT at which children should exchange at the same rate.

doi:10.1371/journal.pone.0052316.t007

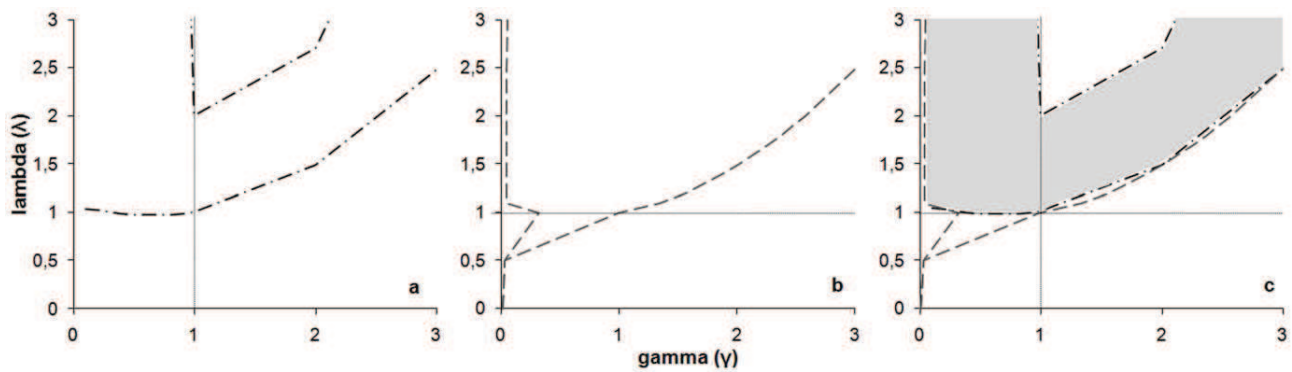


Figure 4. Estimation of the loss aversion parameter λ , and the probability distortion parameter γ : **a.** Under the assumption of no probability distortion (fixing arbitrarily $\gamma=1$, grey continuous line), $1 < \lambda \leq 2$; **b.** Under the assumption of no loss aversion (fixing arbitrarily $\lambda=1$, grey continuous line), $0.32 < \gamma < 1$; **c.** Acceptable values for both loss aversion and probability distortion parameters (grey area).
doi:10.1371/journal.pone.0052316.g004

explained deviations from rational behavior. The acceptable values of loss aversion parameter is comprised between 1 and 2, which is close (although inferior) to Kahneman and Tversky's experimentally validated value of 2.25 for adults and adolescents [7], [8]. This means that, facing a risky decision, children accept to exchange if the net potential gain is higher than at least one to two times the amount of the loss. Adult's studies suggest that loss aversion can depend on the initial wealth and the level of trust and education [44]. Finding loss aversion in young children supports the notion that this pattern is not solely depending on such environmental factors. Further studies involving adults with the same paradigm should help decipher whether the difference in value of the loss aversion parameter reflects (or not) a stronger aversion to loss in adult compare to children. A second parameter known to affect decision-making in risky situations is probability distortion. It is often reported for adults in circumstances involving extreme probabilities such as state lotteries [45] and was reported in children by Harbaugh et al. [10]. Here, we also found probability distortion with children overweighting or underweighting probabilities. However, we could evaluate its relative impact compared to the loss aversion effect. We found that the

value function (loss aversion) overrode the nonlinearity of the weighting function. This makes loss aversion the main pattern explaining children's decision-making.

From a neuropsychological point of view, the general improvement in rational decision-making between 3 and 8 is in agreement with the development of several brain functions involved in the control of impulsivity and reward valuation [23]. This development is non linear as the brain circuits supporting those functions mature at different speed. Self-regulatory mechanisms involved in the control of impulsivity [46] are related to the maturation of the prefrontal cortex that is the latest structure to be fully mature – this occurs at around 20 years. Affective decision-making, i.e. the fact that decision is partially governed by emotions depends among other structures on the maturation of the nuclei accubens, and reach a pick of responsiveness at adolescence [46]. The adolescents experience the emotions associated to risk, and are attracted by gains more strongly than younger children or even adults, which explains the observation that they can be more risk seeking. Eight-year-old children have better control of impulsivity than younger ones, yet they are not at an age where affective decision-making will overrule their rational evaluation, thus the

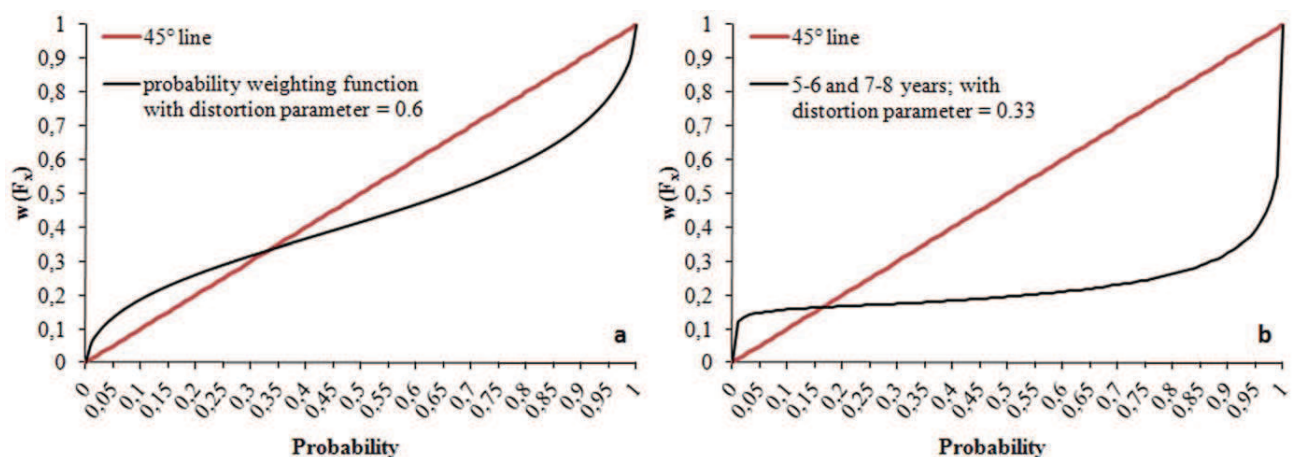


Figure 5. Probability weighting function a. for $\gamma=0.6$ (Kahneman and Tversky). The inflexion point is close to a probability of 0.35; individuals perceive low probabilities under 0.35 higher than their actual value and high probabilities over 0.35 lower than their actual value. **b.** for children aged over 5 years ($0.32 < \gamma < 1$). For $\gamma=0.33$, the inflexion point is close to a probability of 0.15; individuals perceive low probabilities under 0.15 higher than their actual value and high probabilities over 0.15 lower than their actual value.
doi:10.1371/journal.pone.0052316.g005

improved rationality in their decisions compared to younger children appears consistent with what would be expected.

The occurrence of adult-like loss aversion in children as young as 5 confirms that judgment errors appear early, suggesting that it is deeply rooted in human evolutionary history. To investigate this hypothesis further, similar study should be run to evaluate decision under risk in children from different cultures. If loss aversion appears to be an ancestral trait, it probably means that some time in our evolution, it improved the quality of decision-making by enhancing survival. In our present world where economics rule many exchanges between individuals, loss aversion sometimes conducts to negative profitability [44]; by case, it may induce investors to keep their investment for too long instead of selling assets [47]; it may also lead to excessive risk-taking, resulting in

strong losses [48–51]. In this particular context loss aversion may have become a non-adaptive pattern rather than a survival asset.

Acknowledgments

The authors are grateful to all the parents and children for their participation. In addition, we thank the Royal Zoological Society of Scotland of the Edinburgh zoo for permitting us to conduct this study.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: VD SS. Performed the experiments: SS AR. Analyzed the data: SS MHB VD. Wrote the paper: SS VD MHB BT.

References

- Gigerenzer G, Selten R (2001) Rethinking rationality. In: Gigerenzer G, Selten R, editors. Bounded rationality: the adaptive toolbox. Cambridge, MA: MIT Press.
- Wang XT (1996) Evolutionary hypotheses of risk-sensitive choice: age differences and perspective change. *Ethol Sociobiol* 17: 1–15.
- Wang XT, Kruger DJ, Wilke A (2009) Life history variables and risk taking propensity. *Evol Human Behav* 30: 77–84.
- Knight FH (1921) Risk, uncertainty and profit. Boston: Houton Mifflin.
- Camerer C, Weber M (1992) Recent developments in modeling preferences: uncertainty and ambiguity. *J Risk Uncertainty* 5: 325–370.
- Tversky A, Kahneman D (1981) The framing of decisions and the psychology of choice. *Science* 211: 453–458.
- Kahneman D, Tversky A (1979) Prospect Theory: an analysis of decision under risk. *Econometrica* 47: 263–291.
- Tversky A, Kahneman D (1992) Advances in prospect theory: cumulative representation of uncertainty. *J Risk Uncertainty* 5: 232–297.
- Stich S (1990) The fragmentation of reason: preface to a pragmatic theory of cognitive evaluation. Cambridge, MA: MIT Press.
- Harbaugh WT, Krause K, Vesterlund L (2002) Risk attitudes of children and adults: choices over small and large probability gains and losses. *Exp Econ* 5: 53–84.
- Levin IP, Hart SS (2003) Risk preferences in young children: early evidence of individual differences in reaction to potential gains and losses. *J Behav Decis Making* 16: 397–413.
- Reyna VF, Ellis SC (1994) Fuzzy trace theory and framing effects in children's risky decision making. *Psychol Sci* 5: 275–279.
- Schlottmann A (2000) Children's judgments of gambles: a disordinal violation of additive utility. *J Behav Decis Making* 13: 77–89.
- von Neumann J, Morgenstern O (1944) Theory of games and economic behavior. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Mas-Colell A, Whinston MD, Green JR (1995) Microeconomic theory. Oxford: Oxford University Press.
- Nofsinger JR (2005) The psychology of investment, 2nd edition. Upper Saddle NJ: Prentice Hall.
- Plott CR, Smith VL (2008) Handbook of experimental economics results. Amsterdam: North-Holland.
- Tversky A, Kahneman D (1974) Judgment under uncertainty: heuristics and biases. *Science* 185: 1124–1131.
- Murnighan JK, Saxon MS (1998) Ultimatum bargaining by children and adults. *J Econ Psychol* 19: 415–445.
- Griffiths MD (1990) The cognitive psychology of gambling. *J Gamb Stud* 6: 31–42.
- Griffiths MD (1995) Adolescent gambling. London: Routledge.
- Lambos C, Delfabbro PH, Pulgic S (2007) Adolescent gambling in South Australia. Adelaide: Report prepared for the Independent Gambling Authority of South Australia.
- Cauffman E, Shulman EP, Steinberg L, Claus E, Banich MT, et al. (2010) Ages differences in affective decision making as indexed by performances on the Iowa gambling task. *Devel Psychol* 46: 193–207.
- Stecandl S, Thierry B, Broihanne M-H, Dufour V (2012) The ability of children to delay gratification in an exchange task. *Cognition* 122: 416–425.
- Anderson NH (1991) Probability development. In: Anderson NH, editor. Contributions to information integration theory: Vol. III. Developmental. Hillsdale, NJ: Erlbaum. pp. 83–108.
- Denison S, Konopczynski K, Garcia V, Xu F (2006) Probabilistic reasoning in preschoolers: random sampling and base rate. In: Sun R, Miyake N, editors. Proceedings of the 28th Annual Conference of the Cognitive Science Society. Boston, MA. pp. 1216–1221.
- Schlottmann A (2001) Children's probability intuitions: understanding the expected value of complex gambles. *Child Dev* 72: 103–122.
- Clearfield MW, Mix KS (1999) Number versus contour length in infants' discrimination of small visual sets. *Psychol Sci* 10: 408–411.
- Mix KS, Huttenlocher J, Levine SC (2002) Quantitative development in infancy and early childhood. New York: Oxford University Press.
- McCoy AN, Platt ML (2005) Risk sensitive neurons in macaque cingulate cortex. *Nat Neurosci* 8: 1220–1227.
- Gonzalez R, Wu G (1999) On the shape of the probability weighting function. *Cognitive Psychol* 38: 129–166.
- Camerer C, Ho T (1994) Violations of the betweenness axiom and nonlinearity in probability. *J Risk Uncertainty* 8: 167–196.
- Wu G, Gonzalez R (1996) Curvature of the probability weighting function. *Manage Sci* 42: 1676–1690.
- Mischel W, Shoda Y, Rodriguez ML (1989) Delay of gratification in children. *Science* 244: 933–938.
- Pange J, Talbot M (2003) Literature survey and children and their perception of risk. *Zentralblatt für Didaktik der Mathematik* 35: 182–186.
- Reyna VF, Brainerd CJ (1994) The origins of probability judgment: a review of data and theories. In: Wright G, Ayton P, editors. Subjective probability. New York: Wiley. pp. 239–272.
- Schlottmann A, Anderson NH (1994) Children's judgments of expected value. *Dev Psychol* 30: 56–66.
- van Leijenhorst L, Westenberg PM, Crone EA (2008) A developmental study of risky decisions on the cake gambling task: age and gender analyses of probability estimation and reward evaluation. *Dev Neuropsychol* 33: 179–196.
- Holt CA, Laury SK (2002) Risk aversion and incentive effects. *Am Econ Rev* 92: 1644–1655.
- Lévy-Garboua L, Maafi H, Masclet D, Terracol A (2011) Risk aversion and framing effects. *Exp Econ* In press.
- Kessler EH, Ford CM, Bailey JR (1996) Object valence as a moderator of the framing effect on risk preference. *J Econ Behav Organ* 30: 241–256.
- Linville PW, Fischer GW (1991) Preferences for separating or combining events. *J Pers Soc Psychol* 60: 5–23.
- Thaler R (1985) Mental accounting and consumer choice. *Market Sci* 4: 199–214.
- Feldman T (2011) Behavioral biases and investor performance. *Algorithmic Fin In press*.
- Barberis N, Huang M (2008) Stocks as lotteries: the implications of probability weighting for security prices. *Am Econ Rev* 98: 2066–2100.
- Casey BJ, Jones RM, Hare TA (2008) The adolescent brain. *Ann N Y Acad Sci* 1124: 111–126.
- Odean T (1998) Are investors reluctant to realize their losses? *J Financ* 53: 1775–1798.
- Daniel K, Hirshleifer D, Subrahmanyam A (1998) A theory of overconfidence, self-attribution, and security market under and over-reactions. *J Financ* 53: 1839–1886.
- DeLong JB, Shleifer A, Summers LH, Waldman RJ (1990) Noise trader risk in financial markets. *J Polit Econ* 98: 703–738.
- Shiller RJ (2002) The irrationality of markets. *J Psychol Financ Market* 3: 87–93.
- Shiller RJ, Summers LH (1990) The noise trader approach to finance. *J Econ Persp* 4: 19–33.

Annexe

Curriculum vitae

Amélie Romain

13 rue des enfants
67100 STRASBOURG
amelieromain@gmail.com
(+33) 06.63.80.04.59
Permis B

Ethologue



COMPETENCES & INTERETS

- **Compétences rédactionnelles** (communications écrites et orales, anglais courant)
- **Compétences organisationnelles** (gestion de planning, organisations d'évènements)
- **Compétences relationnelles** (travail au sein d'équipes pluriculturelles, encadrement)
- Solides connaissances en **biologie, écologie & éthologie**
- Logiciels courants (Word, Excel, Powerpoint) et spécialisés (comportement, statistiques)

EXPERIENCE PROFESSIONNELLE

2011-2014 : Doctorante en éthologie (primatologie). IPHC-DEPE, CNRS, Strasbourg

- Travail régulier avec les primates : suivi quotidien du bien-être, training, enrichissements

(Espèces étudiées : *capucins bruns, macaques de Tonkéoan, orangs-outans, gorilles, chimpanzés, bonobos*)

- Protocoles et analyse de données (outils statistiques)

- Communication scientifique (articles spécialisés et vulgarisations)

- Encadrement d'étudiants, enseignements (TP-TD)

- Organisation d'évènements ponctuels (colloque international, fête de la Science)

Collaborations internationales

• GABON : Centre International de Recherche Médicale de Franceville. (7 mois)

• ITALIE : Parc zoologique – Parco dell' Abatino. (2 mois)

• ECOSSE : Living links – Edinburgh Zoo. (4 mois)

• ALLEMAGNE : Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology. (8 mois)

Financements obtenus :

2013 : Obtention d'une bourse SFECA pour participer à la 33rd International Ethological Conference (IEC), Newcastle.

2012 : Obtention d'une bourse Göttingen International pour la participation à la « Social Structure Summer School ».

2011 : Contrat doctoral de 3 ans financé par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (sur concours)

2011 : Obtention d'une bourse Compcoq « Exchange Visit Travel Grants » (France – Allemagne), 6 mois.

2010-2011 : Assistante de conservation (10 mois). Muséum de Besançon.

- Gestion des collections vivantes, suivi des espèces (mammifères, oiseaux, amphibiens)

- Transferts d'animaux (préparation logistique et documents administratifs)

- Contacts avec des interlocuteurs variés : soigneurs-animaliers, DREAL, scientifiques, étudiants

- Enrichissements et adaptations des enclos

- Animations scientifiques ponctuelles (scolaires et grand public)

ACTIVITE ASSOCIATIVE

2013 - présent : Co-responsable du pôle réhabilitation de l'association **GRAAL**

- Réhabilitation d'animaux issus des laboratoires (chats, chiens, primates, etc.)

- Gestion administrative (intermédiaire laboratoires - centres d'accueil)

- Coordination et planification des actions des bénévoles

- Communication autour de nos activités (presse, conférences)

PUBLICATIONS & COMMUNICATIONS

- **Romain A.**, Broihanne MH., Call J., Dufour V. (in prep) *Analytic reasoning sustains decision making under risk and ambiguity in great apes and monkeys.*

- **Romain A.**, Broihanne MH., Call J., Thierry B., Dufour V. (submitted) *Do primates dislike risk or loss? An answer from experimental economics.*

- Steelandt S, Broihanne MH, **Romain A.**, Thierry B, Dufour V (2013) *Decision-Making under Risk of Loss in Children.* PLoS ONE 8(1).

- **Romain A.**, Briard L., Lheureux MF. (2014) *La démarche du GRAAL pour la réhabilitation des animaux de laboratoire.* Communication orale. 1ères rencontres autour de la réhabilitation. Strasbourg, France. 20 juin.

- **Romain A.**, Broihanne MH., Thierry B., Call J., Dufour V. (2013) *Do apes and monkeys like risk? Attraction for gains drives gambling behaviour.* Communication orale. 33rd International Ethological Conference (IEC), Newcastle, Angleterre. 4-8 août.

- **Romain A.**, Broihanne MH., Thierry B., Call J., Dufour V. (2012) *Risk choices in a food-gambling task in primates.* European Conference on Behavioural Biology. Essen, Germany.

- **Romain A.**, Robert J.Y (2010) *Social structure of Gelada Bachelor group in captivity.* Communication orale. 2nd Gelada Workshop. Zürich, Suisse. 22-23 oct.

FORMATION

2014 : Doctorat. CNRS - Université de Strasbourg (DEPE – IPHC).

2010 : Master 2 «Ecophysiologie-Ethologie», Université de Strasbourg.

2008 : Licence Biologie (SVT), Université de Franche-Comté.

Prise de décision en situation risquée ou ambiguë chez les primates

Quels sont les mécanismes cognitifs, biais de jugement et calculs économiques impliqués ? Étude comparative chez les singes, les grands singes et l'Homme

Résumé

Les animaux, comme les hommes, prennent quotidiennement des décisions en ayant une connaissance imparfaite des résultats potentiels. De nombreuses études s'intéressent aux mécanismes de la prise de décision, et pourtant leur origine évolutive reste peu connue. Ce travail combine éthologie et économie expérimentale, et met en œuvre une approche ontogénique (enfants - adultes) et phylogénétique (singes - grands singes) afin de mieux comprendre l'universalité et l'origine des mécanismes de la prise de décision chez les primates. La méthode expérimentale – un jeu d'échange mimant des choix en situation incertaine – a été appliquée de manière comparable à toutes les espèces et les résultats analysés à l'aide des modèles économiques classiques. En situation risquée, singes et grands singes ont intégré les probabilités de gains et de pertes dans leur décision, ce que les enfants de moins de 5 ans ont été incapables. Néanmoins, tous les groupes étudiés ont exprimés des erreurs de jugement qui confirment donc une origine évolutive ancienne. Face à l'ambiguïté, les primates non-humains ont su adaptés leurs stratégies et globalement maximiser leurs bénéfices.

Mots-clés : primates, risque, ambiguïté, prise de décision, compétences cognitives, économie

Abstract

Animals, like people, have to deal with imperfect knowledge of potential outcomes when making everyday-life decisions. Many studies focus on mechanisms of decision making, yet their evolutionary origin remains unknown. To better understand the universality and the origin of the mechanisms of decision making in primates, this work combines an ontogenetic approach (children - adults) and phylogenetic (monkeys - apes) associated with ethology and experimental economics. The experimental method - a gambling game - has been applied in a similar way to all species, and the results have been analyzed using classical economic models. Under risk, monkeys and apes have incorporated the probabilities of gains and losses in their decision, whereas children under 5 years old were unable. However, all groups studied expressed errors of judgment, therefore confirming an ancient evolutionary origin. Under ambiguity, non-human primates have managed to adapt their strategies to maximize their overall benefits.

Keywords: primates, risk, ambiguity, decision making, cognitive, economy