

L'imitation à l'origine de la culture

Louis Lefebvre

Volume 12, Number 3, 1988

L'héritage évolutif : Primatologie, Sociobiologie et Comportement

URI: <https://id.erudit.org/iderudit/015040ar>

DOI: <https://doi.org/10.7202/015040ar>

[See table of contents](#)

Publisher(s)

Département d'anthropologie de l'Université Laval

ISSN

0702-8997 (print)

1703-7921 (digital)

[Explore this journal](#)

Cite this article

Lefebvre, L. (1988). L'imitation à l'origine de la culture. *Anthropologie et Sociétés*, 12(3), 93–107. <https://doi.org/10.7202/015040ar>

Article abstract

The Origin of Culture : Imitation

The animal roots of human culture are found in social learning. This paper reviews recent work on imitative learning and cultural traditions in birds and mammals. The implications of these studies for our understanding of human culture are discussed. Coevolutionary theory provides a plausible scenario for the origins of cultural learning in humans. Whether specific, culturally-transmitted behaviors are biologically adaptive is another matter and a series of logical problems inherent in this assumption are pointed out.

L'IMITATION À L'ORIGINE DE LA CULTURE



Louis Lefebvre

Définie comme un système de règles caractéristiques d'une collectivité, la culture est souvent vue comme une prérogative humaine, un de ces traits uniques qui différencient l'humain des animaux¹. Mais comme beaucoup de traits humains, la culture trouve ses racines dans des processus plus simples qu'on observe chez une foule d'espèce animales. Il ne s'agit pas ici du réductionnisme simpliste et conservateur qui afflige trop souvent les comparaisons animal-humain. Je ne crois pas que le contenu et la direction d'une forme développée, c'est-à-dire humaine, d'un phénomène soit prévisible à partir de ses formes simples. Par exemple, savoir que la copulation forcée existe chez les canards et les insectes ne nous aide pas à comprendre le viol chez les humains (*contra* Shields et Shields 1983; Thornhill et Thornhill 1983). Mais il y a chez les animaux des formes simples d'apprentissage culturel qui peuvent nous permettre de mieux comprendre les *origines* de la culture humaine, à défaut de cerner les complexités de sa forme actuelle. Dans cet article, je passerai d'abord en revue quelques exemples d'apprentissage culturel chez les animaux, pour ensuite aborder brièvement le problème des fondements adaptatifs de la culture humaine.

☐ Imitation et culture animale

L'origine animale de la culture se trouve dans l'imitation. À son degré le plus simple, la culture n'est rien d'autre que la transmission sociale du comportement. Un comportement peut en effet s'acquérir de trois façons : l'individu peut l'hériter de ses parents de façon génétique, il peut l'apprendre en interagissant avec le milieu physique ou il peut le copier en imitant un autre individu. C'est ce troisième mode de transmission qui sert de base à la culture, tant chez les animaux que chez les humains. La culture peut ainsi être vue comme une banque d'informations transmises par les autres. Un chimpanzé apprend d'un autre chimpanzé comment utiliser un bâtonnet pour pêcher des termites (Goodall 1973), tout comme un Boshiman apprend d'un autre Boshiman comment creuser pour trouver de l'eau. Le processus de transmission peut varier dans ses détails, mais le fondement en est le même : l'imitation. Certaines de ses conséquences sont aussi identiques. Par exemple, l'imitation mène à la création de traditions locales,

¹ Certaines des idées présentées dans cet article ont été élaborées au cours de discussions avec les étudiants du séminaire Biologie 593 à l'université McGill. Je les en remercie. Les travaux expérimentaux sur les pigeons et les tourterelles sont subventionnés par le CRSNG.

de différences de comportements entre les groupes. Elle permet également une transmission des innovations beaucoup plus rapide que par la transmission génétique ou par l'apprentissage individuel. C'est en fait par ces deux caractéristiques que la culture est généralement abordée chez les animaux.

◇ Un exemple classique : les macaques japonais

Un des cas les mieux documentés de culture animale est celui du comportement de lavage des aliments chez les macaques japonais. On connaît l'innovateur des traditions de lavage, le taux de propagation des comportements dans la population, les routes démographiques que suit la transmission et la distribution des différentes traditions dans les troupes de macaques de l'archipel japonais. Dans les années 50, les autorités de Koshima déposèrent sur des plages des patates douces et des grains de blé pour attirer les macaques et les observer. Les macaques adoptèrent ces nouvelles nourritures et des chercheurs notèrent systématiquement leurs comportements. En 1953, une jeune femelle baptisée Imo se mit à laver ses patates dans l'eau de mer, pour enlever le sable qui y adhérait et peut-être aussi pour leur ajouter un goût de sel (Itani et Nishimura 1973). Imo fut bientôt observée et imitée par ses compagnons de jeu, puis par leurs mères, et par les petits qui naissaient de ces femelles. En 11 ans, 36 individus apprirent à laver des patates (Figure 1). Fait à noter, la plupart des mâles adultes de la troupe n'acquirent jamais la nouvelle technique. En 1956, Imo inventa cette fois une technique pour séparer les grains de blé du sable où ils étaient déposés, en lançant une poignée de blé et de sable sur l'eau (Kawai 1965); le sable coule alors au fond et les grains de blé flottent. Dix-neuf individus adoptèrent cette méthode en 9 ans (Figure 2).

Ces techniques de lavage sont typiques des macaques de Koshima. On retrouve bien quelques individus qui lavent des patates dans les troupes d'Arashiyama et de Takasakiyama, mais le développement de la technique y semble indépendant de celui de Koshima, étant donné la grande distance qui sépare ces populations (Huffman 1984). D'autres traditions se sont aussi développées localement dans des troupes de macaques. Ainsi celle de Shiga-Kogen possède une tradition de construction de boules de neige et les troupes de Takasakiyama, Takagoyama et Arashiyama, des traditions de manipulations de pierres. Des traditions de consommation de blé et de caramels ont aussi été observées dans les troupes de Minoo (Itani et Nishimura 1973) et de Takasakiyama (Itani 1965).

Les macaques possèdent donc trois des caractéristiques qui définissent opérationnellement la culture animale : 1^o une innovation est observée et imitée par les congénères de l'innovateur; 2^o le comportement se diffuse assez rapidement dans la population; et 3^o le processus de transmission culturelle crée des différences locales, des traditions qui caractérisent des populations séparées. Voyons comment les recherches sur la culture animale ont tenté de cerner chacun des trois éléments de cette définition.

◇ L'imitation, un processus simple ou complexe ?

Pour que les études sur les animaux aient une certaine pertinence pour notre compréhension de la culture humaine, il faut d'abord se persuader que l'imitation animale implique vraiment des processus cognitifs complexes. Ce problème est normalement abordé en provoquant de façon expérimentale l'apprentissage culturel en laboratoire. Depuis Morgan (1900) et son célèbre canon réductionniste, les psychologues se méfient

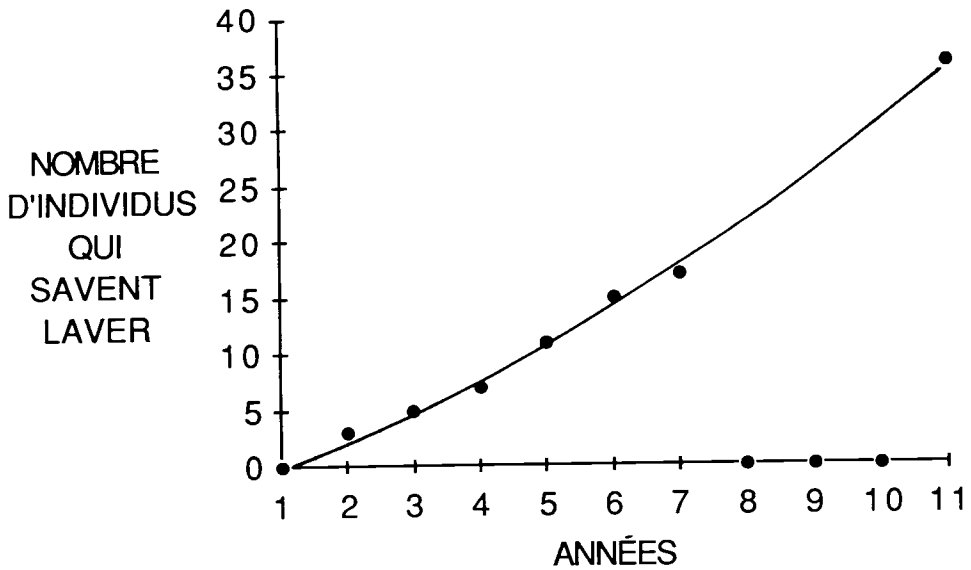


Figure 1. Nombre cumulé de macaques japonais qui savent laver les patates douces, en fonction des années, à Koshima (l'année 1 = 1952).

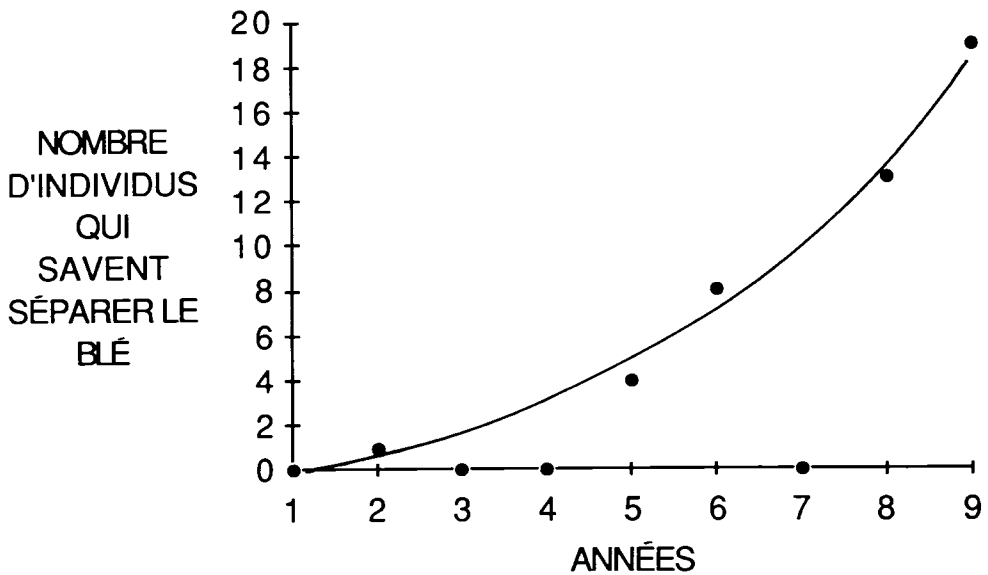


Figure 2. Nombre cumulé de macaques japonais qui savent séparer les grains de blé du sable, en fonction des années, à Koshima (l'année 1 = 1955).

des interprétations anthropomorphiques ou abusivement cognitivistes du comportement animal et préfèrent toujours l'explication la plus simple. En effet, quand un animal en observe un autre, l'information transmise peut être de plusieurs types. L'observateur peut copier « intelligemment » le comportement du congénère en imitant la technique précise du démonstrateur. Il peut simplement observer l'interaction entre le démonstrateur et le milieu, complétant ensuite son apprentissage de façon individuelle. Il peut aussi être bêtement stimulé à reproduire le geste de l'autre sans comprendre, comme lorsque nous baillons après avoir vu quelqu'un le faire. Dans les travaux sur l'apprentissage animal, la première de ces possibilités est appelée « apprentissage vicariant », la deuxième, « accentuation locale » et la troisième, « facilitation sociale » (Thorpe 1963). Quant un animal modifie son comportement après avoir observé un congénère, il faut toujours pouvoir exclure les mécanismes plus simples avant de faire accepter l'apprentissage vicariant par les tenants du canon de Morgan (Galef 1988).

Un des cas les plus célèbres de culture chez les oiseaux est celui des mésanges du sud de l'Angleterre qui ont appris à percer les couvercles de bouteilles de lait pour en boire la crème. Ce comportement fut noté pour la première fois en 1921 et rapporté dans la littérature scientifique en 1949 (Fisher et Hinde 1949). À cette date, 11 espèces d'oiseaux avaient adopté le nouveau comportement et l'innovation s'était propagée à tout le Royaume-Uni et à une partie du continent européen (Hinde et Fisher 1951). Malgré le fait que cet exemple est l'un des cas de culture animale les plus fréquemment cités, Fisher et Hinde furent les premiers à manifester un certain scepticisme à l'endroit de la complexité du processus d'apprentissage. Sherry et Galef (1984) ont aussi récemment suggéré que des processus beaucoup plus simples que l'apprentissage vicariant pouvaient expliquer la diffusion du comportement d'ouverture. Ils ont étudié en laboratoire l'ouverture de contenants de lait chez des mésanges nord-américaines. Leurs résultats montrent que le comportement de percement des couvercles n'est pas si nouveau qu'on le pense pour des mésanges et que plusieurs oiseaux l'adoptent spontanément sans même voir leurs congénères le pratiquer. D'autres mésanges apprennent à le faire après avoir eu accès à des contenants déjà ouverts, une forme naturelle d'apprentissage individuel facilité par le milieu (Galef 1980). Quant aux mésanges qui n'apprennent qu'avec un démonstrateur, l'information qu'elles utilisent peut être très simple : elles peuvent simplement apprendre que la tâche présentée leur permet de manger (facilitation sociale) ou qu'il leur faut s'intéresser au couvercle du contenant (accentuation locale). Rien dans l'expérience de Sherry et Galef ne permet de conclure que les mésanges imitent le geste précis du congénère quand il arrache le couvercle.

En fait, pour démontrer hors de tout doute que l'imitation complexe est possible chez les animaux, il faut mettre au point une procédure qui élimine toutes les hypothèses concurrentes. Les seules expériences qui comportent toutes les vérifications nécessaires sont celles de Palameta et Lefebvre (1985) et Palameta (1988) sur les pigeons. La technique utilisée dans ces travaux consiste à varier l'information donnée aux observateurs par les démonstrateurs. Par exemple, on fournit une information correcte à un groupe et une information incorrecte à d'autres groupes. Comme les mésanges, les pigeons doivent apprendre à trouver de la nourriture en enlevant un couvercle, soit en le perçant, en le poussant, en le tirant ou en le faisant pivoter, selon la variante expérimentale utilisée. Dans toutes les expériences, les pigeons qui possèdent l'information correcte apprennent plus vite que ceux qui disposent d'une information incorrecte, même quand les deux types de démonstration ne diffèrent que par un petit détail technique. De même, Palameta et Lefebvre rapportent que plus le démonstrateur fournit d'informations sur le problème à résoudre, plus l'observateur a de chances de réussir

le problème. Ces travaux montrent donc que lorsque l'information sur le geste précis accompli par le démonstrateur est disponible, elle est utilisée. Les nombreux exemples connus d'apprentissage culturel peuvent donc dépendre de processus cognitifs assez subtils, même si les conditions de travail en dehors du laboratoire ne permettent pas souvent d'exclure les processus simples.

◇ La transmission culturelle dans les populations

On a vu dans le cas des comportements de lavage chez les macaques que les innovations peuvent se propager par des chemins démographiques précis à l'intérieur de groupes animaux. Une autre série de recherches sur les pigeons a tenté de répondre à deux questions : quel type de courbe mathématique le processus de diffusion suit-il ? quel est l'effet des autres membres du groupe sur ce processus ?

Plusieurs modèles mathématiques ont récemment été proposés pour simuler la propagation d'un nouveau comportement dans une population (Pulliam et Dunford 1980, Faben 1981, Lumsden et Wilson 1981, Pulliam 1983, Boyd et Richerson 1985). Le modèle le plus simple est celui de Cavalli-Sforza et Feldman (1981), qui proposent une courbe sigmoïde basée sur l'équation logistique (Figure 3). Dans ce genre de courbe, la vitesse de propagation d'un comportement est lente au début, puis s'accélère au fur et à mesure que croît le nombre d'individus qui peuvent être imités, pour ensuite décélérer. Les deux courbes de diffusion du lavage des patates et du blé chez les macaques japonais (Figures 1 et 2) peuvent être comparées à cette courbe théorique. Dans les deux cas, la meilleure fonction descriptive est une exponentielle plutôt qu'une sigmoïde. Pourquoi cette différence ? Il est possible que les courbes empiriques ne représentent que le début du phénomène de diffusion et que la phase de décélération n'ait pas été enregistrée. Il y a cependant d'autres cas où la courbe empirique de diffusion ne correspond pas à la sigmoïde théorique. Ainsi la courbe de diffusion du comportement de percement dans une bande de pigeons urbains est pleine de paliers (Figure 4, Lefebvre 1986). Dans ce cas, il s'agit du même comportement étudié en laboratoire par Palameta et Lefebvre (1985), mais diffusé cette fois de façon expérimentale dans un groupe de pigeons urbains. Vingt-quatre individus ont appris le nouveau comportement en 30 présentations du problème sur le terrain, ce qui représente une vitesse de diffusion beaucoup plus rapide que les comportements de lavage chez les macaques. Dans un groupe fermé en laboratoire, le taux de diffusion est plus lent et l'apprentissage plafonne quand quelques oiseaux seulement ont appris le nouveau comportement (Figure 4, courbe inférieure).

La raison de ce plafonnement se situe dans un des effets paradoxaux de la vie en groupe. Si la nourriture est distribuée de façon à ce que certains individus puissent profiter des découvertes des autres et se joindre à eux, les individus qui se joignent au groupe n'apprennent pas à trouver de nourriture par eux-mêmes (Giraldeau et Lefebvre 1987). Chez les macaques, un phénomène analogue a été observé dans le cas du lavage du blé. Comme les grains qui flottent sur l'eau peuvent facilement être chapardés, plusieurs macaques se sont ainsi spécialisés dans le vol de grains lavés par les autres (Kawai 1965). Chez les pigeons, un observateur qui obtient passivement de la nourriture pendant une démonstration n'apprend pas le comportement d'ouverture déployé par le pigeon démonstrateur. Par contre, quand il ne reçoit rien pendant la démonstration, l'observateur apprend. Dans un groupe d'animaux, un équilibre se crée entre le nombre d'individus qui apprennent à découvrir la nourriture et le nombre d'individus qui profitent des

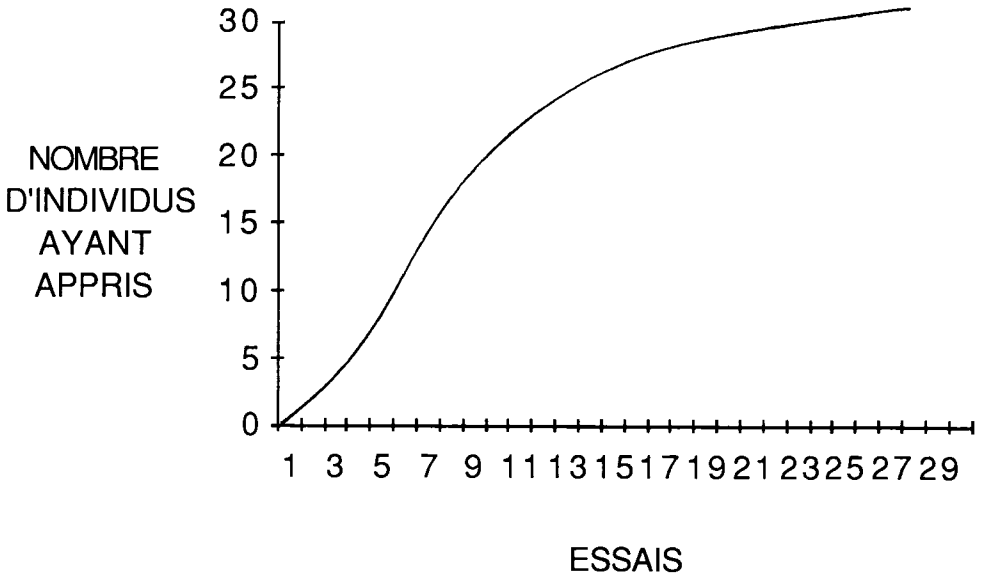


Figure 3. Courbe sigmoïde théorique décrivant la transmission culturelle dans les modèles mathématiques simples (d'après Cavalli-Sforza et Feldman 1981).

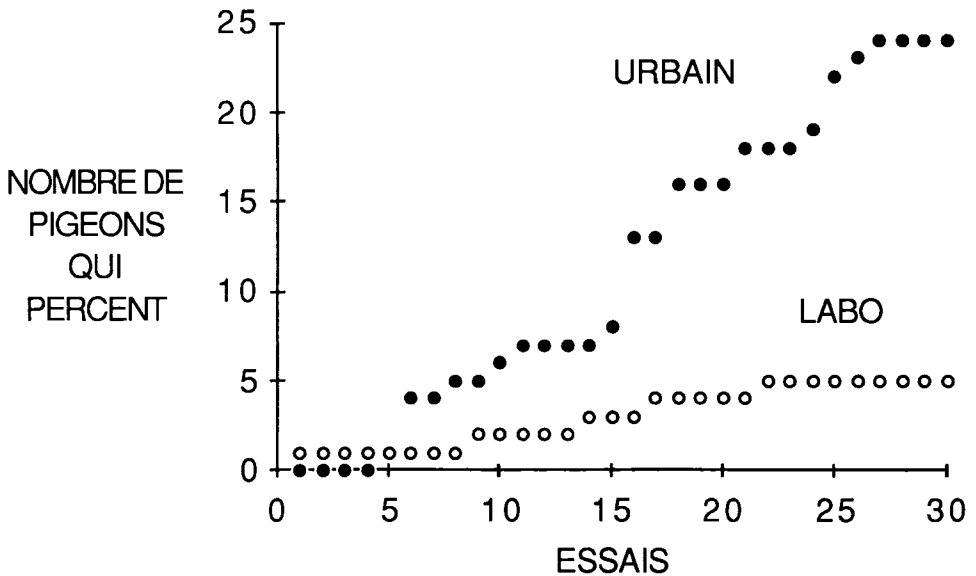


Figure 4. Nombre cumulatif de pigeons qui savent percer en fonction des essais. Courbe supérieure : groupe urbain ouvert. Courbe inférieure : groupe fermé de laboratoire (d'après Lefebvre 1986).

découvertes des autres (Giraldeau 1984). Chez les pigeons étudiés en laboratoire, cet équilibre est stable parce que le groupe est fermé et que le processus de diffusion plafonne. Dans un milieu urbain, les bandes de pigeons sont ouvertes et l'équilibre est constamment rompu par le départ des découvreurs, ce qui force d'autres oiseaux à apprendre (Lefebvre 1985). C'est ce qui provoque la présence de paliers dans les courbes de diffusion (Lefebvre et Palameta 1988). Ce phénomène d'équilibre instable entre individus qui apprennent et individus qui se joignent au groupe n'est qu'un des facteurs qui font que les courbes de diffusion empiriques sont rarement sigmoïdes. D'autres variables comme la taille du groupe et la distribution du nombre de démonstrations requises par individu peuvent également modifier la courbe de diffusion, créant des courbes exponentielles comme celles trouvées chez les macaques japonais (Lefebvre, en préparation).

Des facteurs comme le rang social et la relation entre le démonstrateur et l'observateur affectent aussi le processus d'imitation. Ainsi Strayer (1976) a mis en évidence des interactions assez complexes entre l'imitation et la dominance chez *Macaca nemestrina*. Chez le chat, Chesler (1969) a montré que la mère peut être un démonstrateur privilégié pour ses petits, les chatons apprenant plus facilement d'elle que d'une chatte non familière.

◇ Facteurs éco-éthologiques et évolution de l'imitation

Dans les traditions alimentaires chez les animaux, deux facteurs éco-éthologiques paraissent souvent associés à la capacité d'apprentissage culturel : la grégarité et l'opportunisme alimentaire. La vie en groupe peut faciliter l'imitation en permettant un contact fréquent entre observateurs et démonstrateurs. L'opportunisme alimentaire devrait quant à lui favoriser à la fois les formes individuelles et les formes culturelles d'apprentissage. Un animal qui adopte rapidement des nourritures nouvelles ne peut vraisemblablement le faire que par apprentissage; il est difficile par exemple de penser que l'invasion récente de sites alimentaires urbains par les goélands au Québec puisse être due à des changements génétiques. Lorsque l'opportunisme se combine avec la grégarité, cette association favorise vraisemblablement l'évolution de la capacité d'imitation. Macaques japonais, pigeons, goélands et mésanges sont tous caractérisés par cette combinaison. En fait, *Homo sapiens* représente lui aussi une espèce opportuniste et grégaire et il n'est pas à exclure que cette combinaison de facteurs ait joué un rôle essentiel dans l'évolution de la capacité humaine d'apprentissage culturel.

Des travaux récents (Lefebvre et Palameta, en préparation) montrent cependant que si la grégarité est un facteur important dans l'évolution de la culture, elle ne joue pas un rôle nécessaire. Pour séparer les effets de l'opportunisme et de la grégarité, des expériences comparatives ont été menées sur le pigeon biset et la tourterelle à queue carrée (*Zenaida aurita*). Cette dernière, qu'on trouve surtout aux Antilles, est aussi opportuniste que le pigeon biset dans plusieurs milieux urbanisés, en particulier à la Barbade (Pinchon 1963). Contrairement au pigeon cependant, la tourterelle à queue carrée est territoriale et se nourrit seule la plupart du temps. Des études en cours cherchent à savoir si l'imitation est possible chez *Z. aurita*. Si la grégarité est un facteur nécessaire à l'évolution de la culture, on peut prédire que la tourterelle à queue carrée sera incapable d'apprendre une technique nouvelle d'un congénère. Nos résultats préliminaires suggèrent toutefois qu'il n'y a qu'une différence quantitative entre la tourterelle et le pigeon : *Z. aurita* apprend plus lentement, que ce soit de façon individuelle ou de façon sociale, mais elle est quand même capable d'imitation.

◇ Les traditions locales

Si l'approche expérimentale est la principale méthode utilisée dans l'étude des processus d'imitation et des effets de groupe, la méthode de l'observation en milieu naturel est celle qui fournit la plupart des données sur les traditions locales. Il s'agit souvent d'anecdotes sur la présence de comportements nouveaux dans des populations particulières d'animaux. Pour ne citer que deux cas les plus spectaculaires, on a noté des traditions de prédation sur les plages par les épaulards de Patagonie (Lopez et Lopez 1985) et de vampirisme chez des pinsons des îles Galapagos (Bowman et Billeb 1965). Les épaulards ont appris à se lancer hors de l'eau à la poursuite des phoques et à retourner ensuite à l'eau avec leurs proies; Lopez et Lopez croient que les jeunes apprennent cette nouvelle technique de chasse, qui est plus efficace que la poursuite dans l'eau, en observant les adultes. Dans le deuxième cas, on a noté que les pinsons du genre *Geospiza* ont appris à mordre les oiseaux marins et à boire le sang de ces blessures. L'origine de cette tradition, qu'on ne retrouve que sur une des îles de l'archipel des Galapagos, est probablement liée à l'habitude qu'ont les pinsons de débarrasser les oiseaux marins des insectes qui infestent leur plumage. En tombant sur des piqûres de mouches, les pinsons auraient appris à boire le sang qui sortait de ces blessures; le comportement se serait propagé par observation, les pinsons provoquant ensuite délibérément les blessures.

◇ La culture chez les chimpanzés

De par son degré élevé de parenté avec *Homo sapiens*, l'animal dont les traditions sont probablement les plus intéressantes est le chimpanzé. Goodall (1973) pense que les techniques de construction des plates-formes de sommeil, les patrons de jeu des petits et certaines parades de menace des adultes sont appris par observation dans la population de Gombe, en Tanzanie. Takasaki (1983) montre comment une troupe de chimpanzés des monts Mahale (Tanzanie) a adopté par transmission culturelle une nouvelle nourriture, la mangue. Nishida et Hiraiwa (1982) décrivent comment deux populations de chimpanzés peuvent préférer des espèces différentes de fourmis, alors que Goodall (1973) rapporte des variations dans la consommation de papayes et de pamplemousses entre deux populations.

Si plusieurs de ces études sont malheureusement très anecdotiques, les analyses de McGrew et de son groupe (McGrew et Tutin 1978; McGrew, Tutin et Baldwin 1979; Baldwin, Sabater-Pi, McGrew et Tutin 1981; McGrew 1983) sont beaucoup plus systématiques. Ils ont examiné quatre comportements: la pêche aux termites, les signaux de sollicitation d'épouillage, la construction des plates-formes de sommeil et la consommation de nourriture animale. Dans chaque cas, ils ont examiné en détail chacune des différences qui caractérisent des populations isolées. Ils ont distingué celles qui pouvaient provenir d'un apprentissage individuel causé par des particularités du milieu, et celles qui semblaient indépendantes du milieu et représentaient donc des traditions arbitraires. Dans le cas des plates-formes de sommeil, ils concluent que toutes les variantes (hauteur de la plate-forme, degré de couverture, grosseur de l'arbre choisi, nombre de plates-formes par arbre, distance entre les plates-formes) peuvent s'expliquer par des différences liées au milieu. Dans le cas de la pêche aux termites, trois des différences entre les chimpanzés de Gombe, de Mahale et du mont Assirik (parc du Niokolo-Koba, Sénégal) semblent indépendantes du milieu: arracher ou non l'écorce d'une branche avant de l'utiliser comme instrument de pêche, employer une seule ou deux des extrémités de la branche et choisir des tiges plutôt que des brins d'herbe et de l'écorce. La consommation

de nourriture animale a quant à elle été comparée dans quatre sites: Gombe, Kasoje, Kasakati (Tanzanie) et le mont Assirik. Les populations diffèrent surtout dans le taux de prédation envers les mammifères (plus élevé à Gombe) et dans le fait que les fourmis du genre *Dorylus* sont très prisées à Gombe et au mont Assirik mais ignorées à Kasoje. Quant aux signaux de sollicitation d'épouillage, McGrew et Tutin (1978) considèrent que la posture « bras levés mains jointes » est d'origine culturelle et représente une tradition dans la troupe de Gombe. Nishida *et al.* (1983) ont récemment utilisé la méthode de McGrew pour comparer les nourritures végétales des chimpanzés de Gombe et de Mahale. Les deux populations font montre de différences marquées dans la fréquence de consommation d'une dizaine d'espèces végétales présentes dans les deux sites. Au niveau technique, les groupes diffèrent de trois manières: la façon d'effeuiller les plantes à surface rugueuse, la façon d'ouvrir les fruits à écorce dure (frappés contre une surface à Gombe, mordus à Mahale) et le traitement des gousses de *Diplorhynchus*.

☒ Adaptation, coévolution et culture humaine

◇ La culture est-elle adaptative ?

Ce survol des traditions chez les chimpanzés fait ressortir une des questions fondamentales sur l'évolution de la culture: la culture est-elle adaptative au sens biologique du terme, c'est-à-dire contribue-t-elle au succès reproductif de l'individu? En éthologie, cette question est abordée sous un angle écologique, c'est-à-dire que l'on conçoit l'adaptation en termes de variations comportementales associées à des variations du milieu. Pour être transmises génétiquement, ces variations comportementales doivent être hérissables et mener à un succès reproductif supérieur par rapport aux variations non adaptées. La plupart des théories contemporaines sur l'évolution de la culture humaine sont basées sur ce postulat adaptatif (Durham 1979, Lumsden et Wilson 1981). L'étude des animaux peut-elle éclairer le débat sur les fondements adaptatifs de la culture humaine ?

Le chant des oiseaux est un des domaines où la valeur adaptative des mécanismes culturels a été le plus étudié. On emploie le terme « dialecte » pour décrire les différences de chant entre populations voisines d'une même espèce, par analogie avec les variantes régionales dans les langues humaines. Ces variantes sont transmises par imitation, laquelle est ici de nature vocale plutôt que visuelle. Comme dans les études de McGrew, on se demande si les dialectes sont des variantes culturelles arbitraires ou si elles sont au contraire liées à des différences de milieu. Celles-ci peuvent être de nature acoustique (tel son se transmet mieux dans tel milieu et est donc imité de préférence dans cette population), ou être tout à fait indépendantes du chant lui-même. Dans ce cas, le dialecte n'est qu'un signe de différences génétiques entre populations.

Malgré le grand nombre de travaux générés par cette question, il n'y a pas de consensus clair sur la signification adaptative des dialectes. Certaines recherches semblent indiquer que les dialectes ne sont que des variations arbitraires engendrées par des erreurs de transcription dans le processus d'apprentissage par imitation (Slater, Ince et Colgan 1980). D'autres semblent plutôt montrer que les variations locales du chant sont effectivement associées à des différences du génotype, mais sans qu'on puisse affirmer que ces dernières soient la conséquence d'une sélection naturelle modelée par les différences du milieu (Baker et Cunningham 1985). Les études qui tentent d'évaluer si les dialectes sont adaptés aux propriétés acoustiques du milieu donnent pour le moment des

résultats contradictoires (Date 1987). Il n'y a donc aucune réponse à attendre du côté du chant d'oiseau, d'autant plus que les résultats en faveur de l'une ou l'autre des hypothèses semblent dépendre de l'espèce étudiée, ce qui laisse penser qu'il n'y a pas de règle générale.

Le problème est encore plus compliqué dans le cas de la relation entre la culture et le succès reproductif. La seule étude du sujet est celle de Grant et Grant (en préparation), qui ont noté que seuls les pinsons qui ont appris, probablement par observation, à modifier leurs techniques de recherche alimentaire pendant une sécheresse prolongée ont pu survivre durant la saison 1985-86 sur une île de l'archipel des Galapagos. Notons cependant que Grant et Grant ne démontrent pas formellement que l'apprentissage des pinsons est de nature culturelle, seulement qu'il y a eu modification du comportement dans des circonstances où l'observation des congénères est fréquente. Il s'agit de la seule étude animale qui démontre un lien entre la capacité d'apprentissage et le succès reproductif.

Si le postulat adaptatif est si problématique au niveau animal, ceci devrait nous rendre d'autant plus prudent au niveau humain. De nombreux travaux théoriques et empiriques utilisent en effet ce postulat pour tenter de comprendre l'évolution du comportement humain. Dans la plupart des cas, on isole un comportement comme le viol (Thornhill et Thornhill 1983), le meurtre (Daly et Wilson 1982) ou la violence contre les enfants (Lenington 1981) et on vérifie si certaines prédictions découlant du postulat adaptatif trouvent un support empirique. Pourtant, chercher à voir si telle ou telle pratique culturelle humaine augmente le succès reproductif ou non est un faux problème. Vérifier le postulat adaptatif pour un comportement donné n'est valable que si une différence génotypique affecte ce comportement *en particulier*. Or, dans toutes les théories récentes sur l'évolution du comportement humain, l'effet postulé du génotype n'est pas envisagé comportement par comportement, mais sur une base générale. Autrement dit, on ne postule pas l'existence d'un ou des gènes pour le viol, un ou des gènes pour l'infanticide, un ou des gènes pour le meurtre. On postule qu'un ensemble de gènes régit la capacité d'apprentissage et oriente les solutions apprises dans la direction d'une augmentation du succès reproductif. Lumsden et Wilson (1981) qualifient ces processus d'apprentissage orienté de « règles épigénétiques ». Ce sont ces règles qui seraient sous contrôle génétique et non chaque comportement pris séparément. C'est donc *l'ensemble* des comportements affectés par les règles d'apprentissage qui doit contribuer au succès reproductif et non chacun de ceux-ci pris isolément. Il peut y avoir des comportements qui augmentent le succès reproductif et certains qui le réduisent, de même que d'autres dont l'effet est neutre. L'important, c'est que la *somme nette* de tous ces effets soit positive. Les hypothèses qui prédisent un lien entre une règle comportementale particulière et le succès reproductif ne découlent donc pas logiquement du postulat adaptatif.

◇ La théorie coévolutive

La principale théorie contemporaine sur l'origine biologique de la culture humaine est la théorie coévolutive (Durham 1979, Lumsden et Wilson 1981). Cette théorie est basée sur le principe d'interaction entre l'évolution biologique et l'évolution culturelle. Parce que le contrôle génotypique du comportement est phylogénétiquement plus ancien que le contrôle culturel, la culture est considérée comme nécessairement issue de la biologie. À l'origine du moins, la capacité d'apprentissage culturel n'aurait pu apparaître que parce qu'elle favorisait le succès reproductif des individus qui la manifestaient. Au départ, l'apprentissage culturel est donc adaptatif au même sens que l'est la programmation génétique. En retour, la culture influence la sélection naturelle. En plaçant les

animaux et les humains dans des situations nouvelles, elle crée des pressions sélectives qui peuvent favoriser l'apparition de structures ou de comportements nouveaux. Par exemple, si la capacité d'apprentissage culturel permet aux mésanges de boire de la crème, cette nouvelle situation peut favoriser la sélection d'enzymes qui rendent les oiseaux capables de mieux digérer les produits laitiers (Wyles, Kunkel et Wilson 1983).

Le raisonnement coévolutif s'applique assez facilement à l'origine de la culture. Mais une fois que cette capacité a évolué, rien ne l'oblige à suivre les critères adaptatifs propres à la sélection biologique. En effet, ceux-là sont intimement liés aux mécanismes de la reproduction. Parce que celle-ci fonctionne par division cellulaire, on utilise le critère de la maximisation du nombre de ces divisions pour définir l'adaptation. Le plus adapté est celui qui fait le plus de copies physiques de lui-même parce que la définition même de la matière vivante est basée sur cette notion de copie. Or la culture n'a pas à être jugée sur des critères de production de copies organiques parce que son mécanisme de transmission n'est pas organique. La culture se transmet *indépendamment* des relations biologiques d'apparement. Même si une tradition nouvelle favorise le succès reproductif, cela n'a pas de conséquences sur les fréquences génotypiques parce que la tradition est accessible en dehors du réseau de parenté de l'innovateur. La raison pour laquelle il importe de relier une innovation d'origine génotypique (une mutation qui rend possible un nouveau comportement) au succès reproductif, c'est que cette innovation ne sera disponible qu'aux descendants génétiques du mutant. Dans le cas de la culture, l'innovation se propage au delà de cette descendance biologique. L'innovation n'a donc pas à affecter le succès reproductif parce que la reproduction biologique n'a rien à voir avec la transmission de l'innovation.

Plusieurs analogies ont été tentées entre l'évolution biologique et l'évolution culturelle. Par exemple, on a proposé des unités culturelles analogues aux gènes, en les baptisant « mèmes » (Dawkins 1976) ou « culturgènes » (Lumsden et Wilson 1981). Mais on ne sait pas si ces soi-disant unités de transmission culturelle possèdent des propriétés semblables aux unités biologiques. Ainsi un gène reste un gène d'une génération à l'autre (sauf mutation) et affecte un caractère selon les lois prévisibles de la dominance et de la récessivité. Mais une idée, une tradition, une pratique culturelle, peut se modifier en cours de transmission et se combiner à d'autres pratiques, traditions et idées de toutes sortes de façons. Étant donné notre ignorance des propriétés des unités de transmission culturelle, il est illusoire de leur appliquer des modèles basés sur une analogie avec les gènes, comme le font les théoriciens coévolutifs ou les adeptes des simulations mathématiques.

Cela ne veut pas dire qu'une étude rigoureuse de l'évolution culturelle soit impossible. Cela implique seulement que nous allions au delà des analogies faciles et que nous arrivions enfin un jour à une théorie non réductionniste de l'animal humain. Pour cela, l'étude de la culture animale est probablement plus utile pour mettre en lumière tant les différences entre les animaux et les humains que les similitudes.

RÉFÉRENCES

- BAKER M.C. et M.A. Cunningham
 1985 « The biology of bird song dialects », *Behavioral and Brain Sciences*, 8: 85-133.
- BALDWIN P.J., J. Sabater-Pi, W.C. McGrew et C.E.G. Tutin
 1981 « Comparisons of nests made by different populations of chimpanzees (*Pan troglodytes*) », *Primates*, 22: 474-486.
- BOWMAN R.I. et S.L. Billeb
 1965 « Blood eating in a Galapagos finch », *Living Bird*, 4: 29-44.
- BOYD R. et P.J. Richerson
 1985 *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- CAVALLI-SFORZA L.L. et M.W. Feldman
 1981 *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton: Princeton University Press.
- CHESLER P.
 1969 « Maternal influence in learning by observation in kittens », *Science*, 166: 901-903.
- DALY M. et M. Wilson
 1982 « Homicide and kinship », *American Anthropologist*, 84: 372-378.
- DATE M.
 1987 *The influence of environmental acoustics on the structure of song in American Redstarts* (*Setophaga ruticilla*). Thèse de doctorat inédite, Université McGill.
- DAWKINS R.
 1976 *The Selfish Gene*. New York: Oxford University Press.
- DURHAM W.H.
 1979 « Toward a coevolutionary theory of human biology and culture », in N.A. Chagnon et W. Irons (éds), *Evolutionary Biology and Human Social Behavior: An Anthropological Perspective*. North Scituate: Duxbury Press.
- FAGEN R.M.
 1981 *Animal Play Behavior*. New York: Oxford University Press.
- FISHER J. et R.A. Hinde
 1949 « The opening of milk bottles by birds », *British Birds*, 42: 347-357.
- GALEF B.G.Jr.
 1980 « Diving for food: Analysis of a possible case of social learning in wild rats (*Rattus norvegicus*) », *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 44: 416-425.
 1988 « Imitation in animals: history, definition, and interpretation of data from the psychological laboratory », in B.G. Galef Jr. et T.A. Zentall (éds), *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives*. Hillsdale: Erlbaum.
- GIRALDEAU L.A.
 1984 « Group foraging: the skill pool effect and frequency-dependent learning », *American Naturalist*, 124: 72-79.

- GIRALDEAU L.A. et L. Lefebvre
1987 « Scrounging prevents cultural transmission of food-finding behaviour in pigeons », *Animal Behaviour*, 35: 387-394.
- GOODALL J. van Lawick
1973 « Cultural elements in a chimpanzee community », in E. Menzel (éd.), *Pre-cultural Primate Behavior*. Bâle: Karger.
- GRANT R. et P. Grant
[s.d.] *Adaptation and natural selection in a population of Darwin's finches*, Manuscrit non publié.
- HINDE R.A. et J. Fisher
1951 « Further observations on the opening of milk bottles by birds », *British Birds*, 44: 392-396.
- HUFFMAN M.A.
1984 « Stone-play in *Macaca fuscata* in Arashiyama B troop: transmission of non-adaptive behavior », *Journal of Human Evolution*, 13: 725-736.
- ITANI J.
1965 « On the acquisition and propagation of a new food habit in the troop of Japanese monkeys at Takasakiyama », in K. Imanishi et S.A. Altmann (éds), *Japanese Monkeys: A Collection of Translations*. Edmonton: University of Alberta.
- ITANI J. et A. Nishimura
1973 « The study of infra-human culture in Japan », in E. Menzel (éd.), *Pre-cultural Primate Behavior*. Bâle: Karger.
- KAWAI M.
1965 « Newly acquired pre-cultural behavior of the natural troop of monkeys of Koshima Islet », *Primates*, 6: 1-30.
- LEFEBVRE L.
1985 « Stability of flock composition in urban pigeons », *Auk*, 102: 886-888.
1986 « Cultural diffusion of a novel food-finding behaviour in urban pigeons: an experimental field test », *Ethology*, 71: 295-304.
- LEFEBVRE L. et B. Palameta
1988 « Mechanisms, ecology and population diffusion of socially learned food-finding behavior in feral pigeons », in B.G. Galef Jr. et T.A. Zentall (éds), *Social Learning: Psychological and Biological Perspectives*. Hillsdale: Erlbaum.
- LENINGTON S.
1981 « Child abuse: the limits of sociobiology », *Ethology and Sociobiology*, 2: 17-29.
- LOPEZ J.C. et D. Lopez
1985 « Killer Whales (*Orcinus orca*) of Patagonia and their behavior of intentional stranding while hunting near shore », *Journal of Mammalogy*, 66: 181-183.
- LUMSDEN C.J. et E.O. Wilson
1981 *Genes, Mind and Culture: the Coevolutionary Process*. Cambridge: Harvard University Press.

McGREW W.C.

1983 « Animal foods in the diet of wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): Why cross-cultural variation? », *Journal of Ethology*, 1: 46-61.

McGREW W.C. et C.E.G. Tutin

1978 « Evidence for a social custom in wild chimpanzees? », *Man*, 13: 234-251.

McGREW W.C., C.E.G. Tutin et P.J. Baldwin

1979 « Chimpanzees, tools and termites: cross-cultural comparisons of Senegal, Tanzania and Rio Muni », *Man*, 14: 185-214.

MORGAN C.L.

1900 *Animal Behaviour*. Londres: Arnold.

NISHIDA T. et M. Hiraiwa

1982 « Natural history of a tool-using behavior by wild chimpanzees in feeding upon wood-boring ants », *Journal of Human Evolution*, 11: 73-99.

NISHIDA T., R.W. Wrangham, J. Goodall et S. Uehara

1983 « Local differences in plant-feeding habits of chimpanzees between the Mahale mountains and Gombe National Park, Tanzania », *Journal of Human Evolution*, 12: 467-480.

PALAMETA B.

1988 *Mechanisms of imitation in the pigeon and the canary*. Thèse de doctorat inédite, Cambridge University.

PALAMETA B. et L. Lefebvre

1985 « The social transmission of a food-finding technique in pigeons: what is learned? », *Animal Behaviour*, 33: 892-896.

PINCHON R.

1963 *Faune des Antilles françaises: les oiseaux*. Fort-de-France: Muséum d'histoire naturelle.

PULLIAM H.R.

1983 « On the theory of gene-culture coevolution in a variable environment », in R.L. Melgren (éd.), *Animal Cognition and Behavior*. Amsterdam: North Holland.

PULLIAM H.R. et C. Dunford

1980 *Programmed to Learn: An Essay on the Evolution of Culture*. New York: Cambridge University Press.

SHERRY D.F. et B.G. Galef Jr.

1984 « Cultural transmission without imitation: milk bottle opening by birds », *Animal Behaviour*, 32: 937-938.

SHIELDS W.M. et L.M. Shields

1983 « Forcible rape: an evolutionary perspective », *Ethology and Sociobiology*, 4: 115-136.

SLATER P.J.B., S.A. Ince et P.W. Colgan

1980 « Chaffinch song types: their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals », *Behaviour*, 75: 207-218.

STRAYER F.F.

1976 « Learning and imitation as a function of social status in macaque monkeys (*Macaca nemestrina*) », *Animal Behaviour*, 24: 835-848.

TAKASAKI H.

1983 « Mahale chimpanzees taste mangoes: toward acquisition of a new food item? », *Primates*, 24: 273-275.

THORNHILL R. et N.W. Thornhill

1983 « Human rape: an evolutionary analysis », *Ethology and Sociobiology*, 4: 137-173.

THORPE W.H.

1963 *Learning and Instinct in Animals*. Londres: Methuen.

WYLES J.S., J.G. Kunkel et A.C. Wilson

1983 « Birds, behavior and anatomical evolution », *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 80: 4394-4397.

RÉSUMÉ / ABSTRACT

L'imitation à l'origine de la culture

Les racines animales de la culture humaine se trouvent dans l'apprentissage social. Cet article décrit une série de travaux récents sur l'imitation et les traditions culturelles chez les oiseaux et les mammifères. Les implications de ces études pour notre compréhension de la culture humaine sont discutées. La théorie coévolutive fournit un scénario plausible des origines de la culture humaine. La question de savoir si des pratiques culturelles particulières contribuent au succès reproductif est plus problématique. Les objections logiques à l'application du concept d'adaptation biologique à la culture sont soulignées.

The Origin of Culture: Imitation

The animal roots of human culture are found in social learning. This paper reviews recent work on imitative learning and cultural traditions in birds and mammals. The implications of these studies for our understanding of human culture are discussed. Coevolutionary theory provides a plausible scenario for the origins of cultural learning in humans. Whether specific, culturally-transmitted behaviors are biologically adaptive is another matter and a series of logical problems inherent in this assumption are pointed out.

Louis Lefebvre
 Département de biologie
 Université McGill
 1205, avenue Docteur-Penfield
 Montréal (Québec)
 Canada H3A 1B1