l'évolution culturelle

une autre forme d'hérédité et de diversité biologique

publié le 14.01.21 |par étienne danchin

dans ce document, après avoir défini ce que l'on entend par le processus culturel, est abordée la question de l'existence d'hérédité culturelle dans le monde vivant, au-delà de la seule espèce humaine. en effet, le processus culturel est trop souvent considéré comme l'apanage des humains, plus éventuellement quelques espèces de primates, voire quelques espèces d'oiseaux. des découvertes récentes suggèrent que ce processus existe en fait chez un très grand nombre d'espèces, y compris chez des invertébrés. ainsi, le processus culturel qui génère une autre forme d'hérédité apparaît-il comme étant un processus très général d'hérédité qui est donc susceptible d'avoir participé à l'évolution d'un très grand nombre d'espèces probablement depuis des millions d'années. le processus culturel constitue donc un formidable processus de création et de maintien de la diversité biologique qu'il est nécessaire de prendre en compte en biologie en général et en biologie de la conservation en particulier.

un des enjeux majeurs en biologie, est de comprendre pourquoi les individus d'une population, ou même au sein des fratries, diffèrent autant les uns des autres. quels sont les mécanismes qui produisent et maintiennent cette diversité biologique ? le débat scientifique sur ces sujets n'a jamais vraiment cessé et reste au cœur de la biologie moderne. ce débat est fortement lié à la question de *l'hérédité, c'est-à-dire au fait que les enfants ressemblent à leurs parents*. à l'échelle d'une population, cette ressemblance se traduit par le fait que les enfants héritent des caractéristiques de leurs parents. par exemple, les parents de grande taille ont en moyenne des enfants plus grands que ceux des parents de petite taille. c'est l'hérédité des différences, que j'appelle l'héritabilité inclusive[1] qui est une mesure statistique de la ressemblance parent-enfant au sein d'une population. cette mesure de la ressemblance ne peut, elle, s'effectuer qu'à l'échelle d'une population. la vision classique selon laquelle cette ressemblance résulte essentiellement, si ce n'est exclusivement, de la transmission de la séquence de l'adn des parents vers leurs enfants, demande à être élargie du fait de très nombreuses découvertes faites depuis le début du troisième millénaire. un des domaines concerné est celui de l'existence de l'hérédité culturelle. pour bien comprendre l'importance de la question de l'évolution culturelle, il nous faut non seulement comprendre l'hérédité, mais aussi son rôle dans le vivant et l'évolution. comme le concept même d'hérédité est en train de changer rapidement, nous commencerons par le discuter.

1. l'hérédité est au centre de la biologie

l'étude de l'hérédité est au centre de la biologie pour plusieurs raisons fondamentales. tout d'abord, étudier la ressemblance parent-enfant c'est étudier les sources de variation phénotypique. d'autre part, la ressemblance parent-enfant est au cœur même

de l'évolution que ce soit par sélection naturelle ou par dérive. en effet, depuis darwin [3] la sélection naturelle est définie comme un processus qui s'enclenche inévitablement dès lors que deux conditions sont remplies (a) il existe de la variation dans les populations, et (b) il existe une relation persistante au cours des générations entre la valeur des traits et la capacité à avoir des descendants (ce que l'on appelle la fitness, concept que je traduis par le mot aptitude[2]). par exemple pour la taille, cette relation peut être que dans une population, ce sont les individus de grande taille qui survivent et se reproduisent mieux (ils ont donc une plus forte aptitude) que les moyens ou les petits. cette deuxième clause est ce que l'on dénomme la pression de sélection. cependant, ces deux conditions ne conduiront à évolution que si une troisième condition est remplie, à savoir que (c) le trait soit héritable, c'est-à-dire que la variation sur le trait soit transmise à la descendance (par exemple dans le cas de la taille, les grands donnent naissance à des grands et les petits à des petits). c'est pour cette raison que la question de l'hérédité (la transmission des caractères) est au centre de toute la biologie en général et de la biologie évolutive en particulier.

2. divers mécanismes d'hérédité

depuis la découverte de l'adn et de ses fantastiques capacités de stockage d'information, la vision dominante de l'hérédité est qu'elle repose essentiellement, si ce n'est exclusivement, sur la transmission de la séquence de l'adn. c'est ce que j'appelle la vision « séquencique » de l'hérédité qui consiste à réduire l'hérédité à la seule transmission de la séquence nucléotidique de l'adn[3]. c'est la vision la plus largement admise encore aujourd'hui.

cependant, de longue date, et surtout depuis le début du troisième millénaire, de nombreuses découvertes ont remis en cause cette vision qui réduit l'hérédité à la seule séquencique. en effet, il ressort de ces multiples découvertes que la vision séquencique de l'hérédité et de l'évolution ne permet pas d'expliquer toute la complexité du vivant[4]. de nombreux arguments permettent aujourd'hui d'affirmer que la ressemblance parent-enfant ne repose pas uniquement sur le transfert de l'information séquencique mais implique aussi toute une série de processus variés de nature non séquencique (ou non génétique). ces autres modes d'hérédité prennent plusieurs formes extrêmement variées, sophistiquées et surprenantes[5]. il s'agit des hérédités épigénétique, cytoplasmique, culturelle et écologique, ou encore de la transmission du microbiote ou celle des prions et de ce que l'on appelle les molécules chaperons qui maintiennent les protéines dans une configuration fonctionnelle. alors que toutes ces formes d'hérédité se transmettent uniquement de parent à enfant (ce que l'on appelle la transmission verticale), l'hérédité culturelle est très originale en ce sens qu'elle est la seule à pouvoir se transmettre verticalement mais aussi horizontalement (entre individus de la même cohorte) ou obliquement (entre individus non apparentés de générations différentes). ainsi, notre conception de l'hérédité doit être élargie pour inclure dans les raisonnements de biologie toutes les composantes de l'hérédité, au-delà de la seule transmission séquencique. cet élargissement de notre conception de l'hérédité des différences (appelée ***héritabilité inclusive***) a le potentiel de fortement modifier notre vision du fonctionnement du vivant et de son évolution car, comme nous l'avons vu plus haut, l'hérédité des différences est la condition centrale pour que la sélection naturelle conduise à l'évolution.

la mise en évidence du fait que la ressemblance parent-enfant ne repose pas uniquement sur une variation de la séquence de l'adn a émergé comme un des domaines majeurs de la biologie depuis le début du troisième millénaire. le lecteur intéressé par la question de l'importance de l'hérédité non séquencique pourra par exemple lire [2, 6-13].

3. la culture animale

fort de ces importants éléments de contexte, et armé de ces notions très générales de source de variation et d'hérédité, nous pouvons nous focaliser sur les variants culturels rendus héritables par l'apprentissage social.

3.1. un peu d'histoire

pendant très longtemps nous avons considéré que la culture était l'apanage de l'humanité. de ce fait, toutes les définitions étaient conçues pour capturer toutes les particularités de la culture humaine. il n'y avait donc pas d'intérêt à rechercher l'existence de phénomènes culturels en dehors de notre espèce, et comme on ne trouve que ce que l'on recherche, nous n'avions pendant très longtemps aucun exemple de transmission culturelle en dehors de notre espèce.

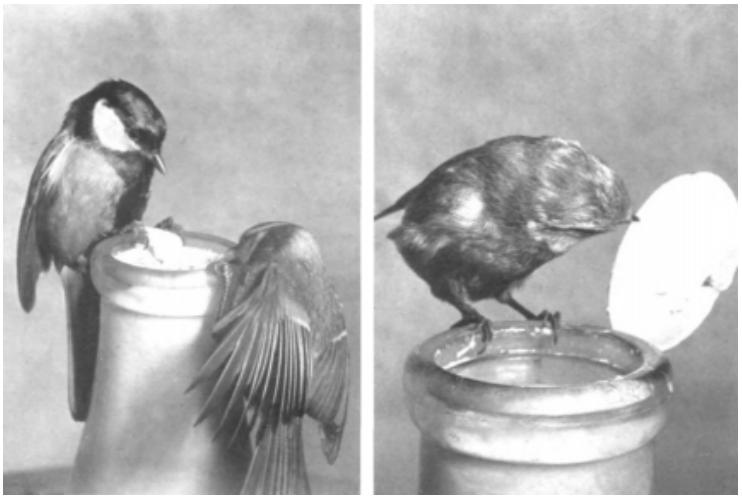


figure 1 - mésanges ouvrant des bouteilles de lait

auteur(s)/autrice(s) : v. l. breeze
licence : reproduit avec autorisation
source : nature

cependant, des faits ont été rapportés dès le début du xx^{e} siècle qui donnaient à penser que le phénomène culturel avait une portée taxonomique s'étendant bien au-delà de la seule espèce humaine. le premier exemple concernait des oiseaux. en effet, en plusieurs endroits de grande-bretagne dans les années 1900, des mésanges ont commencé à percer l'opercule des bouteilles de lait déposées chaque matin sur le perron des habitations pour se nourrir de la crème qui surnage sur le lait (figure 1). cette innovation comportementale s'est ensuite étendue rapidement à quasiment toute la grande-bretagne (figure 2). pour plus de détails sur les localités impliquées et sur la dynamique d'invasion de ce comportement, on peut consulter [14] qui fournit des cartes accessibles même aux non anglophones[6]. ce phénomène a donné lieu à de nombreuses discussions avant que ne fasse consensus l'idée que cette rapide diffusion du comportement relevait bien d'un processus culturel[7].



figure 2 - distribution des comportements signalés d’ouverture des bouteilles de lait par des mésanges en grande-bretagne en 1939, 1943 et 1947
chaque carte présente la totalité des cas recensés jusqu’à l’année indiquée. le terme « mésanges » regroupe les espèces *parus major* (mésange charbonnière), *periparus ater* (mésange noire) et *cyanistes caeruleus* (mésange bleue).

auteur(s)/autrice(s) : james fisher et r.a. hinde licence : reproduit avec autorisation
source : nature

le deuxième exemple classique est celui des macaques de l'île de koshima, au japon [16]. au milieu du xx^{e} siècle des primatologues déposèrent régulièrement dans des endroits faciles à observer des patates douces dont se nourrissent les singes. une femelle appelée imo s'est alors mise à laver les tubercules pour enlever le sable qui était dessus, ce qui en facilitait grandement la consommation. cette innovation s'est alors propagée à tous les membres de son groupe de macaques (figure 3). il s'en est suivi toute une série d'autres innovations qui se sont accumulées au cours du temps et qui ont profondément changé le mode de vie de ces singes et donc les pressions de sélection agissant sur eux [16, 17]. de nouveau, ce cas a été discuté pour savoir si l'on pouvait là aussi parler de culture animale, soulevant encore une fois la question de ce qu'est la culture.

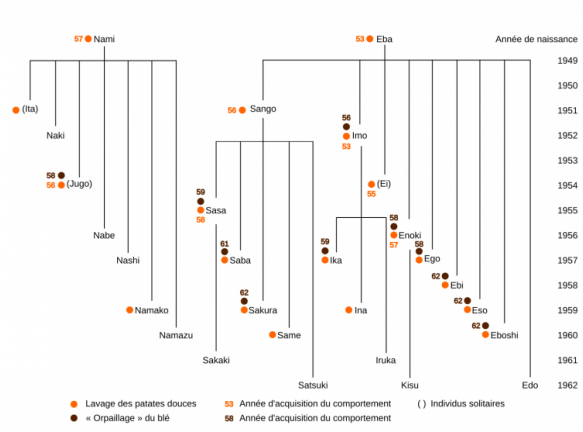


figure 3 - l'acquisition de deux comportements chez des macaques japonais
arbre généalogique de macaques japonais (*macaca fuscata*) de l'île de koshima (japon). parmi ces individus, certains vont au bord de l'eau pour débarrasser les patates douces du sable qui les couvre. un autre comportement observé dans cette population de macaques est l'« orpaillage » du blé : au lieu de manger un par un les grains de blé qu'ils trouvent dans le sable, certains individus jettent le mélange sable/blé dans l'eau. le sable coule tandis que le blé flotte et est alors récupéré pour être consommé.

auteur(s)/autrice(s) : pascal combemorel, d'après hirata et coll., 2008 licence : cc-by
source : primate origins of human cognition and behavior

pendant longtemps ce furent les deux seuls exemples illustrant la possibilité de culture animale. depuis cette époque, toute une série d'exemples de transmission culturelle ont été décrits chez les chimpanzés [18-22], chez les orang-outans [23], le singe vervet [24], plusieurs cétacés [25-28], les suricates [29], diverses espèces d'oiseaux [30, 31] et d'une manière encore plus surprenante chez les insectes. les études sur les oiseaux sont remarquables car elles sont expérimentales et étudient la dynamique de transmission intrapopulation, l'une sur le chant [30], l'autre sur l'exploitation d'une source artificielle de nourriture [31]. pour les insectes les arguments expérimentaux portent sur la transmission à l'intérieur d'une ruche d'un nouveau comportement d'alimentation chez un bourdon [32], et la transmission des préférences sexuelles chez la mouche du vinaigre [33]. voir aussi [17, 34].

3.2. une définition centrée sur les invariants du processus culturel

toutes ces discussions posent en fait la question de la définition de la culture. il fallait pour cela se dégager de notre anthropocentrisme de base pour nous concentrer sur ce qu'il y a d'essentiel dans le processus culturel. le point sur lequel s'accorderait la majorité des chercheurs est que, dans sa version princeps, la culture est quelque chose qui est appris depuis les autres. ainsi, le phénomène culturel est intimement lié à la question de l'apprentissage social, domaine pour lequel il existe une vaste littérature. un des premiers exemples d'apprentissage social décrit dans la littérature est celui de la

danse des abeilles [35]. depuis cette date, de très nombreux autres exemples ont été publiés (voir par exemple [17,36-47]).

les premières définitions de la culture animale se focalisaient sur les patrons de variation comportementale entre populations. par exemple, pour une tâche donnée, les individus d'une population se comportent d'une certaine manière (utilisation de pierres pour casser des noix) alors que dans d'autres populations leurs congénères se comportent différemment (utilisation de bâtons pour casser des noix) alors que les conditions écologiques et génétiques sont très semblables. comme ces différences comportementales persistaient au cours des générations, il semblait qu'il s'agissait de véritables traditions culturelles. cependant, la seule présence de patrons de variation ne permet pas d'inférer les mécanismes responsables de cette variation. il fallait bien entendu aussi démontrer que ces variations sont effectivement transmises entre les individus par apprentissage social, c'est-à-dire par apprentissage à partir des autres.

3.2.1. une définition de la culture transposable à toutes les espèces

nous avons donc proposé une nouvelle définition de la culture qui associe à cette approche centrée sur les patrons de variation (les traditions) une étude des propriétés de l'apprentissage social sous-jacent afin de vérifier que cet apprentissage social génère effectivement l'émergence de comportements communs au sein d'une même population, mais variables entre populations [33].

avec mes coauteurs de cet article, nous proposons donc que « *la culture est la part de la variation entre individus qui est transmise par (1) un apprentissage social qui (2) se fait régulièrement des plus anciens vers les plus jeunes, (3) est mémorisée assez longtemps pour être de nouveau copiée, (4) qui est basée sur les traits plutôt que sur les individus[8] et qui (5) incorpore un mécanisme de réparation comme le conformisme[9]. enfin, il faut aussi vérifier que ces cinq conditions réunies suffisent à faire émerger des comportements collectifs similaires localement et persistants sur de très longues périodes, bien au-delà de la durée d'une génération. il faut donc que ces caractéristiques cognitives aient le potentiel de faire émerger des traditions culturelles persistantes*. » cette définition est résumée dans la figure 4.

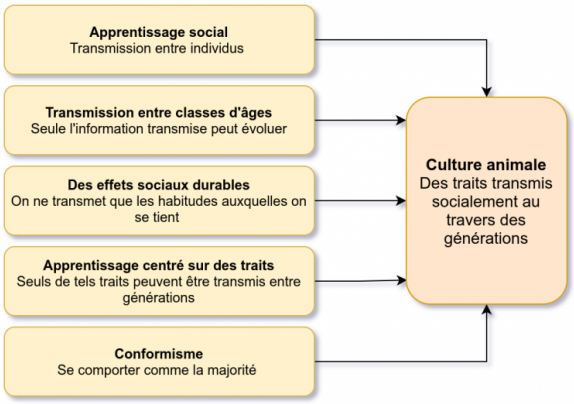


figure 4 - les cinq critères permettant d'affirmer qu'un trait est transmis culturellement

auteur(s)/autrice(s) : étienne danchin licence : cc-by

ainsi caractérisée de manière rigoureuse et complète, il devient maintenant possible d'étudier la culture animale chez n'importe quel organisme, cette définition constituant une boîte à outils conceptuelle et pratique pour étudier la culture dans le monde animal.

3.2.2. des drosophiles culturelles

pour tester cette définition, nous avions choisi un organisme tout à fait improbable a priori, à savoir la drosophile (*drosophila melanogaster*) [33][10]. cette petite mouche mesure en effet de l'ordre du millimètre et a un cerveau qui est environ dix millions de fois plus petit que le nôtre. de manière très surprenante, nous avons observé que les préférences sexuelles des drosophiles femelles sont transmises socialement entre femelles et que cet apprentissage social vérifie tous les critères de notre définition (figure 5). de plus, dans une expérience de chaîne de transmission dans laquelle les observatrices (élèves) d'un pas de transmission devenaient les démonstratrices (professeurs) du pas suivant, nous avons constaté que de telles chaines duraient significativement plus longtemps qu'attendu en l'absence d'apprentissage social. enfin, des simulations statistiques nous ont permis de montrer que les caractéristiques de l'apprentissage social sont effectivement susceptibles de faire émerger une préférence collective pour un type de mâle donné, certaines de ces traditions pouvant persister sur plus de 100 000 pas de transmission, ce qui pouvait représenter près de 10 000 générations de drosophiles (pour tous les détails, voir [33]).

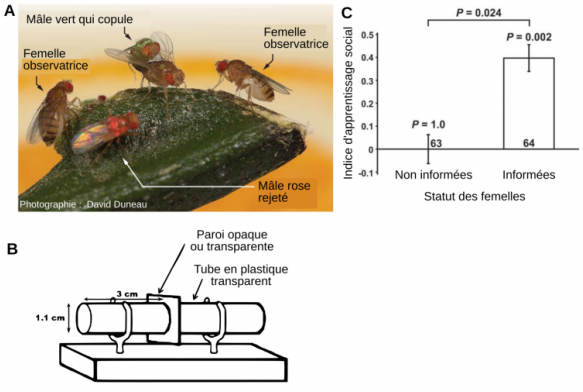


figure 5 - apprentissage social dans le contexte du choix du partenaire chez la drosophile a. le mâle poudré de vert copule, mais pas le mâle poudré de rose. deux femelles semblent observer le couple en train de copuler. b. dispositif expérimental permettant de reproduire la situation présentée en a. une femelle observatrice est placée dans un tube en plastique d'où elle peut observer (paroi transparente) ou non (paroi opaque) la démonstration (impliquant une femelle et un mâle poudré de rose ou de vert) se déroulant dans l'autre tube. ensuite les individus impliqués dans la démonstration sont enlevés et remplacés par deux nouveaux mâles, un de chaque couleur, la paroi est enlevée et on enregistre la couleur du mâle avec lequel la femelle observatrice copule. c. indice d’apprentissage sociale de femelles n’ayant pas observé (paroi opaque utilisée en b) ou ayant observé (paroi transparente utilisée en b) une femelle démonstratrice s'accoupler avec un mâle d’une couleur donnée. un indice valant zéro témoigne du choix aléatoire du partenaire tandis qu’un indice positif traduit une préférence pour la couleur du mâle observé durant la démonstration. les valeurs p des tests au-dessus des barres sont celles de tests binomiaux par rapport à un choix aléatoire. les barres d’erreur représentent les erreurs types de la moyenne.

auteur(s)/autrice(s) : danchin et coll., 2018 licence : reproduit avec autorisation source : science

d'autre part, nous nous attendions à ce que la transmission des préférences sexuelles se fasse culturellement car, dans ce contexte, le conformisme apporte un avantage chaque fois qu'un individu change de population (ou de groupe culturel). en effet, le conformisme permet à un individu qui change de groupe culturel de toujours adopter le comportement majoritaire localement, indépendamment du comportement majoritaire de son groupe d'origine. de ce fait, les femelles conformistes produiront toujours des fils du phénotype qui est préféré dans le groupe culturel de la reproduction en cours, ce qui augmentera fortement leur aptitude. nos expériences ont confirmé magistralement le caractère conformiste des drosophiles femelles dans le choix de leurs partenaires.

ainsi les drosophiles ont toutes les capacités cognitives nécessaires à l'émergence de véritables traditions locales de préférence sexuelle pour un type de mâle donné, ce qui suggère que la transmission culturelle est beaucoup plus ancienne et répandue que nous ne le pensions, ou qu'elle résulte de phénomènes de convergence entre les différents groupes étudiés. dans la première hypothèse, la culture pourrait donc avoir participé à l'hérédité et l'évolution depuis des millions d'années et ceci chez un panel d'animaux bien plus varié que nous ne pouvions l'imaginer.

4. conséquences

une première conséquence de la probable omniprésence d'hérédité culturelle dans le monde animal est qu'elle a le potentiel de fortement affecter la sélection sexuelle et la spéciation chez les organismes où les préférences sexuelles sont héritées culturellement. une autre conséquence de l'existence d'une composante culturelle dans la ressemblance parent-enfant est qu'il est nécessaire de revoir la définition de l'évolution. alors que classiquement l'évolution est définie comme « *le processus par lequel la fréquence des variants* génétiques *change au cours du temps* », il nous faut maintenant adopter une définition plus inclusive qui incorpore l'ensemble des processus participant à la ressemblance parent-enfant. pour cela il suffit d'enlever un seul mot: « *l'évolution est le processus par lequel la fréquence des* variants *change au cours du temps* »[11] [49].

dans cette nouvelle définition de l'évolution, le mot *variant* inclus tous les variant possibles, dont bien entendu les variants séquenciques (c'est-à-dire dans la séquence nucléotidique de l'adn). mais il inclut aussi le rôle de toute une série de variants phénotypiques non génétiques mais néanmoins transmis entre générations, et dont le rôle majeur (et largement sous-estimé) dans l'hérédité et l'évolution est actuellement mis au jour. ces variants peuvent être épigénétiques, cytoplasmiques, microbiotiques, culturels, et écologiques, ou dus à des prions ou des molécules chaperons. comme toutes ces variations ont des composantes transmises des parents vers leurs enfants (c'est-à-dire qu'elles sont en partie inclusivement héritables), ces variants sont susceptibles d'évoluer dans le temps par l'effet de la sélection naturelle ou de la dérive, et donc de participer à l'évolution.

enfin, alors que nous savons depuis longtemps que le comportement participe à l'évolution en permettant aux organismes de s'adapter rapidement aux changements dans leur environnement, il apparaît aujourd'hui que le comportement constitue aussi un important acteur d'hérédité ayant des propriétés de transmission très originales (intra mais aussi inter lignées familiales) qui sont susceptibles d'affecter le fonctionnement même de l'évolution. de plus, plusieurs auteurs ([50-53] ; pour une revue, voir [54]) ont insisté sur la nécessité de prendre en compte les variants culturels dans toutes nos politiques de conservation afin de conserver au maximum le potentiel évolutif des espèces et espérer ainsi tamponner autant que possible les effets délétères des changements globaux sur la diversité biologique[12].

5. références

1. danchin, é., and wagner, r.h. (2010) inclusive heritability: combining genetic and nongenetic information to study animal behavior and culture. *oikos* 119, 210-218.

2. danchin, é., *et al.* (2011) beyond dna: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution. *nature rev genet* 12, 475-486.

3. darwin, c. (1859) *on the origin of species by means of natural selection*. john murray.

4. danchin, é., *et al.* (2005) *ecologie comportementale*. dunod.

5. danchin, é., *et al.*(2008) *behavioural ecology*. oxford university press.

6. danchin, é., *et al.* (2019) early in life effects and heredity: reconciling neo-darwinism with neo-lamarckism under the banner of the inclusive evolutionary synthesis. *phil. trans. r. soc. b* 374, 20180113.

7. bonduriansky, r., and day, t. (2018) *extended heredity: a new understanding of inheritance and evolution*. princeton university press.

8. pigliucci, m., and müller, g.b. (2010) *evolution, the extended synthesis*. mit press.

9. bonduriansky, r. (2012) rethinking heredity, again. *trends ecol evol* 27, 330-336.

10. wang, y., *et al.* (2017) lamarck rises from his grave: parental environment-induced epigenetic inheritance in model organisms and humans. *biol rev* 92, 2084-2111.

11. danchin, é., *et al.* (2019) epigenetically-facilitated mutational assimilation: epigenetics as a hub within the inclusive evolutionary synthesis. *biol rev* 94, 259-282.

12. lu, q., and bourrat, p. (2017) the evolutionary gene and the extended evolutionary synthesis. *british j phil sci* 69, 775-800.

13. huneman, p., and whalsh, d.m. (2017) *challenging the modern synthesis. adaptation, development, and inheritance*. oxford university press.

14. fisher, j., and hinde, r.a. (1949) the opening of milk bottles by birds. *brit birds* 42, 347.

15. sherry, d.f., and galef, b.g. (1984) cultural transmision without imitation - milk bottle opening by birds. *anim behav* 32, 937-938.

16. hirata, s., *et al.* (2008) "sweet-potato washing" revisited. in *primate origins of human cognition and behavior* (t., m., ed), pp. 487-508, springer.

17. avital, e., and jablonka, e. (2000) *animal traditions. behavioural inheritance in evolution*. cambridge university press.

18. whiten, a., *et al.* (1999) culture in chimpanzees. *nature* 399, 682-685.

19. whiten, a. (2017) culture extends the scope of evolutionary biology in the great apes. *proc nat acad sci usa* 114, 7790-7797.

20. whiten, a. (2011) the scope of culture in chimpanzees, humans and ancestral apes. *philos trans r soc lond b* 366, 997-1007.

21. whiten, a., *et al.* (2005) conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees. *nature* 437, 737-740.

22. whiten, a. (2007) pan african culture: memes and genes in wild chimpanzees. *proc nat acad sci usa* 104, 17559–17560.

23. van schaik, c.p., *et al.* (2003) orangutan cultures and the evolution of material culture. *science* 299, 102-105.

24. van de waal, e., *et al.* (2013) potent social learning and conformity shape a wild

primate's foraging decisions. *science* 340, 483-485.

25. whitehead, h. (1998) cultural selection and genetic diversity in matrilineal whales. *science* 282, 1708-1711.

26. allen, j.*, et al.* (2013) network-based diffusion analysis reveals cultural transmission of lobtail feeding in humpback whales. *science* 340, 485-488.

27. krutzen, m.*, et al.* (2005) cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *proc nat acad sci usa* 102, 8939-8943.

28. kopps, a.m.*, et al.* (2014) cultural transmission of tool use combined with habitat specializations leads to fine-scale genetic structure in bottlenose dolphins. *proc r soc lond b biol sci* 281, 20133245.

29. thornton, a.*, et al.* (2010) multi-generational persistence of traditions in neighbouring meerkat groups. *proc r soc lond b biol sci* 277, 3623-3629.

30. feher, o.*, et al.* (2009) de novo establishment of wild-type song culture in the zebra finch. *nature* 459, 564-u594.

31. aplin, l.m.*, et al.* (2015) experimentally induced innovations lead to persistent culture via conformity in wild birds. *nature* 518, 538-541.

32. alem, s.*, et al.* (2016) associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect. *plos biol* 14, e1002564.

33. danchin, é.*, et al.* (2018) cultural flies: conformist social learning in fruit flies predicts long-lasting mate-choice traditions. *science* 362, 1025-1030.

34. danchin, é.*, et al.* (2004) public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *science* 305, 487-491.

35. von frisch, k. (1974) decoding the language of the bee. *science* 185, 663-668.

36. heyes, c.m., and galef, b.g.j. (1996) *social learning and imitation: the roots of culture*. academic press.

37. brown, c.r., and laland, k.n. (2003) social learning in fishes: a review. 4, 280-288.

38. griffin, a.s. (2004) social learning about predators: a review and prospectus. *learnin behav* 32, 131-140.

39. chittka, l., and leadbeater, e. (2005) social learning: public information in insects. *curr biol* 15, r869-r871.

40. coolen, i.*, et al.* (2005) social learning in noncolonial insects? *curr biol* 15, 1931-1935.

41. leadbeater, e., and chittka, l. (2007) social learning in insects - from miniature brains to consensus building. *curr biol* 17, r703-r713.

42. mery, f.*, et al.* (2009) public versus personal information for mate copying in an invertebrate. *curr biol* 19, 730-734.

43. slagsvold, t., and wiebe, k.l. (2011) social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *philos trans r soc lond b* 366, 969-977

44. battesti, m.*, et al.*(2012) spread of social information and dynamics of social transmission within drosophila groups. *curr biol* doi 10.1016/j.cub.2011.12.050

45. watson, s.k.*, et al.* (2015) vocal learning in the functionally referential food grunts of chimpanzees. *curr biol*

46. dagaeff, a.-c.*, et al.* (2016) drosophila mate copying correlates with atmospheric pressure in a speed learning situation. *anim behav* 121, 163-174.

47. whiten, a. (2018) culture and conformity shape fruitfly mating. potent social

learning sustains the inheritance of mating preferences over generations. *science* 362, 998-999.

48. boyd, r., and richerson, p.j. (1985) *culture and the evolutionary process*. chicago university press.

49. bentley, r.a.*, et al.* (2004) random drift and culture change. *proc r soc lond b biol sci* 271, s353-s356.

50. whitehead, h.*, et al.* (2004) culture and conservation of non-humans with reference to whales and dolphins: review and new directions. *biol cons* 120, 427-437.

51. laiolo, p., and tella, j.l. (2005) habitat fragmentation affects culture transmission: patterns of song matching in dupont's lark. *j anim ecol* 42, 1183-1193.

52. laiolo, p., and tella, j.l. (2007) erosion of animal cultures in fragmented landscapes. 5, 68-72.

53. laiolo, p., and jovani, r. (2007) the emergence of animal culture conservation. *trends ecol evol* 22, 5-5.

54. brakes, p.*, et al.* (2019) animal cultures matter for conservation. *science*

55. jesmer, b.r.*, et al.* (2018) is ungulate migration culturally transmitted? evidence of social learning from translocated animals. *science* 361, 1023-1025.

CRÉDITS

AUTEUR(S)/AUTRICE(S)

étienne danchin

spécialiste de l'évolution et de l'hérédité non génétique. il a dirigé le laboratoire évolution & diversité biologique (edb-toulouse), et le labex tulip dont le but est d'intégrer toute la biologie en une nouvelle synthèse inclusive de l'évolution.

MISE EN LIGNE

pascal combemorel

agrégé de svt, il est le responsable éditorial du site planet-vie depuis septembre 2016.

LICENCE DU TEXTE DE L'ARTICLE

creative commons - attribution - pas d'utilisation commerciale - pas de modifications

notes

1 la notion d'héritabilité inclusive généralise celle d'héritabilité qui est aujourd'hui classiquement limitée à la variation transmise par voie génétique (séquencique). l'héritabilité inclusive est l'hérédité des différences, quel que soit le mécanisme de ressemblance responsable de la transmission d'information des parents vers les enfants et conduisant à cette ressemblance. l'information concernée peut être génétique (séquencique) ou non génétique (non séquencique). l'héritabilité inclusive se mesure comme la proportion de la variation qui est transmise à la descendance, tout mécanisme inclus. l'héritabilité varie donc entre 0 (la valeur du trait des enfants est totalement indépendante de celle des parents) et 1 (les enfants ont exactement la même valeur de trait que leurs parents). pour plus de détails sur la notion d'héritabilité inclusive voir [1,2].

2 j'ai adopté cette traduction dans le livre de cours que j'ai écrit spécialement pour les enseignants et les étudiants [4]. je recommande cependant la version publiée en anglais trois ans plus tard, beaucoup plus complète et qui inclut un chapitre sur l'évolution culturelle [5]. *(note de l'éditeur : le terme fitness peut également se traduire par valeur sélective)*

3 alors que le concept initial de gène était très large, aujourd'hui, force est de constater qu'il s'est réduit à la seule séquence nucléotidique de l'adn. pour clarifier cette situation, j'ai donc introduit le terme de « séquencique » pour qualifier cette vision réduite de la génétique [6]. cela lève un grand nombre d'ambiguïtés sur la définition de termes aussi importants que gène, génétique, etc.

4 depuis la découverte de l'adn, il y a toujours eu débat sur la question de l'existence d'une composante de l'hérédité qui ne reposerait pas sur la seule séquence de l'adn. mais ce débat n'est vraiment monté en puissance que depuis le début des années 2000. voir par exemple le numéro spécial de *pour la science* de novembre-décembre 2019 intitulé *qui sommes-nous ? les nouvelles réponses de la génétique.*

5 pour une revue exhaustive sur le sujet je recommande le livre [7], ainsi que mon livre qui sera publié en 2021 chez humensciences et intitulé *l'hérédité telle que l'on ne vous l'a jamais racontée*. je finalise actuellement un ouvrage beaucoup plus complet sur le même sujet, et davantage destiné aux scientifiques, enseignants et étudiants en biologie, intitulé *au-delà du 'gène égoïste': la synthèse inclusive de l'évolution* qui devrait être publié fin 2021 chez actes sud.

6 cet article peut être téléchargé depuis le site de *nature*.

7 voir par exemple [15].

8 par exemple, dans le cas du choix du partenaire sexuel, si les femelles apprennent, sur la base de l'observation d'autres femelles, à préférer un mâle a par rapport à un mâle b, cela correspond à un apprentissage social basé sur les individus. ce type d'apprentissage ne peut pas donner de tradition car la transmission ne pourra durer que le temps de la vie de ces mâles a et b. par contre, un apprentissage social basé sur les traits correspond au cas où les femelles observatrices apprennent à préférer n'importe quel mâle du phénotype de a par rapport à n'importe quel mâle du phénotype de b. dans ce cas cette préférence peut être transmise indéfiniment et donc donner lieu à des traditions locales.

9 par conformisme, on entend la tendance exagérée à se comporter comme la majorité des individus avec qui on vit [48]. le conformisme joue un rôle absolument central dans l'émergence de traditions culturelles à tel point que l'on peut affirmer que sans conformisme il ne peut pas y avoir de processus culturel. c'est ce que nous avons montré, après d'autres chercheurs travaillant sur l'humain, dans le cas de la drosophile [33].

10 cet article est disponible sur mon site internet.

11 cette définition est la première phrase de l'article d'alexander bentley [49] qui teste sur trois types de données culturelles humaines (des types de poterie, les citations des brevets, et les prénoms aux états-unis) un des modèles classiques de la synthèse moderne de l'évolution. un des jeux de données qu'il utilise comporte 6,3 millions de données, une taille d'échantillon qui ne pourra jamais être atteinte en génétique. bentley montre que la distribution de ces trois jeux de données est exactement celle prédite par des modèles développés pour décrire la distribution de la variation génétique, montrant ainsi que la logique développée pour décrire la variation génétique au sein des populations est parfaitement adaptée à décrire la distribution d'autres types de variants héritables comme les variants culturels, un parallèle tout à fait intéressant.

12 je recommande aussi vivement la lecture de [55] qui illustre parfaitement ce que peut apporter la prise en compte des variants culturels en biologie de la conservation.