



HAL
open science

Les bases cognitives de l'évolution culturelle cumulative

Emmanuel de Oliveira

► **To cite this version:**

Emmanuel de Oliveira. Les bases cognitives de l'évolution culturelle cumulative. Psychologie. Université de Lyon, 2018. Français. NNT : 2018LYSE2144 . tel-02078916

HAL Id: tel-02078916

<https://theses.hal.science/tel-02078916>

Submitted on 25 Mar 2019

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.



N° d'ordre NNT : 2018LYSE2144

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

Opérée au sein de

L'UNIVERSITÉ LUMIÈRE LYON 2

École Doctorale : ED 476 Neurosciences et Cognition

Discipline : Sciences cognitive

Soutenue publiquement le 19 décembre 2018, par :

Emmanuel DE OLIVEIRA

Les bases cognitives de l'évolution culturelle cumulative.

Devant le jury composé de :

Stéphanie CAILLIES, Professeure des universités, Université de Reims Champagne-Ardenne, Présidente

Olivier MORIN, Research Group Leader, The Mint Max Planck Institute, Rapporteur

Olivier MASCARO, Chargé de Recherche, C.N.R.S., Examineur

Richard PALLUEL-GERMAIN, Maître de conférences, Université Grenoble Alpes, Examineur

François OSIURAK, Professeur des universités, Université Lumière Lyon 2, Co-Directeur de thèse

Emmanuelle REYNAUD, Maître de conférences, Université Lumière Lyon 2, Co-Directrice de thèse

Contrat de diffusion

Ce document est diffusé sous le contrat *Creative Commons* « [Paternité – pas d'utilisation commerciale – pas de modification](#) » : vous êtes libre de le reproduire, de le distribuer et de le communiquer au public à condition d'en mentionner le nom de l'auteur et de ne pas le modifier, le transformer, l'adapter ni l'utiliser à des fins commerciales.



UNIVERSITÉ
LUMIÈRE
LYON 2
UNIVERSITÉ DE LYON



Université Lumière Lyon 2

École Doctorale Neurosciences et Cognition (Ed NsCo 476)

Laboratoire d'Étude des Mécanismes Cognitifs

LES BASES COGNITIVES DE L'ÉVOLUTION CULTURELLE CUMULATIVE

Thèse de Doctorat en Sciences Cognitives

Présentée par Emmanuel DE OLIVEIRA

Soutenue publiquement le 19 décembre 2018

Sous la direction du Pr. François OSIURAK et d'Emanuelle REYNAUD

Composition du jury :

Pr. Dr. Stéphanie CAILLIES, Université de Reims Champagne-Ardenne

MCF Dr. Olivier MASCARO, Université Lyon 1

Dr. Olivier MORIN, Max Planck Institute for the Science of Human History (Jena, Allemagne)

Pr. Dr. François OSIURAK, Université Lumière Lyon 2

MCF Dr. Richard PALLUEL-GERMAIN, Université Grenoble Alpes

MCF Dr. Emanuelle REYNAUD, Université Lumière Lyon 2

Remerciements.....	4
Résumé.....	5
Abstract.....	7
1. Introduction	9
1.1. Une représentation générale de la culture.....	9
1.1.1. La place de la culture dans la nature	9
1.1.2. La culture en tant que système dynamique.....	15
1.1.3. La culture cumulative	17
1.2. Innovation culturelle	19
1.2.1. Quels processus sociocognitifs impliqués ?.....	19
1.2.2. Études de l'innovation culturelle	22
1.2.3. Sélection culturelle.....	25
1.3. Transmission sociale	26
1.3.1. Théorie de l'esprit	26
1.3.2. L'apprentissage social.....	28
1.3.3. Présentation des études.....	34
2. Première étude : Roles of Technical Reasoning, Theory of Mind, Creativity, and Fluid Cognition in Cumulative Technological Culture.....	38
2.1. Abstract	39
2.2. Introduction.....	40
2.3. Methods.....	42
2.4. Results.....	45
2.5. Discussion.....	52
2.6. Funding.....	54
2.7. References	54
3. Deuxième étude : Distinct Roles of Theory of Mind and Technical Reasoning in Cumulative Technological Culture	59
3.1. Abstract	60
3.2. Introduction.....	61
3.3. Method	63
3.4. Results.....	66
3.5. Discussion.....	69
3.6. Author contributions	71
3.7. Funding.....	71
3.8. References.....	71

4.	Troisième étude : Risks and opacity reveal a continuous link between copying and innovation in a tool-making observational task.....	76
4.1.	Abstract	77
4.2.	Introduction.....	78
4.3.	Study 1	83
4.3.1.	Method.....	83
4.3.2.	Results	86
4.3.3.	Discussion	89
4.4.	Study 2	90
4.4.1.	Method.....	90
4.4.2.	Results	92
4.4.3.	Discussion	94
4.5.	Study 3	95
4.5.1.	Method.....	95
4.5.2.	Results	96
4.5.3.	Discussion	98
4.6.	General conclusion	99
4.7.	References.....	101
5.	Discussion	107
5.1.	Innovation des traits culturels matériels.....	107
5.2.	Transmission sociale	112
5.3.	Conclusion.....	116
6.	Bibliographie.....	118

Remerciements

J'exprime ma gratitude à mes directeurs, François Osiurak et Emmanuelle Reynaud, qui ont créé ce projet et m'ont accueilli dans l'équipe. Je vous remercie pour vos enseignements et votre patience.

À mes parents pour leur soutien inconditionnel, ainsi qu'à mes frères Lucas et Bastien qui m'ont accompagné depuis le début. Merci également à mes grands-parents, pour avoir toujours fait preuve d'intérêt et de confiance vis-à-vis de mes travaux — sans forcément comprendre de quoi il s'agissait ! Je remercie enfin tous les membres de la famille qui m'ont soutenu dans les moments de besoin.

À Geoffrey, Clémence, Paul, Boris, Sarah, Rudy, Lénaïc, Alexandrine, Sara, Vivien, Romain, Pauline, Sam et Nico : un grand merci pour votre aide et pour ces souvenirs que j'emporterai du labo !

À Cyrielle, Sidonie, Jenny, Emmanuelle, Alex, Marion, Cassandra, Manon et Julie. Les amphis d'Aix sont loin mais ils évoquent de beaux souvenirs, merci pour tous les moments partagés pendant ces huit années.

À Laurent, Aude, Nadia, Lison et Rémi, pour les projets que nous avons menés ensemble.

Une pensée spéciale pour Cécile, Kevin, Marie-Léa, Laura, Justine, Guillaume, Bastien et Charly. Ces années furent mouvementées et les derniers mois fastidieux, votre présence fut d'un grand secours.

Aux membres du laboratoire qui m'ont soutenu et aux étudiants qui se sont portés volontaires.

Je vous remercie tous pour vos encouragements !

Résumé

On nomme culture un ensemble d'informations que les membres d'un groupe échangent par transmission sociale (imitation, communication...) sous la forme d'idées, de comportements ou d'artefacts. Les cultures développées chez l'espèce humaine sont plus complexes que chez les autres espèces. On attribue cela au processus d'évolution culturelle qui, chez l'humain, est cumulatif : au fur et à mesure de leur diffusion, certains traits culturels accumuleront des modifications jusqu'à devenir plus complexes et plus performants que ce qu'un individu seul aurait été capable de produire. On nomme ce processus le *ratchet effect*. Le projet de cette thèse était d'investiguer les mécanismes cognitifs impliqués dans l'émergence du *ratchet effect*. Nous avons reproduit ce phénomène en conditions expérimentales grâce à la méthode de transmission en chaîne afin de tester le pouvoir prédictif du raisonnement technique, de la théorie de l'esprit, de la créativité et de l'intelligence logique dans la progression constante des performances au fil des générations. La première étude investigate le rôle de ces quatre facteurs dans une tâche de résolution de problème mécanique (construction de tour en fils de fer) dans une condition Communication (i.e., les participants sont autorisés à parler entre eux) et une condition Observation (i.e., les participants ne peuvent pas communiquer). Nous avons découvert que le raisonnement technique prédisait le mieux l'apparition du *ratchet effect* dans les deux conditions, tandis que les compétences en théorie de l'esprit ne permettaient aucune prédiction, ce qui va à l'encontre des principales hypothèses formulées sur les fondements sociocognitifs de la culture cumulative. La deuxième étude explorait l'influence des facteurs de raisonnement technique et de théorie de l'esprit sur la même tâche, dans une condition Monitoring (i.e., les participants communiquent indirectement en s'aidant d'une transmission vidéo) et une condition Blind (i.e., les participants ne se voient pas, ils ne peuvent que communiquer verbalement). Les compétences en raisonnement technique prédisent encore une fois l'émergence d'un *ratchet effect*, tandis que la théorie de l'esprit semble prédire le même effet dans la condition Blind uniquement. Ces résultats démontrent le poids de l'influence du raisonnement technique dans la création, la transmission et l'amélioration d'un trait culturel matériel, tandis que les compétences en théorie de l'esprit ne sont impliquées que dans une condition particulièrement abstraite où les individus n'ont pas de lien visuel. La troisième étude explore les conditions conduisant les individus à copier ou à innover une

technique ou un outil. Il s'agit de reproduire une situation non familière, en demandant à un participant d'exécuter une tâche matérielle (fabrication d'un panier à partir d'objets de la vie quotidienne) dont on fait varier les risques et l'opacité de la tâche (i.e., dont les mécanismes intervenant entre l'état initial et le produit final sont difficiles à comprendre). Il s'avère que les participants avaient plus souvent tendance à reproduire les mêmes actions qu'en démonstration et en employant les mêmes objets lorsqu'ils étaient testés dans une conditions risquée et opaque, tandis qu'ils employaient de nouveaux objets et de nouvelles actions dans une tâche non risquée et transparente.

Abstract

Culture is a set of information that members of a group share through social transmission (imitation, communication ...) in the form of ideas, behaviors or artifacts. Cultural traits developed by humans are more complex than in other species. This is attributed to the process of cultural evolution which, in humans, is cumulative. Along with their diffusion, cultural traits become more complex and perform progressively better by accumulating changes over generations, a process called the ratchet effect. The project of this thesis was to investigate cognitive mechanisms involved in the emergence of the ratchet effect. We simulated this phenomenon under experimental conditions using the chain transmission method in order to test the predictive power of technical reasoning, theory-of-mind skills, creativity and logical intelligence in the constant progression of performances across generations. The first study investigated the role of these four factors in a mechanical problem solving task (tower construction with wires) in a Communication condition (i.e., participants are allowed to talk to each other) and an Observation condition (i.e., participants cannot communicate). Our strongest prediction regarding this paradigm involved technical reasoning, for having proven a better predictor of a ratchet effect than theory of mind skills. The same observation was made in both conditions, while theory of mind skills did not allow to predict any ratchet effect. The second study explored the influence of technical reasoning and theory-of-mind skills on the same task, in a Monitoring condition (i.e., participants communicate indirectly through a video feed) and a Blind condition (i.e., participants communicate verbally without seeing each other). Technical reasoning skills predicted once again the emergence of a ratchet effect, while theory-of-mind skills predicted the same effect in the Blind condition only. These results demonstrate the weight of technical reasoning in the creation, transmission, and improvement of a material cultural trait, while theory-of-mind skills are involved only in a particularly abstract situation where individuals have no visual cues. The third study explored the conditions leading individuals to copy or innovate a technique or tool. Participants were tested in an unfamiliar situation, and were asked to achieve a material task (making a basket out of everyday life objects). Conditions varied based on opacity (i.e., mechanisms involved between the initial state and the final product are difficult to understand) and risk levels. It turned out that participants were more likely to reproduce the same actions and objects used in a demonstration when

tested in a risky and opaque condition, while they used more often new objects and new actions in a non-risky, transparent task.

1. Introduction

1.1. Une représentation générale de la culture

1.1.1. *La place de la culture dans la nature*

Qu'est-ce qui fait de nous des êtres humains ? La plupart des problématiques traitées dans la recherche scientifique tournent autour de cette question. L'espèce humaine se distingue dans la nature par la multitude d'outils, de connaissances et de pratiques que nous cultivons depuis l'apparition des premiers hominidés. Sur des centaines de générations, nous avons construit et transformé des outils, des machines, des dispositifs que nous avons appris à maîtriser et que nous transmettons à nos successeurs. Ces pratiques ont permis d'adapter notre mode de vie à presque tous les environnements possibles de notre planète (Boyd, Richerson & Henrich, 2011) — depuis quelques décennies, elles ont même permis de démarrer l'exploration spatiale. Nul autre animal n'est parvenu à développer un répertoire de traits matériels ou comportementaux aussi complexes que les nôtres. Au fil du temps, ce répertoire a crû en complexité, en diversité et en performance : de l'apparition de l'agriculture il y a 10 000 ans aux smartphones d'aujourd'hui, il s'est produit un long processus d'explorations, de transformations et de transmissions successives. L'ensemble des traits résultant de ce processus forment la culture.

Une définition naïve de la culture se rapporte à l'inventaire des pratiques caractéristiques des sociétés humaines telles que la musique, la peinture, les outils ou le langage. L'origine de la culture chez l'humain est attribuée au développement de techniques et d'outils ayant facilité l'adaptation de notre espèce à des conditions environnementales extrêmes. Depuis le Paléolithique inférieur, nos ancêtres ont commencé à employer des techniques sophistiquées de taille de silex afin de satisfaire leurs besoins de s'alimenter, de s'habiller et de chasser, avant de développer progressivement des techniques de plus en plus complexes telles que l'élevage et l'agriculture (Henshilwood et al., 2003).

L'argument selon lequel la culture est le propre de l'Homme est circulaire si l'on considère la culture comme toutes les « coutumes acquises par l'Homme en tant que membre de la Société » (Tylor, 1871). De ce point de vue, la culture est propre à l'espèce humaine car seuls les humains créent et développent des traits culturels. Or si l'on ne

s'intéresse qu'à la nature acquise des comportements des membres d'une espèce sans tenir compte de leur degré de sophistication, alors la définition de la culture s'étend à davantage d'espèces animales. C'est pourquoi nous considérons la culture en tant qu'ensemble d'informations que les membres d'un groupe partagent sous forme d'idées, de comportements ou d'artefact, *via* des processus de transmission sociale (e.g., communication, imitation, enseignement ; Mesoudi, 2011). Cette définition s'applique aussi bien aux humains qu'aux non humains.

L'omniprésence du langage dans les sociétés humaines explique en partie la facilité avec laquelle nous sommes parvenus à développer des cultures aussi complexes. Le langage facilite la transmission sociale — et, par extension, la diffusion des traits culturels — tout en étant lui-même un exemple de trait culturel. La diversité des langues employées actuellement dans le monde trouve son origine dans un petit nombre de dialectes employés par des groupes d'individus isolés, qui ont subi des transformations à mesure des migrations, divisions et conflits qu'ont vécu ces groupes. Au 18^e siècle, William Jones fut le premier à proposer que le sanskrit, le latin et le grec possédaient des racines communes, une idée reprise de nombreuses fois depuis pour expliquer les points communs entre la forme des mots et les règles grammaticales employées dans des langues de régions ou de pays distincts (Mesoudi, 2011). La théorie de la sélection naturelle de Darwin (1859) fut utilisée de nombreuses fois pour tenter d'expliquer ce phénomène.

Les outils sont également l'un des exemples de trait culturel les plus anciens et les plus simples à observer. On nomme outil tout objet, transformé ou non, que tient un individu pour atteindre un but précis (Huffman & Kalunde, 1993) et qui peut être employé pour d'autres fonctions que celles pour lesquelles il a été originellement conçu. La manufacture et l'usage d'outils font partie du progrès technologique que les êtres humains ont conduit depuis l'Oldowanyen (démarrant il y a environ 2,6 millions d'années ; Semaw, 2006), une période du Paléolithique inférieur marquée par des variations de taille de silex chez des groupes d'hominidés répartis dans plusieurs zones géographiques. Tout outil dont l'usage s'est diffusé dans un groupe d'individus par le biais de la transmission sociale et hérité au fil des générations est qualifié de trait culturel. L'usage et la manufacture d'outil sont des phénomènes communs à plusieurs espèces,

nous nous distinguons cependant par la diversité des fonctions pour lesquelles nous employons des outils.

En tant que traits culturels, l'usage et la manufacture d'outils sont présents chez de nombreuses espèces — bien que le processus de manufacture soit rare et moins sophistiqué que chez les humains (Beck, 1980). Ils témoignent de la capacité des non humains à créer, modifier et transmettre des comportements entre plusieurs générations d'individus. Ce processus s'opère *via* la transmission sociale, un phénomène commun dans la nature (Boyd & Richerson, 1985 ; Galef & Giraldeau, 2001; Laland & Hoppitt, 2003) conduisant les individus à reproduire le comportement de leur congénère dans un contexte particulier. Dans le cas de recherche de nourriture par exemple, un individu naïf aura plus souvent tendance à reproduire le comportement d'un pair ou d'un parent plutôt que d'employer une technique alternative, même si ses avantages sont équivalents (Addessi, Galloway, Visalbergi & Birch, 2005 ; Giraldeau, Valon & Templeton, 2002 ; Lupfer-Johnson & Ross, 2007).

De nombreuses espèces savent utiliser des outils simples pour résoudre des problèmes liés à leur environnement, le plus souvent associés à la recherche de nourriture, à la fabrication de niche ou à la défense (Johnson-Frey, 2003 ; Shumaker, Walkup & Beck, 2011). L'exemple des chimpanzés est l'un des plus étudiés : en raison de notre proche parenté phylogénétique avec cette espèce, le fait d'étudier la façon dont ils créent et échangent des comportements culturels nous permet de mieux comprendre les origines des cultures humaines. L'usage de la transmission sociale est omniprésent chez cette espèce (Whiten, Horner & de Waal, 2005 ; Bonnie & de Waal, 2007 ; Bonnie & Earley, 2007), ce qui nous permet d'établir des rapprochements avec le fonctionnement de notre propre culture. À terme, cela facilite également la découverte des facteurs qui rendent la culture humaine si singulière dans la nature.

Les fonctions principales de l'usage et de la manufacture d'outils sont adaptatives : les outils sont employés pour satisfaire un but précis, dépendant des besoins des membres du groupe et des contraintes environnementales. Ces contraintes peuvent varier selon la zone géographique et influencer les stratégies des chimpanzés en conséquence. Boesch et Boesch (1990) ont rapporté leurs observations des chimpanzés vivant dans trois parcs d'Afrique et dont les techniques employées variaient selon le régime alimentaire. Ils ont montré que les chimpanzés de la forêt Tai, en Côte-d'Ivoire,

utilisaient une plus grande diversité d'outils et de techniques que leurs congénères vivant dans les savanes de Gombe et Mahale. Étant membres de la même espèce, on s'attend à ce que ces différences soient expliqués par des apprentissages de comportements spécifiques plutôt que par le patrimoine génétique. Les singes de Tai ont accès à des fourmières, des termitières et des nids de guêpes différents de la savane et doivent donc adapter des stratégies permettant d'attraper des insectes sans se faire pincer ou piquer par la colonie. La solution consiste alors à employer une tige suffisamment épaisse pour bloquer la sortie d'une galerie et écraser les insectes avant de les récupérer, une technique que les chimpanzés de Gombe et Mahale n'ont pas besoin d'employer. Ces différences comportementales peuvent également s'expliquer par la diversité des matériaux bruts disponibles dans l'environnement du groupe concerné. Par exemple, il est facile d'employer une pierre comme marteau pour ouvrir une noix en deux. Cette technique a été fréquemment employée chez les singes de Tai et Gombe pour qui pierres et noix existaient à profusion. En d'autres termes, l'usage d'outils s'explique par les conditions écologiques des groupes étudiés.

L'exemple des chimpanzés montre qu'il est possible de trouver la diffusion de techniques d'usage d'outil dans la nature. Toutefois, puisque les membres de cette espèce ont le plus souvent tendance à utiliser des matériaux bruts, on observe une différence saillante avec l'espèce humaine chez laquelle la manufacture d'outils constitue une part importante de notre culture. Les chimpanzés "fabriquent" le plus souvent leurs outils en supprimant une partie d'un matériau (e.g., effeuillage d'une branche pour l'introduire dans un trou ou une galerie), tandis que les humains sont capables de combiner plusieurs matériaux pour aboutir à un produit nouveau (e.g., pointes de flèches, haches à silex, javelots ; Mesoudi & O'Brien, 2008 ; O'Brien & Lyman, 2002b ; Schillinger, Mesoudi & Lycett, 2015). Sur le plan phylogénétique, la technique d'effeuillage de branche employée chez le chimpanzé peut être mise en parallèle avec les techniques de taillage de bâton de nos ancêtres du Paléolithique (McGrew, 1987) qui nécessitaient l'usage d'un silex. Bien que de manufacture plus simple, les outils utilisés chez les primates non humains sont liés aux traits culturels matériels employés par nos ancêtres et peuvent, en conséquence, servir d'indice sur l'origine des progrès technologiques chez l'Homme. Il est également possible d'observer des exemples de manufacture d'outils chez d'autres espèces, l'une des plus étudiée étant le corbeau de Nouvelle-Calédonie, capable d'utiliser une branche fine ou de tailler des feuilles pour chasser des insectes sous l'écorce des arbres (Hunt, 1996 ;

Hunt, Corbalis & Gray, 2001 ; Hunt & Gray, 2002, 2003, 2004). Les membres de cette espèce savent créer diverses formes d'outils à partir de matériaux bruts (branches, feuilles) et d'adapter leur forme lorsqu'ils sont confrontés à une tâche non familière (Weir, Chappell & Kacelnik, 2002).

Ces exemples de culture matérielle ne sont pas représentatifs de la multitude de comportements qu'il est possible d'observer chez les non humains et que l'on peut attribuer à la culture. Les cas que nous venons d'évoquer chez le chimpanzé et le corbeau de Nouvelle-Calédonie illustrent une caractéristique des traits culturels : pour être qualifiés en tant que tels, on considère qu'il doit s'agir de traits pouvant être employés par plusieurs groupes de la même espèce et dont on doit noter l'absence chez au moins un de ces groupes. On considère en effet que si ce trait est omniprésent chez une espèce animale, il est impossible de déterminer s'il n'est pas complètement attribuable à l'expression génétique de cette espèce.

La variété des traits culturels identifiables chez les non humains ne se limite pas aux outils, elle inclut également des traits comportementaux arbitraires qu'échangent les membres d'un groupe sous l'influence de processus de transmission sociale. Le cas de la recherche de nourriture est l'un des plus étudiés, il est observable chez des mammifères, des poissons et même chez des invertébrés. Les suricates, par exemple, préfèrent chercher de la nourriture dans une zone particulière quand ils ont vu des membres de leur groupe aller plus fréquemment dans cette zone (Thornton & Malapert, 2009). Il s'agit d'un exemple de trait culturel fortement périssable, puisqu'il disparaît progressivement au fil des générations quand les membres du groupe découvrent que les autres zones sont tout aussi profitables. Dans d'autres, les traits culturels peuvent être maintenus plus longtemps, comme avec les guppies (Laland & Williams, 1997) qui s'inspirent de l'exemple de démonstrateurs afin de choisir un itinéraire menant à une source de nourriture parmi plusieurs alternatives équivalentes. Même après que plusieurs générations d'individus se soient succédées, le même itinéraire continue d'être utilisé.

Un processus tout aussi intéressant concerne le maintien de traits culturels que des individus ont adopté en s'inspirant de membres d'une espèce différente. Les bourdons, par exemple, peuvent apprendre à butiner des fleurs spécifiques en s'inspirant de bourdons d'autres colonies, voire même d'abeilles vivant dans le même environnement (Slaa, Tack & Sommeiljer, 2003). Ce phénomène illustre le processus de

migration culturelle que l'on observe également chez les humains, lorsque les pratiques d'une population sont reproduites par les membres d'une population différente sans qu'il y ait eu de déplacement d'individus. Évidemment, les bourdons savent également copier le comportement de leurs congénères pour butiner des fleurs d'une couleur particulière (Worden & Papaj, 2005). Ils sont naturellement attirés par des stimuli associés auparavant à d'autres membres de leur colonie. Après avoir observé des démonstrateurs butiner une fleur d'une couleur spécifique, les bourdons naïfs ont continué à butiner les fleurs de cette couleur même après que les démonstrateurs aient disparu et que les fleurs en question changeaient de place. Notons cependant que la reproduction des comportements des démonstrateurs n'est pas systématiquement fidèle à l'original. La transmission sociale est sélective en fonction du contexte : les membres du groupe copieront plus fréquemment les actions d'un démonstrateur si ceux-ci impliquent des stimuli nouveaux (cf. Brosnan & de Waal, 2004 ; Richter & Tisch, 1999 ; Prokopy, Papaj, Aluja & Norrbom, 2000 ; D'Adamo, Lozada & Corley, 2003). Dans le cas des bourdons, Worden et Papaj (2005) ont noté que les individus naïfs testés étaient naturellement plus attirés par des fleurs oranges que des fleurs vertes, tandis que leur attirance pour les fleurs vertes était beaucoup plus marquée après avoir assisté à la phase de démonstration.

L'exemple du langage évoqué plus haut s'applique également aux primates concernant les méthodes de communication et de transmission sociale employées pour la propagation de traits culturels dans un groupe (Pollick & de Waal, 2007). La communication gestuelle, les expressions faciales, les vocalisations peuvent être assemblés dans des systèmes ordonnés facilitant la transmission d'intentions et de connaissances, ce en quoi les chimpanzés affichent des compétences plus développées que chez les autres espèces non humaines. La forme et la fréquence de gestes employés pour communiquer chez les chimpanzés et les bonobos peuvent varier significativement entre certains groupes. Il en va de même pour les signes faciaux et vocaux, utilisés pour signifier un comportement d'intimidation, de menace ou d'attaque. La fonction des signaux employés est généralement toujours la même quel que soit le groupe concerné, néanmoins les variations distinguées entre groupes de la même espèce soulignent la nature culturelle de ces comportements. De plus, la présence de ces traits culturels chez des espèces phylogénétiquement proches signifie qu'ils ont probablement constitué la base du langage articulé chez les premiers hominidés. L'exemple des modes de

communication en tant que traits culturels s'applique également aux chants d'oiseaux, qui peuvent se distinguer entre groupes de la même espèce (Catchpole & Slater, 1995 ; Shapiro, Janik & Slater, 2003 ; Slater, 1986 ; Grant & Grant 1996), ainsi que chez les cétacés (Ford, 1991 ; Yurk, Barrett-Lennard, Ford, & Matkin, 2002 ; Whitehead, 1998).

Certes les humains possèdent des cultures plus complexes que celles que l'on retrouve chez les autres animaux, mais il est possible d'établir un classement de complexité chez plusieurs espèces. Les comportements des chimpanzés sont également marqués par un certain degré de sophistication rare dans la nature que l'on ne peut attribuer uniquement à leur patrimoine génétique ni à l'apprentissage individuel (Boesch, 2012 ; Carvalho, Biro, McGrew et Matsuzawa, 2009 ; Sanz & Morgan, 2007 ; Sanz, Call & Morgan, 2009 ; Sanz, Schoning & Morgan, 2009). Ils peuvent présenter un éventail de traits culturels variés et distincts selon leur localisation géographique (Whiten & van Schaik, 2007). À l'instar d'autres espèces, les humains sont capables d'apprendre et de modifier les artefacts et les pratiques en usage dans leur groupe et ainsi d'améliorer leur mode de vie. Néanmoins, la différence de degré de sophistication dans la manufacture d'outils similaires entre humains et non humains (y compris les chimpanzés et autres grands singes) est notable. Ce niveau de sophistication nous mène à la question de l'origine de cette tendance à accumuler savoirs et pratiques au fil des générations. Quelles en sont les causes et quel est leur fonctionnement ?

1.1.2. La culture en tant que système dynamique

La culture est un processus dynamique, soumise à l'influence de nombreux biais — environnementaux, sociaux ou individuels — qui agissent sur la création, la transformation et la diffusion de traits culturels. Une erreur commune chez les individus naïfs consiste à présumer que la culture tend systématiquement vers davantage de progrès et que toute transformation subie par un trait culturel qui sera transmise au fil des générations est synonyme d'amélioration. Il est vrai qu'en tant qu'êtres humains, nous utilisons quotidiennement des outils et des dispositifs que nos prédécesseurs ont rendus plus performants et que des membres spécifiques de la population contribuent encore à améliorer. Il faut cependant éviter l'amalgame entre progrès et évolution : bien qu'elle puisse être dirigée vers des buts particuliers afin de répondre à certains besoins, l'évolution culturelle ne conduit pas nécessairement à davantage de sophistication et d'efficacité. Certains traits culturels peuvent se diffuser arbitrairement dans une

population sans qu'ils aient de fonction précise ou qu'ils deviennent de plus en plus efficaces.

Les mécanismes en jeu dans l'évolution culturelle font actuellement l'objet d'investigation dans plusieurs disciplines. Les plus anciennes études se rapportent à l'évolution du langage et remontent à plusieurs siècles. C'est depuis la popularisation de la théorie de la sélection naturelle de Darwin (1859) qu'il devint possible de formaliser les processus impliqués dans la création, la modification et la transmission des traits culturels. La théorie de Darwin s'applique à l'évolution de caractères génétiques innés, transmis à la naissance par les parents et affectant la biologie des individus. L'extrapolation de cette théorie aux traits acquis par la culture implique certaines limites — nous les aborderons plus loin —, elle permet néanmoins d'appliquer les trois mécanismes de base de l'évolution génétique à l'évolution culturelle. Ces derniers sont la variation, la sélection et la transmission.

Les méthodes employées en sociologie, en anthropologie, en archéologie et dans les disciplines liées à l'étude de l'Histoire rendent indirectement compte de l'influence des trois mécanismes de la sélection naturelle sur l'évolution culturelle (O'Brien & Lyman, 2002a). L'étude des traces laissées par nos ancêtres, enfouies sous terre ou stockées dans des archives, témoigne de la variété des pratiques et des connaissances qu'ils ont développées et progressivement modifiées sur plusieurs générations. Plusieurs théories ont vu le jour en faisant état des causes possibles ayant influencé cette évolution, qu'elles soient d'ordre démographique ou environnementale. Les limites de ces approches ont toutefois été fréquemment pointées du doigt en raison de leur caractère spéculatif. En effet, rien dans l'émergence de ces théories ne permet de soutenir leur validité du fait de l'impossibilité de tester les hypothèses formulées. L'inconvénient de la paléanthropologie, par exemple, est qu'elle se limite aux archives de fossiles récupérés sur le terrain, forcément rares et souffrant du passage du temps. Au mieux, seuls des modèles mathématiques ou informatiques permettraient d'évaluer la vraisemblance de ces hypothèses, mais ils n'ont pas plus de valeur que celle des préconceptions de leurs auteurs. Pour ces raisons, l'apparition des techniques expérimentales en psychologie évolutionniste constitue un progrès considérable dans la recherche scientifique.

Pourquoi porter un tel intérêt à l'évolution culturelle ? Il a été évoqué plus haut que les pratiques et les outils en usage chez l'espèce humaine sont bien plus complexes

que ceux trouvés chez les autres espèces, à tel point qu'un individu isolé ne serait en mesure de reproduire l'un de ces traits par ses propres moyens (Basalla, 1988 ; Dean, Vale, Laland, Flynn & Kendal, 2013). Certains des outils et des techniques que nous employons ont subi un si grand nombre de modifications qu'ils permettent d'accomplir aujourd'hui des performances que leur inventeur originel n'aurait pu concevoir. Par des innovations progressives, en découvrant de nouvelles propriétés ou fonctions à des traits découverts par nos prédécesseurs, en les combinant ou en en inventant de nouveaux, nous sommes arrivés à des degrés de sophistication sociale et technologique uniques dans la nature. Le processus ayant conduit à ce résultat se nomme culture cumulative, i.e. l'accumulation progressive de traits culturels et de leurs modifications au fil des générations (Boyd & Richerson, 1985, 2009 ; Enquist & Ghirlanda, 2007 ; Tomasello, 1999). C'est par lui que sont apparus les mathématiques, l'art et l'industrie, ainsi que des institutions sociales complexes (Fooley, 2001) telles que l'État, les banques ou le mariage.

1.1.3. La culture cumulative

Selon toute vraisemblance, les êtres humains sont les seuls à posséder une culture cumulative, sans quoi d'autres espèces seraient parvenues — ou parviendraient actuellement — à développer des comportements et des outils de plus en plus complexes et variés. Les raisons pour lesquelles nous sommes la seule espèce à pouvoir accumuler savoirs, pratiques et techniques ont justement fait l'objet d'investigations dans plusieurs disciplines des sciences humaines et sont actuellement étudiées dans le cadre de la recherche en psychologie sociale et comparative.

L'origine de la culture cumulative à l'échelle de la population fait l'objet de nombreux débats. Elle peut être liée à des facteurs démographiques (Kuhn, 2012 ; Henrich, 2004), à l'évolution de caractéristiques morphologiques (Marzke, 1997 ; Niewoehner, 2001), à l'évolution de fonctions cognitives (Ambrose, 2001 ; Klein, 2000, 2008 ; Mithen, 1996) qui affecteraient par exemple les modes d'apprentissage social lors de la phylogénèse (Bentley & O'Brien, 2011 ; Vaesen, 2012), à des variations climatiques (Bar-Yosef, 1995 ; Buchanan, O'Brien & Collard, 2016 ; O'Brien et al., 2015 ; Vrba, 1995) ou à des migrations vers des environnements différents (Boyd & Richerson, 1985 ; O'Brien, Collard, Buchanan & Boulanger, 2012 ; Collard, Kemery & Banks, 2005 ; Richerson & Boyd, 2008 ; Rogers, 1988). Les approches classiques en sciences sociales et en génétique s'intéressent à ces causes et il est vrai que la psychologie seule ne saurait

expliquer la propagation, la stabilisation et l'évolution des traits culturels. Comme de nombreux chercheurs, nous soutenons cependant que les facteurs psychologiques jouent un rôle essentiel dans la culture cumulative et que tenter de mieux les comprendre contribue au développement des théories et des méthodes expérimentales utilisées dans ce domaine. L'étude des processus sociocognitifs à l'échelle micro-évolutive facilite la modélisation de leurs effets sur le *ratchet effect* et ouvre la voie à de nouvelles hypothèses. Les objectifs de la thèse, qui étaient d'identifier les bases cognitives de la culture technologique cumulative, ont été satisfaits : nos études ont permis de préciser l'impact des aptitudes en raisonnement technique, en théorie de l'esprit et en créativité dans les processus d'innovation et de transmission d'artefacts, tout en explorant l'influence du contexte sur le comportement des individus.

L'émergence de la culture cumulative matérielle nécessite par exemple des facteurs cognitifs spécialisés, tels que la compréhension des relations physicomécaniques et des propriétés fonctionnelles des objets de notre environnement (Tomasello & Call, 1997 ; Tomasello, 1998 ; Povinelli, 2000) et la capacité à manier les objets avec précision (Whiten, Horner, Litchfield & Marshall-Pescini, 2004). Les points communs entre chimpanzés et humains dans la manufacture et l'usage d'outils reposent probablement sur ces processus. La plus grande différence entre nos deux espèces est d'ordre cognitif : les chimpanzés se distinguent des êtres humains par leurs aptitudes en raisonnement causal, notamment sur les relations abstraites liant les objets de leur environnement (Penn & Povinelli, 2007). Comparés aux primates non humains, nos compétences dans ce domaine sont déjà supérieures à la petite enfance (Sobel, Tenenbaum & Gopnik, 2004).

Pendant près de quinze ans, les hypothèses principales formulées dans cette matière soulignaient le rôle de la transmission sociale dans la culture cumulative autour du principe de *ratchet effect*, i.e. un effet cliquet à l'image de l'accumulation irréversible de traits culturels (Tomasello, Kruger & Ratner, 1993). Pour certains auteurs, la source de cette accumulation résiderait dans la capacité des êtres humains à transmettre fidèlement des informations en devinant les croyances et les intentions d'autrui (Boyd & Richerson, 1985, 1995 ; Heyes, 1993 ; Tomasello, 1999 ; Tomasello & Call, 1997). Cette hypothèse s'inspire directement du principe de descendance avec modification graduelle au fil des générations, formulé par Darwin. En acquérant une copie identique des traits présents dans le répertoire culturel du groupe, les individus sont en mesure de les transmettre à

leur tour aux générations futures et de les compléter progressivement par des transformations. La notion de copie des traits culturelle a été proposée par Dawkins (1976) pour décrire un phénomène de réplication en mode tout-ou-rien, à l'identique de l'héritage génétique. Cette hypothèse fut corroborée par plusieurs études menées chez des espèces non humaines témoignant leur incapacité à transmettre fidèlement des informations, chaque génération étant contrainte à réinventer les traits créés par leurs ancêtres.

Nous verrons que l'hypothèse du rôle nécessaire de la transmission fidèle des informations dans la culture cumulative chez l'Homme a reçu plusieurs critiques lors de la dernière décennie, principalement issues de la découverte que certaines espèces non humaines sont bien capable de transmettre fidèlement des informations — et de manifester des comportements similaires au *ratchet effect* dans certaines conditions (e.g. corbeau de Nouvelle-Calédonie ; Hunt & Gray, 2003). Plus important encore, il a été démontré plusieurs fois qu'un *ratchet effect* pouvait émerger en condition expérimentale même en l'absence de communication directe entre individus. Enfin, bien que les processus de transmission sociale soient indissociables de la mise en place d'une culture, ils n'expliquent pas le second mécanisme clé de l'évolution culturelle, à savoir l'innovation. Nous passerons en revue ces études dans les prochains axes, chacun faisant état des mécanismes généraux que l'on pense impliqués dans l'évolution culturelle et la culture cumulative. À terme, nous disposerons d'une vue sur l'ensemble des processus sociocognitifs que l'on considère aujourd'hui impliqués dans la *ratchet effect*.

1.2. Innovation culturelle

1.2.1. Quels processus sociocognitifs impliqués ?

On nomme diversification culturelle tout ajout d'un nouveau trait culturel à l'éventail de traits existant, ou la modification d'un trait déjà existant. Chez l'humain, cette diversification remonte au Paléolithique inférieur il y a 2,7 millions d'années avec les premières techniques de manufacture de silex, qui ont ensuite conduit à la construction de couteaux, de haches et de pointes de flèche (Oakley 1961 ; Isaac, 1976). Comme tout système dynamique, l'état de la culture repose sur des micro-changements d'origine variée tels que des processus sociocognitifs individuels, les migrations d'individus ou de traits culturels entre plusieurs groupes ou des variations environnementales. Les degrés de diversité et de sophistication culturelle chez l'être humain résultent probablement

d'une succession de ces changements. Du fait de la complexité du phénomène de culture cumulative, il est difficile de l'appréhender dans son ensemble : nul ne peut prédire quels nouveaux traits ou quelles modifications émergeront des activités d'un groupe d'individus. Cependant, il est utile d'explorer ces micro-mécanismes afin de comprendre l'origine de la culture cumulative chez l'être humain.

L'origine des traits culturels repose sur l'invention d'outils, d'idées et de comportements isolés dont la modification et la recombinaison progressive a conduit à la diversité culturelle que l'on connaît aujourd'hui. Nous ferons état ici des processus d'innovation impliqués dans l'évolution culturelle. Le concept d'innovation renvoie à l'élaboration d'un nouveau comportement par un individu — ou un groupe d'individus — *via* des stratégies d'exploration, d'essai-erreur et de raisonnement. Pour qu'il soit qualifié d'innovant, on considère qu'un comportement doit être découvert par apprentissage individuel (i.e., apprentissage de comportements sans s'inspirer d'un produit fini ou d'un démonstrateur dans le groupe ; Rendell et al., 2010). Il existe d'autres façons d'acquérir ou de modifier un comportement, notamment *via* l'apprentissage social qui consiste à s'inspirer des actions ou du produit d'un individu expert (Caldwell, Cornish & Kandler, 2016). Si un individu naïf découvre un comportement qui aurait pu être acquis par apprentissage social, on considère qu'il ne s'agit pas d'une innovation puisque qu'aucune nouveauté n'a été offerte au groupe. La notion d'innovation que nous emploierons renvoie à un processus plutôt qu'à un produit (Carr, Kendal & Flynn, 2016 ; Chappell et al., 2015 ; Lane, 2016). Définie en termes opérationnels, l'innovation permet de produire des comportements différents et/ou plus performants. Il est difficile de déterminer quels mécanismes sociocognitifs sont intervenus dans une innovation, notamment lorsqu'il s'agit de distinguer les transformations intentionnelles des accidentelles.

Certaines innovations ne sont pas produites pour satisfaire un besoin particulier. Les produits innovants résultent d'une stratégie originale créée par un individu interagissant avec son environnement, souvent dans le cadre d'une tâche de résolution de problèmes. En effet, des variations arbitraires peuvent se produire sous l'influence de biais sociocognitifs comme, par exemple, pour rendre les traits culturels plus faciles à acquérir et à transmettre. Toute innovation n'est pas nécessairement intentionnelle : les erreurs de copie contribuent également à la diversification des traits culturels (Schillinger, Mesoudi & Lycett, 2014), en conduisant parfois à des avantages non

découverts auparavant. Les traits culturels sont rarement copiés de manière identique au fil des générations, ils subissent des transformations à mesure qu'ils sont transmis entre individus (Gabora, 2008 ; Claidière & Sperber, 2007 ; Sperber & Claidière, 2008 ; Claidière, Scott-Phillips & Sperber, 2014).

L'opinion publique attribue l'origine des progrès technologiques humains à notre intelligence. Il est vrai que l'espèce humaine se distingue par des performances cognitives uniques (Flinn, Geary & Ward, 2005), toutefois cette explication est trop générale pour être utilisée dans le cadre de nos investigations. La créativité et la pensée divergente sont les premiers mécanismes cognitifs étudiés dans le domaine de l'amélioration et la recombinaison de traits culturels. Il existe en effet une forte corrélation entre innovation et créativité dans les groupes de grande taille (Taylor & Greeve, 2006) : la quantité de ressources matérielles disponibles et le partage de connaissances sémantiques favorise le processus d'innovation en permettant la combinaison de plusieurs stratégies différentes. Précisons que l'association entre innovation et créativité dépend fortement du contexte (Sarooghi, Libaers & Burkemper, 2015). En effet, le type d'interactions entre les membres du groupe, les traits culturels employés, les connaissances partagées et les objectifs à satisfaire sont autant de facteurs pouvant faciliter ou freiner le processus d'innovation (Hofstede, 1993).

D'autres facteurs cognitifs telles que l'intelligence fluide et le raisonnement causal sont nécessaires à la création et à la transformation des traits culturels. L'intelligence est la capacité à réagir avec souplesse à des situations nouvelles ou complexes, à apprendre et à innover (Byrne & Byrne, 1995), marquée par exemple par un temps de réaction plus rapide, à une plus grande mémoire de travail, à un contrôle inhibiteur et à une meilleure réponse à la nouveauté (Geary, 2005). La caractéristique humaine du raisonnement causal consiste à élaborer des représentations sur des séquences d'événements supposés s'influencer les uns les autres (Sperber et al., 1995). Savoir adapter notre comportement avec flexibilité aux situations rencontrées, en particulier dans des tâches de résolution de problème, est une capacité propre à plusieurs espèces et dont les applications sont multiples : communication, interactions sociales, utilisation et construction d'outils, planification, orientation spatiale... À terme, elle permet aux individus de comprendre comment fonctionne le monde et pourquoi. Son implication dans l'évolution culturelle semble donc nécessaire puisque le processus d'innovation implique justement de

comprendre les règles du fonctionnement des objets de notre environnement et des traits culturels de notre groupe, afin de pouvoir les transformer ou d'en créer de nouveaux.

Dans le cas des outils en particuliers, les aptitudes en raisonnement technique sont fortement impliquées pour leur manufacture et leur manipulation. Le raisonnement technique permet de prévoir les conséquences potentielles des actions mécaniques sur l'environnement (Badets & Osiurak, 2017 ; Osiurak & Badets, 2016). Il peut être considéré comme une extension du raisonnement causal spécialisée dans la résolution de problèmes physico-mécaniques auxquels sont confrontés de nombreuses espèces animales. Chez l'être humain, le raisonnement technique se fonde à la fois sur des connaissances liées à la mémoire procédurale et la mémoire déclarative (Anderson, 1983 ; Osiurak & Heinke, 2018). Lorsque nous détectons un problème physique, nous commençons à raisonner en utilisant nos connaissances en mécanique afin de proposer des solutions techniques. De plus, la nature abstraite de nos connaissances physico-mécaniques peuvent être transférées à de nouvelles situations — autrement dit, le raisonnement technique peut s'appliquer à de nouvelles situations et de nouveaux objets.

1.2.2. Études de l'innovation culturelle

Nous avons évoqué précédemment que le raisonnement causal est l'une des fonctions cognitives pour laquelle les performances chez l'être humain sont nettement supérieures à celles de nos proches cousins primates tels que les chimpanzés (Herrmann, Hernández-Lloreda, Call, Hare & Tomasello, 2010). Le fait que cette compétence se développe tôt dans l'ontogenèse et permette des performances plus élevées que chez d'autres espèces signifie qu'elle pourrait jouer un rôle important dans la culture cumulative. À mesure que cette compétence se développe, les individus sont en mesure d'inférer de mieux en mieux les règles régissant leur environnement physique et social. Cela contribue davantage à la transformation et la recombinaison intentionnelle des pratiques et des connaissances pour en créer de plus performantes. Dans le cas des outils et de la technologie en général, les individus doivent être capables de raisonner sur les propriétés physiques et mécaniques des objets de leur environnement afin de pouvoir les combiner et les transformer. Cette compréhension passe par une phase de familiarisation avec ces objets, fondée sur un usage répété. Autrement dit, il est nécessaire que les individus naïfs acquièrent des connaissances sur les traits culturels utilisés dans leur groupe pour être capables de les modifier plus tard. Cela est d'autant plus vrai dans le cas

des sociétés humaines, étant donné que la majorité des outils et des techniques que nous employons sont trop complexes pour être comprises par apprentissage individuel.

Les expériences de Bartlett utilisant la méthode de chaîne de transmission (Bartlett, 1932) furent de nombreuses fois reprises pour simuler l'évolution de comportements à mesure de leur transmission entre des individus. La méthode originale consiste à demander à un participant de reproduire un stimulus (description orale d'une image, rappel d'une histoire, dessin...), que le participant suivant recevra et devra tâcher de reproduire aussi fidèlement que possible, et ainsi de suite. Des exemples plus récents de ce type de conception incluent l'étude de Mesoudi, Whiten et Dunbar (2006) sur la transmission de récits écrits, l'étude de Tan & Fay (2011) sur la transmission des récits parlés, et l'étude de Tamariz & Kirby (2015) sur la transmission de dessins abstraits. La méthode de transmission en chaîne consiste à permettre l'observation de la variation d'un contenu original à mesure de sa transmission au fil des générations. Il est intéressant de noter que même lorsqu'il est demandé aux participants de reproduire fidèlement un trait, celui-ci subit inévitablement des transformations sous l'influence de biais sociaux et psychologiques. Les individus utilisent plus souvent les traits culturels qu'ils ne les créent ; ce faisant, ils sont susceptibles de les modifier.

La méthode de transmission en chaîne employée par Caldwell et Millen (2008, 2009) diffère de celle de Bartlett (1932) sur trois points. Tout d'abord, alors que Bartlett demande à ses sujets de répéter une information, Caldwell et Millen (2009) demandent aux leurs de reproduire un artefact (un avion en papier) en s'inspirant de leurs prédécesseurs. De plus, ils ne doivent pas se contenter d'imiter les premiers participants : leur tâche est de fabriquer un avion qui plane le plus loin possible. Autrement dit, la modification du trait culturel est intentionnelle puisque les sujets doivent tenter de faire mieux que leurs prédécesseurs. Enfin, la transmission entre participants ne se limite pas à des dyades : il peut y avoir jusqu'à deux enseignants et deux élèves en même temps au milieu de l'expérimentation. Cela rend la tâche plus écologique, en simulant une situation où chaque élève peut apprendre non pas d'un seul individu, mais d'un groupe d'individus. L'avantage de cette méthode est de tester les variables qui conduisent à l'émergence de ce phénomène sans dépendre de modèles théoriques (Boyd & Richerson, 1995 ; Enquist & Ghirlanda, 2007 ; Gabora, 2008). Le paradigme de transmission en chaîne peut être utilisé pour évaluer la modification progressive d'un trait inséré au début de la chaîne par

un individu expert (Morgan et al., 2015 ; Muthukrishna, Shulman, Vasilescu & Henrich, 2014). Ce trait peut être rendu volontairement inefficace afin d'étudier la persistance et le rétablissement de réponses initialement défavorables (Flynn, 2008 ; McGuigan & Graham, 2010).

Même si une information n'est pas reproduite de manière identique, les caractéristiques pertinentes liées à son usage et/ou à sa fonction peuvent être copiées d'une manière telle qu'il est possible d'observer une convergence de ces caractéristiques entre les traits produits par des individus différents. Des modifications mineures — au sens où elles n'affectent pas négativement la fonction ou le résultat des traits culturels — peuvent survenir sans avoir d'effet délétère sur la stabilité culturelle. Avec un peu de chance, elles peuvent même aboutir à des modifications profitables qui seront à leur tour transmises (Sperber & Claidière, 2008). Bien que le changement culturel nécessite des innovations, cela ne signifie pas que des taux d'innovation élevés génèrent un changement culturel prononcé. Pour qu'une innovation soit efficace d'un point de vue évolutif, elle doit nécessairement faire appel à des mécanismes d'apprentissage social (voir 1.3.2), en particulier dans des environnements changeants (Bentley, Hahn & Shennan, 2004 ; Kandler & Laland, 2013). Il doit y avoir un équilibre entre taux d'innovation (i.e., proportion de la population tâchant de produire de nouvelles solutions) et de variation environnementale (Kandler & Laland, 2013).

Davantage de variation dans un groupe d'individus conduit à un élargissement de l'éventail de traits culturels disponibles que les nouveaux membres pourront acquérir. Chez les nouvelles générations, cette acquisition est appuyée par l'enculturation, l'enseignement et l'apprentissage par échafaudage (i.e., forme d'enseignement par lequel l'environnement de l'individu naïf est délibérément modifié pour faciliter son interaction avec lui et lui permettre d'acquérir plus rapidement de nouvelles compétences ; Morin, 2011, 2013) qui leur permettent de se familiariser à la niche écologique construite par leurs prédécesseurs. L'enculturation entraîne un développement comportemental et moteur rapide (Bard & Gardner, 1996) et un nombre accru de compétences acquises, y compris une utilisation plus habile des outils (Furlong, Boose & Boysen, 2007). Les nouveaux membres du groupe, intégrés à la suite d'une migration, sont également soumis à l'influence de l'enculturation. Ce phénomène facilite l'acquisition de traits culturels rendus complexes par leur degré d'abstraction (e.g, mathématiques ; Menary, 2015).

1.2.3. *Sélection culturelle*

Le bénéfice principal de l'évolution culturelle est de permettre le développement et la transmission de pratiques et de connaissances facilitant la survie du groupe. L'évolution biologique est trop lente pour permettre l'apparition de caractéristiques physiologiques utiles à la survie dans un environnement hostile. La raison pour laquelle nos ancêtres hominidés sont parvenus à s'adapter à des milieux variés — sous l'effet de migrations ou de changements climatiques brutaux — est qu'ils sont parvenus à développer des pratiques utiles à leur survie et qu'ils ont transmis à leurs pairs et leur progéniture (Henrich, 2015 ; Henrich & McElreath, 2003 ; Odling-Smee, Laland & Feldman, 2003 ; Pagel, 2012 ; Richerson & Boyd, 2005 ; Tomasello, 1999).

La culture fournit des avantages pour la sélection naturelle (Dawkins, 1988). Le fait que l'innovation chez l'humain ait conduit aux avancées technologiques que nous connaissons actuellement signifie que ce processus cognitif évolue continuellement (Menary, 2007). C'est une réponse adaptative au défi de trouver des solutions à divers problèmes, parfois pour assurer la survie du groupe (Laland, 2017 ; Sterelny, 2016). L'influence de la culture sur les pressions de sélection naturelle se mesure aujourd'hui dans le cadre du progrès technique par l'apparition de technologies plus performantes, pour une réduction des dépenses individuelles en temps et en énergie. Les traits culturels peuvent être intentionnellement modifiés dans un souci de progrès, fournissant un avantage adaptatif aux migrations à travers des milieux différents ou au passage de périodes météorologiques particulièrement rudes (Boyd & Richerson, 1985). L'exemple du Pléistocène présenté par Boyd et Richerson illustre une période où se sont enchaînées diverses phases de glaciations auxquelles ont fait face les premiers humains. Ils se sont adaptés non pas grâce à la sélection progressive d'individus plus résistants au froid, mais avec la fabrication et la transmission d'outils et de techniques améliorant leurs chances de succès pour faire face aux contraintes environnementales (vêtements, habitat) et à la famine (armes, chasse).

Cependant les traits culturels ne sont pas systématiquement sélectionnés pour l'avantage qu'ils procurent en termes adaptatifs. Comme évoqué dans l'axe précédent, des innovations peuvent être produites et diffusées pour des raisons arbitraires (e.g., rituels). Ce qui nous conduit aux questions suivantes : quels mécanismes conduisent au maintien de traits culturels arbitraires et provoquent l'extinction de certains autres ? Comment

expliquer la disparition de traits culturels adaptatifs ? Les mécanismes sociocognitifs évoqués dans l'axe précédent sont également impliqués dans la sélection des traits culturels. L'intelligence générale, les aptitudes en raisonnement — et particulièrement en raisonnement technique dans le cas des traits technologiques — servent à catégoriser les traits culturels en circulation dans le groupe selon leur fonctionnement et leur efficacité, ainsi qu'à les combiner entre eux pour en produire de nouveaux. Les ensembles de normes cognitives acquises au cours de l'apprentissage par échafaudage limitent la manipulation et l'interprétation de produits innovants (Menary, 2007, 2010).

1.3. Transmission sociale

1.3.1. *Théorie de l'esprit*

L'ensemble des aptitudes cognitives permettant d'interpréter les intentions, les croyances et les connaissances d'autrui sont rassemblées sous le terme de théorie de l'esprit (Premack & Woodruff, 1978). Elles se développent tôt chez l'humain et sont impliquées dans les processus de communication et d'apprentissage lié aux interactions avec autrui. Pour cette raison, elles font l'objet de nombreuses investigations dans l'étude de la cognition sociale. Les précurseurs de l'étude de la théorie de l'esprit portent sur l'attention partagée (*joint attention* ; Tomasello, 1999) sur un stimulus — un objet, une action... —, sur l'interaction des individus autour de ce stimulus (Trevarthen, 1977, 1980) et sur la capacité à partager les intentions d'autrui (*shared intentionality* ; Tomasello, Carpenter, Call, Behne & Moll, 2005). La théorie de l'esprit chez les espèces non humaines repose sur l'interprétation de l'orientation du regard, des expressions faciales et des vocalisations.

La méthode de base permettant de déterminer si un individu comprend la différence entre la connaissance et l'ignorance consiste à inférer un lien entre ce qu'il voit et devine (Povinelli, Nelson & Boysen, 1990). Les humains sont capables de relier la forme d'un geste aux contraintes de l'environnement : si ses mains sont occupées, un individu peut faire comprendre ses intentions en pointant du coude, de la tête ou du pied et faire ainsi comprendre ses intentions sans parler. Les primates non humains présentent les mêmes aptitudes, avec des résultats identiques, par exemple, chez les tamarins à coton, les singes rhésus et les chimpanzés (Wood, Glynn, Philips & Hauser, 2007). Lorsqu'un expérimentateur portant un gros objet touchait de son coude une cache de nourriture, les primates testés s'y dirigeaient comme s'il avait normalement utilisé sa main pour

investiguer la cache en question. Mais quand le même expérimentateur utilisait un geste identique avec les mains vides, les sujets l'ignoraient, comme s'il s'agissait d'un mouvement involontaire. Le même comportement a été noté lorsque des nourrissons copiaient les actions d'un expérimentateur dont les mains étaient prises lorsqu'il tentait d'appuyer sur un bouton (Gergely, Bekkering & Király, 2002). Dans chaque exemple, les individus naïfs reproduisent l'action du démonstrateur uniquement s'ils considèrent qu'il l'a exécutée rationnellement.

Le suivi de regard est connu chez de nombreuses espèces animales comme les grands singes (Premack & Woodruff, 1978 ; Schmelz & Call, 2018), les mammifères (Kaminski, Riedel, Call & Tomasello, 2005 ; Nawroth, von Borell & Langbein, 2015) et les oiseaux (Bugnyar, Stowe & Heinrich, 2004 ; Reber et al., 2016) et est souvent considéré comme un comportement automatique pour signifier l'intérêt qu'un individu porte pour un endroit, un objet ou l'activité d'un congénère. Néanmoins les variations de regard dépendent également des expressions faciales (Goossens et al., 2008), il est donc difficile de déterminer s'ils reflètent des intentions ou des émotions chez un individu observé en conditions naturelles. L'une des particularités intéressantes de la théorie de l'esprit est de cacher les indices comportementaux (expressions, orientation du regard) pour tromper un congénère sur nos intentions ou nos croyances. Certains singes sont capables de comprendre l'utilité de dissimuler des signaux révélateurs embarrassants, tels qu'un gorille qui cache régulièrement son visage pour surprendre un partenaire de jeu (Tanner & Byrne, 1993). Enfin l'aptitude à se représenter la perspective d'un autre individu a également été démontrée dans la communication gestuelle : les grands singes sont sensibles à la capacité de leur public à percevoir les gestes, à choisir une modalité tactile ou auditive lorsque le public cible ne les regarde pas (Tomasello & Call, 2007 ; Pika, 2007 ; Genty, Breuer, Hobaiter & Byrne, 2009 ; Liebal, 2007).

Plusieurs espèces en dehors des humains sont capables de s'organiser en groupe et d'échanger des pratiques et cela aurait été impossible sans l'intervention d'aptitudes cognitives permettant de communiquer et collaborer. Ces dernières sont donc essentielles à la mise en place de la culture, mais cela ne les rend pas nécessairement obligatoires pour la mise en place d'une culture cumulative. Il est vrai que les humains s'organisent autour d'institutions complexes, basées sur des processus de communication et de coopération sophistiquées que l'on ne retrouve nulle part ailleurs dans la nature.

L'une des hypothèses expliquant les raisons pour lesquelles les primates non humains sont moins performants que nous en théorie de l'esprit est qu'ils seraient incapables de recourir à la communication ostensive, une compétence déjà présente chez le nourrisson humain et impliquée dans le processus de pédagogie (Csibra & Gergely, 2009). Nous allons à présent aborder les mécanismes d'apprentissage social agissant sur la propagation des traits culturels et dans lesquels sont impliquées les aptitudes en théorie de l'esprit.

1.3.2. *L'apprentissage social*

L'apprentissage social consiste à acquérir la pratique d'un nouveau comportement en s'inspirant des actions d'autrui, de leurs intentions et/ou du produit de leurs actions (Heyes, 1994 ; Heyes & Galef, 1996). Il permet une économie de temps et d'énergie dans l'apprentissage de connaissances et de stratégies qui peuvent être difficile à acquérir *via* l'apprentissage individuel. Ce dernier soumet en effet les individus à une plus grande quantité de bruit environnemental. Ce faisant, ils doivent être en mesure de pouvoir distinguer seuls les caractéristiques utiles à la satisfaction d'un objectif en sollicitant leurs connaissances sur le monde qui les entoure et leurs aptitudes en raisonnement. L'apprentissage individuel est d'autant plus risqué qu'il n'offre aucun feedback social : l'individu ignore si la stratégie qu'il a découverte satisfait son but jusqu'à ce qu'il la teste en conditions réelles (Bandura, 1977).

L'apprentissage social a été étudié chez de nombreuses espèces (Whiten, Caldwell & Mesoudi, 2016) et s'avère très répandu. Ses traces sont reconnaissables chez les mammifères (Thornton & Clutton-Brock, 2011), les oiseaux (Slagsvold & Wiebe, 2011), les poissons (Laland, 2011) et les invertébrés (Grüter & Leadbeater, 2014). Le fait que les espèces étudiées soient capables de recourir à l'apprentissage social ne suffit cependant pas à stipuler qu'elles en font un usage systématique. Les stratégies d'apprentissage social subissent l'influence du contexte socio-environnemental qui joue sur les interactions des membres du groupe entre eux et avec les objets qui les entourent. L'étude de ces conditions permet de rendre compte des variables favorisant l'usage des différents types d'apprentissage social et de leur influence sur l'évolution culturelle.

La diversité culturelle et le phénomène de culture cumulative chez l'humain peuvent s'expliquer par la qualité de transmission des traits culturels *via* l'apprentissage social, que l'on reconnaît comme étant plus fidèle que chez les autres espèces et qui

s'applique à plusieurs formes de traits culturels (Tennie et al., 2009 ; Herrmann et al., 2007 ; Whiten et al., 2009). L'apprentissage social seul ne saurait permettre d'expliquer le phénomène de culture cumulative puisque plusieurs espèces sont également capable de créer des traits culturels qui se maintiennent sur de nombreuses générations (Allen et al., 2013).

Certaines observations de terrain (Boesch, 2012 ; Sanz, Call & Morgan, 2009 ; Sanz, Schoning et al., 2009) suggèrent que nos plus proches parents chez les espèces non humaines (grands singes : chimpanzés, gorilles, bonobos...) possèdent une plus grande capacité d'apprentissage social que leurs ancêtres. Vale ses collaborateurs (2017) ont montré que les chimpanzés pouvaient apprendre un comportement relativement complexe par le biais d'un apprentissage social combiné à un apprentissage individuel progressif, ce qui suggère que la combinaison d'apprentissage individuel et social — autrement dit, les processus d'innovation et de transmission — est phylogénétiquement ancienne. L'émergence de cette capacité chez nos plus vieux ancêtres communs auraient fourni les bases nécessaires de la culture cumulative chez l'humain (Henrich et al., 2016 ; Henrich & McElreath, 2003 ; Pagel, 2012 ; Richerson & Boyd, 2005 ; Tomasello, 1999).

L'imitation est l'une des formes les plus simples d'apprentissage social. Elle consiste à reproduire les actions et les intentions d'autrui afin d'atteindre le même résultat que lui (Byrne, 2003 ; Heyes, 1993 ; Thorndike, 1898 ; Tomasello, Kruger, & Ratner, 1993). La notion d'imitation peut référer à deux processus différents dans la nature : l'apprentissage et la communication. Celle que nous employons ici consiste bien en un processus d'apprentissage, i.e. l'individu qui l'emploie acquiert un nouveau comportement ou une nouvelle connaissance. Prenons par exemple un individu qui a l'habitude de casser une noix en l'écrasant avec un marteau. Après avoir observé un congénère utiliser un casse-noix pour la même tâche, il il peut décider d'utiliser la même technique même en l'absence de ce démonstrateur. En d'autres termes, la réponse de cet individu face à un stimulus spécifique a été modifiée sur le long terme après avoir observé le comportement du congénère dans la même situation (Mesoudi, Chang, Dall & Thornton, 2016). Voici une illustration du processus d'imitation en tant qu'apprentissage social.

L'imitation a longtemps été considérée comme la forme la plus fidèle de transmission sociale. Il s'avère cependant que même en s'efforçant de copier un comportement aussi fidèlement que possible, il existe toujours des variations

interindividuelles de ce comportement. Chez l'être humain, le processus d'imitation est plus fidèle que chez les autres espèces : les enfants copient les actions beaucoup plus fidèlement que chez les non humains en se focalisant à la fois sur les actions et le but du démonstrateur (Horner & Whiten, 2005 ; Nagell, Olguin & Tomasello, 1993 ; Whiten, Custance, Gomez, Teixidor & Bard, 1996). Les effets de l'imitation peuvent être accrus du fait des compétences de communication supplémentaires dont nous disposons comparé aux espèces non humaines. Ces espèces ont recours à l'imitation pour apprendre de nouveaux comportements dans une tâche de résolution de problème, mais ce processus est soumis à de nombreux biais.

Notons que l'imitation est une stratégie d'apprentissage flexible (Laland, 2016 ; Legare, 2017) : les êtres humains n'ont pas systématiquement recours à l'imitation pour apprendre de nouvelles techniques. L'imitation correspond davantage à une stratégie liée au contexte qu'à une solution permanente à la transmission culturelle. La valeur de l'imitation peut changer selon l'objectif de l'individu, les connaissances dont il dispose sur les mécanismes en jeu et les ressources disponible dans une situation et les risques qui y sont associés. Nous préférons imiter quand nous possédons peu de connaissances sur la tâche et que les enjeux sont élevés (Caldwell & Eve, 2014 ; Caldwell & Millen, 2010a ; Wasielewski, 2014).

L'imitation est nécessaire à la culture cumulative uniquement si les individus sont confrontés à une tâche opaque, ou qu'ils sont incapables de prédire avec certitude les bénéfices de stratégies alternatives dans une situation non familière. Dans certains cas, l'imitation peut même avoir un effet réducteur sur l'évolution culturelle lorsqu'elle est employée par une trop grande proportion de la population. Les enfants humains ont par exemple des difficultés à distinguer les traits pertinents des actions employées par un démonstrateur, les conduisant à reproduire des comportements qui ne servent aucunement le but qu'ils sont censés atteindre (Meltzoff, 1988 ; Schulz, Hooppell & Jenkins, 2008 ; Williamson, Meltzoff & Markman, 2008). Ce processus de sur-imitation apparaît de plus en plus fréquemment au fil de l'ontogenèse (McGuigan, Whiten, Flynn & Horner, 2007 ; Nielsen & Tomaselli, 2010) et affecte négativement l'évolution culturelle en favorisant la reproduction de traits culturels non pertinents. Lyons, Young et Keil (2007) ont montré que la tendance des enfants à sur-imiter proviendrait d'une fausse interprétation de la relation causale entre les actions non-pertinentes et le but, qu'ils ne

parviennent pas à comprendre et choisissent de copier en faisant confiance au démonstrateur adulte qu'ils considèrent comme un expert. Cela a été confirmé par Kenward, Karlsson et Persson (2016) qui ont demandé à des enfants de 4 et 5 ans de formuler les raisons qui les poussaient à reproduire des actions non pertinentes : la majorité d'entre eux choisissaient de d'exécuter la même action que le démonstrateur, en avouant plus tard qu'ils ne comprenaient pas l'utilité de cette action. La même tendance peut être observée chez les adultes, bien que l'on puisse également attribuer la tendance à sur-imiter à d'autres biais sociocognitifs tels que le conformisme (i.e., tendance à reproduire les actions les plus fréquemment observées dans le groupe) et la déférence (i.e., biais de prestige : tendance à reproduire les actions des membres du groupe qui ont le plus de succès).

Nous avons évoqué plus haut que même en tant que solution de secours dans un contexte d'incertitude, l'imitation ne constitue pas une stratégie fidèle de transmission sociale. La notion de fidélité renvoie cependant au *ratchet effect* de Tomasello, selon qui la culture cumulative repose essentiellement sur la réplication des traits culturels. Or il a été montré plusieurs fois à présent que le *ratchet effect* pouvait être simulé en conditions de laboratoire même en l'absence de communication directe entre individus. En vérité, il est préférable de remplacer la notion de fidélité par celle de stabilité (Claidière & Sperber, 2007, 2010) qui nous mène au postulat suivant : par besoin de répliquer les traits culturels pour les accumuler, il suffit de les reproduire (au sens de "re-construire") de manière suffisamment similaire à l'original. La théorie de la convergence des traits culturels telle qu'elle a été formulée par Claidière et Sperber stipule qu'un trait culturel est reproduit en "gravitant" autour d'un modèle. Chaque reproduction se distingue des autres par des différences mineures, mais parvient tout de même à aboutir au résultat qu'il est censé produire. Les comportements mal reproduits (i.e., trop différents) sont ignorés, ils ne peuvent donc se diffuser dans le groupe en tant que traits culturels. Il existe cependant des exceptions pour les comportements ayant subi des transformations qui leurs confèrent un bénéfice supplémentaire. Dans ce cas, les erreurs de transmission peuvent aboutir à la création de nouveaux traits culturels — on les qualifie d'innovations accidentelles.

L'émulation est une autre forme d'apprentissage social consistant à reproduire le résultat des actions d'un démonstrateur sans nécessairement suivre la même stratégie

que lui (Nagell, Olguin & Tomasello, 1993 ; Tomasello, Davis-Dasilva, Camak & Bard, 1987). Ce processus est également employé chez de nombreuses espèces (Whiten, McGuigan, Marshall-Pescini & Hopper, 2009). Caldwell et Millen (2009) ont découvert qu'il permettait également de faire émerger un *ratchet effect* dans un paradigme de transmission en chaîne : les avions en papier fabriqués par des participants ont permis à leurs successeurs d'en fabriquer à leur tour en faisant progresser leur distance de vol. Le maintien des traits culturels au fil des générations s'explique par la reconstruction des traits culturels d'une façon analogue à ceux transmis par les générations précédentes. En ce sens, bien que l'émulation soit, par définition, moins fidèle que l'imitation (Schillinger, Mesoudi & Lycett, 2015), on considère qu'elle joue un rôle essentiel dans la propagation des traits culturels.

L'émulation et l'imitation ne sont pas exemptes d'erreurs de copie, bien que l'imitation permette des reproductions plus similaires aux modèles observés. Les erreurs de copie peuvent être dues à des facteurs environnementaux ou à des limites cognitives ou perceptives (Eerkens, 2000 ; Kempe, Lycett & Mesoudi, 2014) et sont inextricables de la transmission culturelle. Elles ont tendance à s'accumuler au fil des générations (Hamilton & Buchanan, 2009) et, à terme, influencer les comportements d'une population entière. L'imitation et l'émulation favorisent la diffusion des traits culturels, mais elles n'assurent pas leur stabilité (Claidière & Sperber, 2010), puisque les erreurs de copie peuvent avoir une influence négative sur la performance des traits culturels au point de provoquer leur extinction (Lycett, Schillinger, Kempe & Mesoudi, 2015). Ces risques sont d'autant plus élevés avec un apprentissage social peu fidèle tel que l'émulation, ce qui signifie qu'il doit exister des mécanismes de protection permettant d'assurer le maintien des traits culturels au fil des générations, comme par exemple l'usage d'autres formes d'apprentissage social plus fidèles.

L'enseignement est une forme plus sophistiquée d'apprentissage social puisqu'il sollicite la participation active du démonstrateur (l'enseignant) et de l'individu naïf (l'élève). Le rôle du démonstrateur dans l'apprentissage de l'imitateur/émulateur est mineur : il se contente d'accomplir son action pour atteindre un but, sans se soucier de vérifier si l'individu naïf l'a comprise. En tant qu'enseignant, il doit cependant s'engager à montrer à l'élève les actions qu'il utilise dans un contexte d'entraînement en lui donnant des instructions. L'enseignant n'obtient aucun bénéfice immédiat à agir de la sorte, son

encadrement a pour seule fonction de permettre à l'élève d'acquérir rapidement et à moindre coût un nouveau comportement (Caro & Hauser, 1992). L'enseignement chez l'humain est facilité par le langage, mais il existe d'autres formes de communication chez les espèces non humaines qui permettent de guider le comportement de l'élève. La littérature scientifique défend la capacité de plusieurs espèces animales à avoir recours à l'enseignement, généralement chez des parents interagissant avec leurs enfants (Caro & Hauser, 1992 ; Thornton & Raihani, 2008), comme chez les mammifères (Thornton & McAuliffe, 2006), les oiseaux (Raihani & Ridley, 2008) et les insectes (Franks & Richardson, 2006).

Aucune étude ne suggère cependant que l'enseignant comprenne le besoin qu'a l'élève d'apprendre et les observations de terrain suggérant un enseignement délibéré sont rares (Boesch, 1991 ; Guinet & Bouvier, 1995). La propension à avoir recours à l'enseignement repose essentiellement sur les compétences en théorie de l'esprit — i.e., comprendre le besoin de l'élève à acquérir un nouveau comportement. Or les performances des non humains sont généralement faibles dans ce domaine (Heyes, 1998 ; Penn & Povinelli, 2007), ce qui signifie que la plupart des comportements identifiés comme de l'enseignement dans les études de terrain peuvent être attribué à d'autres facteurs (comportements innés chez les insectes, comportements de jeu chez les mammifères...). La pédagogie est une forme plus développée d'enseignement chez l'humain, qui se caractérise par la nature de l'échange entre l'enseignant et son élève : chaque partie s'engage activement dans la transmission d'informations (Csibra & Gergely, 2009). Cet échange sollicite une communication ostensive (i.e., le démonstrateur manifeste le fait qu'il est en train de présenter une information ; Sperber & Wilson, 1986), des messages référentiels — afin que l'élève comprennent sur quoi repose l'information avant de pouvoir la généraliser — et des messages pertinents (i.e., les informations transmises doivent être nouvelles et compréhensibles). Nous pouvons considérer la pédagogie comme la forme la plus sophistiquée d'apprentissage sociale, marqué par le recours à la théorie de l'esprit de la part de l'enseignant et de l'élève. De ce fait, il permet d'une part de transmettre des traits culturels abstraits ou opaques dont les mécanismes peuvent échapper à la compréhension des individus naïfs, et d'autre part d'assurer la stabilité de ces traits au fil des générations.

Les traits culturels durables ont plus de chance de subir des séries de transformations et de recombinaisons (Enquist, Strimling, Eriksson, Laland & Sjostrand, 2010). Nous avons vu que la transmission de traits culturels chez les espèces non humaines privilégie l'imitation et l'émulation. En plus d'être soumises au risque d'erreurs de copie, l'usage de ces modes d'apprentissage social dépend fortement du contexte et risque donc de ne pas être sollicités pour tous les traits culturels. Nous pouvons donc supposer que l'amélioration de la précision de la transmission résultant de l'évolution de stratégies d'apprentissage social fidèles (enseignement, pédagogie) et de la communication (langage) expliquent en partie l'émergence d'une culture cumulative chez l'espèce humaine. Par exemple, il a récemment été démontré que des processus sociocognitifs tels que l'enseignement et les instructions verbales permettent aux enfants de développer des solutions cumulatives à un problème séquentiel (Dean, Kendal, Schapiro, Thierry & Laland, 2012).

1.3.3. Présentation des études

Cette thèse s'inscrit dans la continuité des travaux d'Osiurak et collaborateurs, tâchant d'expliquer les processus sociocognitifs en jeu dans l'évolution culturelle cumulative. L'intérêt de tout chercheur souhaitant investiguer ce domaine est de créer un paradigme expérimental écologique, prenant compte tous les processus sociocognitifs impliqués dans la diversité des traits culturels utilisés par l'Homme et dans diverses conditions. Le défi est de taille : un tel projet requiert des ressources importantes en termes de participants et de matériel expérimental. Afin d'apporter un début de réponses, les études qui seront décrites dans les prochaines pages permettront au lecteur de prendre connaissance de mécanismes agissant au niveau micro-évolutif, dans le cas de l'évolution technologique. Cela contribuerait notamment à expliquer les différences qui nous séparent des autres espèces — et donc qui définissent les humains : d'où viennent les outils et les pratiques que la majorité d'entre nous possèdent actuellement ? Cela favoriserait également notre compréhension de la dynamique des interactions qu'entretiennent les membres d'un groupe et des transformations que subissent les traits partagés. Nous serions à même de définir les conditions qui favorisent la création et l'amélioration de techniques et de technologies, en complétant les travaux et les modèles déjà publiés (O'Brien, Darwent, & Lyman, 2001 ; Enquist & Ghirlanda, 2007 ; Enquist, Ghirlanda, & Eriksson, 2011).

La première étude reprend la méthode utilisée par Osiurak et al. (2016) pour tester le poids de quatre facteurs sociocognitifs dans l'émergence d'un *ratchet effect* dans une tâche technologique. Nous avons identifié quatre facteurs cognitifs pouvant influencer la culture cumulative technologique : la théorie de l'esprit, le raisonnement technique, la créativité et l'intelligence fluide, notre objectif étant de déterminer le poids de chacun dans l'émergence d'un *ratchet effect* et de comprendre l'interaction entre ces facteurs. Des participants sont testés dans un paradigme de microsociété, dans lequel la tâche est d'utiliser des fils de fer pour fabriquer une structure aussi haute que possible. Les participants sont testés dans deux conditions, Communication et Observation, que nous avons utilisé pour manipuler les opportunités d'interaction entre deux générations consécutives. En condition Communication, les enseignants et les apprenants peuvent communiquer verbalement, tandis qu'en condition Observation, les apprenants pouvaient uniquement observer le comportement des enseignants sans qu'ils se parlent.

L'intérêt d'utiliser une tâche de construction de tour à partir de fil de fer est de pouvoir généraliser les résultats de Osiurak et collaborateurs à une situation moins familière que la tâche de fabrication d'avions en papiers, et pouvant aboutir à une plus grande variété de solutions. Cela permet également d'évaluer l'attractivité de certains traits au sein de chaque microsociété, afin d'associer le rôle de chaque facteur à la tendance des participants à copier ces traits ou à innover. Enfin, nous avons décidé de mesurer le potentiel prédictif de la créativité et de l'intelligence fluide afin de mieux pouvoir déterminer si des facteurs cognitifs généraux expliqueraient l'émergence d'un *ratchet effect* technologique, ou si cet effet dépend de processus spécialisés. Les résultats révèlent le poids dominant des compétences de l'apprenant en raisonnement technique dans l'apparition de ce *ratchet effect*, tandis que les compétences en théorie de l'esprit n'ont permis de prédire cet effet dans aucune condition. Nous avons également constaté que les produits innovants (i.e. les tours créées par les participants ayant les meilleurs scores de créativité) étaient plus souvent reproduits dans une chaîne. Enfin, aucun modèle n'a permis de prédire de *ratchet effect* sur la base des scores des participants en intelligence fluide, ce qui contredit l'hypothèse selon laquelle des aptitudes cognitives générales impliquées dans la résolution de problème expliquent la culture cumulative technologique.

La seconde étude explore le rôle des mêmes facteurs dans un paradigme expérimental identique. Cette fois, nous avons testé les participants dans deux nouvelles conditions, où l'enseignant et l'apprenant pouvaient communiquer verbalement. En condition Monitoring, l'enseignant observait en temps réel les actions de l'apprenant *via* un écran d'ordinateur, tandis que l'apprenant ne pouvait voir l'enseignant. En condition Blind, ni l'enseignant, ni l'apprenant n'étaient en mesure de se voir. Là encore nous nous attendions à ce que le raisonnement technique prédise l'apparition d'un *ratchet effect* que les autres facteurs. Là encore cette hypothèse est validée, ce qui confirme le rôle de ce facteur dans la culture cumulative technologique indépendamment du mode de communication entre individus. Le fait d'utiliser nos deux nouvelles conditions expérimentales a également permis de mieux comprendre le rôle des compétences individuelles en théorie de l'esprit. En effet, dans une situation où les participants sont incapables d'interagir directement (condition Blind), les conseils donnés par l'enseignant compensent le manque d'informations que peut utiliser l'apprenant, ce qui précise l'influence de la transmission sociale pour la culture cumulative technologique dans un contexte spécifique.

Ces travaux explorent le rôle de facteurs sociocognitifs spécifiques dans un contexte bien défini. Toutefois, ils expliquent difficilement le choix de stratégie de la part d'individus qui peuvent innover ou copier sur un modèle. Ces comportements subissent l'influence du contexte (Caldwell & Eve, 2014 ; Wasielewski, 2014), et puisque les facteurs sociocognitifs seuls ne suffisent pas à expliquer la variation et la sélection de traits culturels, je me suis employé à étudier le rôle de facteurs situationnel dans la tendance à copier ou à innover. La dernière étude présentée ici explore l'influence des risques et de l'opacité associée à une tâche de fabrication d'outil inspirée de Zwirner et Thornton (2015), dans laquelle il est demandé à des participants de construire un panier à partir d'objets de la vie quotidienne après avoir observé une démonstration. Les humains ont tendance à recourir plus souvent à des stratégies d'apprentissage social quand le résultat d'une stratégie est difficile à prédire (Caldwell & Eve, 2014), quand on leur demande d'être productif (Laland, 2004), ou quand les processus en jeu dans une tâche sont difficiles à comprendre (i.e., tâche opaque ; Wasielewski, 2014). Les processus de copie et d'innovation sont souvent en confrontation dans la littérature traitant d'évolution culturelle. En créant des conditions dont les niveaux de risque et d'opacité varient, cette étude révèle une continuité entre ces deux stratégies. Les participants devant résoudre

une tâche opaque et risquée ont plus souvent tendance à utiliser des objets et des actions identiques à ceux présentés en démonstration, que ceux testés dans une situation aux risques et à l'opacité faibles. Tous les participants s'inspirent clairement de la démonstration, néanmoins ils s'accordent une plus grande tendance à innover quand les enjeux de la tâche diminuent.

2. Première étude : Roles of Technical Reasoning, Theory of Mind, Creativity, and Fluid Cognition in Cumulative Technological Culture

Emmanuel De Oliveira¹, Emanuelle Reynaud¹, and François Osiurak^{1,2}

¹Laboratoire d'Etude des Mécanismes Cognitifs (EA 3082), Université de Lyon, France

²Institut Universitaire de France, Paris, France

Article soumis au journal Human Nature, retranscrit en version manuscrite.

2.1. Abstract

Cumulative technological culture can be defined as the progressive diversification, complexification and enhancement of technological traits through generations. An outstanding issue is to specify the cognitive bases of this phenomenon. Based on the literature, we identified four potential cognitive factors, namely, theory-of-mind, technical-reasoning, creativity, and fluid-cognitive skills. The goal of the present study was to test which of these factors – or a combination thereof – best predicted the cumulative performance in two experimental, micro-society conditions (i.e., Communication and Observation conditions; $n = 100$ each) differing in the nature of the interaction (i.e., verbal, visual) allowed between participants. The task was to build the highest possible tower. Participants were also assessed on the four aforementioned cognitive factors in order to predict cumulative performance (tower height) and attractiveness. Our findings indicate that technical-reasoning skills are the best predictor of cumulative performance (tower height), even if their role may be restricted to the specific technological domain. Theory-of-mind skills may have a facilitator role, particularly in the Communication condition. Creativity can also help in the generation of novel ideas, but is not sufficient to support innovation. Finally, fluid cognition is not involved in cumulative technological culture. Taken together, these findings suggest that domain-specific knowledge (i.e., technical-reasoning skills) remains critical for explaining cumulative technological culture.

2.2. Introduction

Culture is a dynamic process. Through the social diffusion of artifacts, behaviors and ideas, individuals attached to a group progressively modify these traits, either intentionally or accidentally, thus leading to cultural evolution. Human beings seem to be the major species concerned by Cumulative Technological Culture (CTC), namely the progressive diversification, complexification and enhancement of cultural traits through generations (ratchet effect; Tomasello et al. 1993). Even though different species are suspected to possess the ability to accumulate cultural traits — such as primates (Claidière et al. 2014; Davis et al. 2016), mammals (Thornton and Malapert 2009) and birds (Mueller et al. 2013; Sasaki and Biro 2017) —, only humans produce cultural traits now so complex that they are inaccessible to the competency of isolated individuals (Boyd et al. 2011). So, the critical question is to understand the cognitive bases of this phenomenon.

A first answer to this question has been given by the influential shared intentionality theory (i.e., theory-of-mind skills; Hermann et al. 2007; Tomasello et al. 1993, 2005). By understanding the learner's intentions and mental representations of a task, the teacher is more likely to give appropriate feedback and, as a result, to help her/him to reproduce the technique targeted to perform the task. In this way, theory-of-mind skills might play an important role in faithful transmission (i.e., imitation), one of the two engines of CTC (see below for the other engine, innovation; Legare and Nielsen 2015). Faithful transmission has been considered as critical to CTC, especially when large populations are concerned (Lewis and Laland 2012), in order to prevent the progressive loss of information through time. Nevertheless, empirical evidence has revealed that, under specific circumstances, fidelity is not necessary for the emergence of a ratchet effect. More specifically, Caldwell and Millen (2009; see also Caldwell et al. 2012) demonstrated that the progressive improvement of a performance was still possible under conditions in which participants did not reproduce the same behaviors as their predecessors. These findings question the so-called need for faithful transmission in CTC and, as a result, the so-called role played by theory-of-mind skills.

The critical role of theory-of-mind skills in CTC has also been recently discussed based on studies using micro-society paradigms, which have found that cumulative performance could be also observed in situations of reverse engineering (i.e., scrutinizing

of the end-product), that is, in situations where teachers and learners do not communicate at all (Caldwell and Millen 2009; Caldwell et al. 2017; Zwirner and Thornton 2015). This has led to consider that a key cognitive process might be at work in any context of CTC (e.g., teaching, observation, reverse engineering), namely, the ability to reason about physical object properties, also called technical reasoning (Osiurak et al. 2016; Zwirner and Thornton 2015; see also Osiurak and Heinke 2018; Osiurak and Badets 2016; Osiurak et al. 2010; Reynaud et al. 2016). By reasoning technically, a learner can not only extract relevant information from the end-product or predecessor/teacher's demonstration in order to reproduce it (i.e., imitation), but also reject irrelevant information as well as generate new ideas to improve the end-product (i.e., innovation, the second engine of CTC; Legare and Nielsen 2015). A recent micro-society study also indicates that participants' technical-reasoning skills are a better predictor of cumulative performance than participants' theory-of-mind skills in both an observation condition and a communication condition (Osiurak et al. 2016). Nevertheless, technical-reasoning skills might be partly insufficient when the building process of an artifact is opaque, that is, hard to infer from scrutinizing the end-product itself (Wasiolewski 2014; see also Caldwell et al. 2017; Morgan et al. 2015; Stout and Hecht 2017). In this case, the teacher's theory-of-mind skills might be useful to transmit appropriately information to the learner (Morgan et al. 2015).

The emphasis has been so far on theory-of-mind and technical-reasoning skills, perhaps because CTC corresponds to the *social* transmission of *technical* information. However, more general cognitive aptitudes can take part in CTC (Kendal et al., 2018) notably if we consider that innovation is one engine of this phenomenon. Creativity being the ability to produce new and original ideas (Guilford 1967), the link between innovation and creativity is straightforward. As stated by Enquist et al. (2008), creativity could be a prerequisite for CTC, both at the origin of and during the evolutionary process, even if too much creativity can be in disfavor of CTC. Even if the role of creativity in CTC has been repeatedly addressed (Carr et al. 2016; Enquist et al. 2008; Fogarty et al. 2015; Legare and Nielsen 2015), no study has ever tested it directly, in an empirical way.

To be innovative, a production needs to be new but also adapted. In this way, another general cognitive aptitude that could take part in CTC is fluid cognition, namely, the ability to maintain temporarily information in order to produce adapted responses to

solve novel problems or plan and execute directed behavior (Blair 2006). The link between CTC and fluid cognition, or intelligence more generally, has been only slightly addressed in the field of social learning. A recent study nevertheless addressed the issue of which kind of psychological features support faithful transmission of cultural material (Muthukrishna et al. 2016). In particular, they showed that IQ is linked to the rate of conformist transmission, the extreme values of IQ leading to the highest rates. This result is somehow counterintuitive as we could expect that the highest IQ should lead people to innovate and not to copy faithfully.

To sum up, we have identified four potential cognitive factors of CTC, namely, theory-of-mind, technical-reasoning, creativity, and fluid-cognitive skills. The goal of the present study was to test which of these factors – or a combination thereof – best predicted CTC. We used a transmission chain paradigm (Caldwell and Millen 2009; Osiurak et al. 2016) where participants had to build the highest possible tower. As social transmission can be supported by verbal and/or non-verbal interactions (e.g., visual), we reproduced these two modes of transmission with two micro-society conditions. In the Communication condition, teachers and learners could communicate verbally. In the Observation condition, learners could observe teachers' building behavior without communicating with them. We also added a Control condition to verify that the potential presence of cumulative performance in our two micro-society conditions was higher than in a condition where a same individual has to repeat the task several times in a row. Participants were also assessed on the four aforementioned cognitive factors in order to predict cumulative performance (tower height) and attractiveness.

2.3. Methods

Two hundred and ten undergraduate students in cognitive sciences at the University of Lyon ($M_{Age} = 19 \pm 1.4$, 132 females) took part in the experiment. Two hundred were assigned to the two experimental conditions of the micro-society paradigm (i.e., Communication and Observation; $n = 100$ for each condition) and the remaining ten were assigned to the Control condition. The sample size was estimated from the results of Caldwell and Millen (2009) and Osiurak et al. (2016) who used the same paradigm as in the present work (i.e., conditions with 10 chains of 10 participants each). The study was approved by the Ethics Committee of the Department of Psychology of Lyon, and informed consent was obtained from all participants.

The main task consisted in building the highest possible tower with 15 20-cm-steel wires. Participants performed the task (5 min long) as members of a transmission chain, each of them being progressively replaced one after the other until the last participant completed the task (chain length = 10 participants). In the Communication condition, participants began by building the tower. Then, they could observe the next participant completing the same task and share advices with her/him (no direct demonstration was allowed, only verbal exchange). In the Observation condition, participants could watch their predecessor performing the task without communicating with them. Then, they carried out the task while being observed by another participant, and so forth. In the Control condition, participants were asked to build the highest possible tower and then to repeat the process 10 times in a row. Two measures were collected from the main task. The first was the height of towers in cm. Each tower was positioned vertically and the measure was taken only after 10s. Therefore, the measure was sometimes taken on towers that had fallen down. The height corresponded to the distance between the table and the highest vertical point of the tower, but not to the total length of the tower. The second measure (attractiveness) was based on specific features of the shape of towers. There were four features: Convergence of feet (Yes *versus* no); Presence of a base (Yes *versus* no); Presence of intermediary columns (Yes *versus* no); Presence of an antenna (Yes *versus* no). The attractiveness score corresponded to the number of similar features between Participant n and Participant $n+1$. Given that there were four features, the maximum attractiveness score was 4. The higher the attractiveness score was the more attractive Participant n was. Note that Participant 10 had no attractiveness score because s/he had no successor.

After the main experiment, participants had to complete an individual testing session during which they were assessed on tasks assessing the four cognitive factors identified, namely, theory-of-mind, technical-reasoning, creativity, and fluid-cognitive skills (for a similar procedure, see Osiurak et al. 2016).

Theory-of-mind skills were measured with two tests. The first is the “Reading-the-Mind-in-the-Eyes” (RME) test (Prevost et al. 2014). It consists in choosing which of four words best describes what the person in the photograph is feeling or thinking (36 items; time limit: 3 min). The second, the comic strip (CS) task (Sarfati et al. 1997), corresponds to short three-pictures comic strips, showing a character performing a very simple action.

The task is to choose which one of three answer cards is the most logical to complete the comic strip sequence (28 items; time limit: 2 min). For each test, we recorded the number of correct responses given within the time limit.

For technical-reasoning skills, they had to complete two sub-tests of the NV7 battery (Bernaud et al. 1994; NV7a: e.g., selecting among four pictures depicting four different nails the easiest one to hammer; 24 items; time limit: 5 min; NV7b: e.g., selecting among four 3D geometrical shapes the one corresponding to a given 2D pattern; 38 items; time limit: 5 min). For each test, we recorded the number of correct responses given within the time limit.

Creativity was measured with the Idea Generation Task (IGT; Finke et al. 1992) and Guilford's Alternative Uses test (GAU; Guilford 1967). The IGT consists in a set of three abstract pictures for which participants must describe the kind of tool or invention, real or imaginary, they can represent. Instructions are to give as many ideas as possible for each item, with as much details as possible (Time limit: 5 min). The GAU is composed of three objects (a brick, a shoe, and a sheet of newspaper), for which participants are asked to list all the possible ways each of them could individually be used for. These uses could be common (e.g., use newspapers reading the news) or uncommon (e.g., use newspaper as a tablecloth). Again, participants must give as many ideas as possible for each item, with as much details as possible (Time limit: 5 min). For both tests, an individual score was computed based on the sum of four indices (Torrance 1972, 1988):

- Productivity/fluency: the total number of ideas produced by the subject;
- Flexibility: the number of different categories in which these ideas could be put in;
- Elaboration: the number of details given for each idea;
- Originality: in the GAU, each response is compared to the total amount of answers given by all the participants. Responses that were given by only 5% of their group are qualified as unusual (1 point), all other responses are counted with 0 points. In the IGT, originality is an arbitrary score rated by a judge, varying between 1 ("*not original at all*") and 5 ("*highly original*").

Fluid cognition was also measured with two tests: Raven's progressive matrices (RPM) test (Raven 1960) and the D2000 test (Grégoire 2004). The RPM consists in puzzles with missing pieces. Participants are asked to select the correct piece among

several distractors. The test includes 5 sets of twelve puzzles, each set being more difficult than the previous. Participants had to give as many correct answers as possible before reaching the time limit (5 min). The D2000 test follows the same rule as the RPM. Participants were presented with different series of dominoes which numbers followed each other according to an implicit rule. The task is to find that rule by understanding the relation(s) between the dominoes and, then, to apply that rule to find the missing domino at the end of the series (40 items; time limit: 13 min). The answer is generated by participants instead of choosing it among a set of distractors as in the RPM test. For each test, we recorded the number of correct responses given within the time limit.

A pilot study ($n = 245$ undergraduate students) was used to confirm that each pair of tests (RME/CS vs. NV7a/NV7b vs. IGT/GAU vs. RPM/D2000) was associated with the specific cognitive factor expected (Theory of mind vs. Technical Reasoning vs. Creativity vs. Fluid cognition, respectively). We conducted a factorial analysis with varimax rotation that revealed a four-factor solution accounting for 77% of total variance (Factor 1: 15%; Factor 2: 21%; Factor 3: 19%; Factor 4: 22%). Factor 1 mainly loaded on RME (.94) and CS (.47), Factor 2 on NV7a (.80) and NV7b (.66), Factor 3 on IGT (.88) and GAU (.81), and Factor 4 on RPM (.81) and D2000 (.86). These analyses confirmed that RME/CS, NV7a/NV7b, IGT/GAU, and RPM/D2000 were orthogonal measures of theory-of-mind, technical-reasoning, creativity, and fluid-cognitive skills, respectively. For the present study, we obtained a composite score for each of the four cognitive factors studied here by computing, first, a standard z-score for each test and then by averaging the two scores corresponding to each cognitive factor.

2.4. Results

Results of the two micro-society conditions (Observation and Communication) and the Control condition are displayed in **Figure 1**. In each condition, we tested for cumulative performance (tower height) by using the nonparametric Page's test (Caldwell and Millen 2009). There was a significant improvement over generations for the two micro-society conditions (Communication: $p < .02$; Observation: $p < .001$) as well as for the Control condition ($p < .05$). As recommended by Caldwell et al. (2017) and Reindl and Tennie (2018), we confirmed our results from Page's test with a LMM using R (R Core Team 2013) with tower height as dependent variable, generation (i.e., position of the participant in the chain) as fixed effect and chain number as a random effect using the

“lmer” function of the R package lme4 (Bates et al. 2013). For each condition, we tested the overall significance of the model by comparing the conditional model to a null model lacking generation but chain number as a random effect with an F -test. This analysis confirmed the results obtained from Page’s test with an effect of generation for the three conditions (Communication: $p < .05$; Observation, $p < .001$; Control: $p < .02$). To examine whether cumulative performance was higher in the micro-society conditions than in the Control condition, we computed for each condition a Δ -score defined as the mean performance of the last 3 participants (attempts in the Control condition) minus the mean performance of the first 3 participants (attempts in the Control condition; **Figure 1**). This Δ -score was submitted to Mann-Whitney comparisons, indicating that the Δ -score was almost significantly higher ($p = .065$) in the Observation condition ($M = 17.07$ cm, 95% $CI = 6.01$ cm–28.12 cm) than in the Communication condition ($M = 7.13$ cm, 95% $CI = -0.28$ cm–14.55 cm) and also almost significantly higher ($p = .093$) than in the Control condition ($M = 6.40$ cm, 95% $CI = -5.41$ cm–18.21). The Communication condition and the Control condition did not differ from each other ($p = .45$).

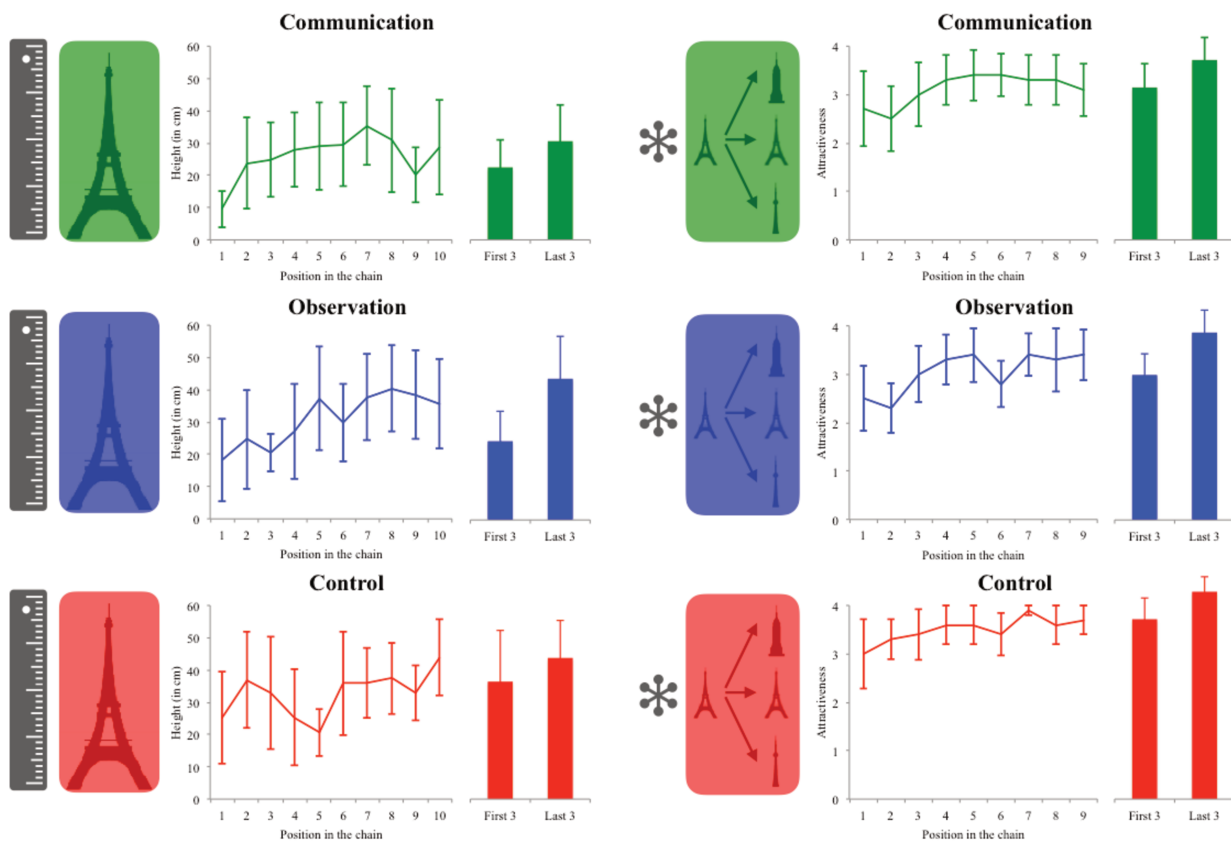


Figure 1. Results (tower height and attractiveness) of the two micro-society conditions (Communication and Observation) and the Control condition. Error bars represent 95% confidence intervals.

We then focused on the evolution of attractiveness over the generations and between the conditions (**Figure 1**). Results obtained from the Page's test revealed an increase of attractiveness in the Communication condition (Page's L trend test, $p = .033$) and in the Observation condition ($p < .01$) but not in the Control condition ($p > .05$). These results were partially confirmed with the LMM analyses described above because an increase was found for the three conditions (Communication: $p < .03$; Observation, $p < .001$; Control: $p < .02$). We also computed for each condition a Δ -score defined as the mean attractiveness of the last 3 participants minus the mean performance of the first 3 participants (**Figure 1**). This Δ -score was submitted to Mann-Whitney comparisons. No significant difference was found between the three conditions (all $p > .18$; Communication: $M = 0.50$, 95% $CI = -0.01-1.01$; Observation: $M = 0.77$, 95% $CI = 0.38-1.16$; Control: $M = 0.50$, 95% $CI = -0.01-1.01$).

To examine the potential link between our two measures of interest (i.e., tower height and attractiveness) and the four cognitive factors identified above, we first conducted correlational analyses (**Table 1**). Concerning tower height, results indicated that technical-reasoning skills were positively correlated to tower height in both conditions. In the Observation condition, a statistical trend suggested that creativity skills were also negatively correlated to tower height. Concerning attractiveness, a positive link was found with theory-of-mind skills in the Communication condition, and with creativity skills in the observation condition. To go further, the influence of the four predictors on tower height for each micro-society condition (Communication and Observation) was tested using a LMM, in which the four cognitive factors were included as fixed factors, while chain number was included as random factors using R (see above). For the Communication condition, there were five top candidate models for the Communication condition and two for the Observation condition (**Table 2**). We conducted conditional-model averages based on Akaike Information Criteria value corrected for small sample size (AIC_c ; **Table 3**). The only statistically significant predictors of tower height are technical reasoning in the Communication condition and creativity (in a negative way) in the Observation condition. These two predictors were significant at the 95% confidence level. The same analysis was performed for attractiveness. As shown in **Table 4**, there were two top candidates for both conditions. However, conditional-model averages based on AIC_c did not reveal any significant predictor for both conditions (**Table 5**). Note that theory-of-mind and creativity skills were nevertheless the two cognitive factors that

predicted the most attractiveness in the Communication condition and in the Observation condition, respectively. To sum up, LMM analyses globally confirmed the results obtained from correlational analyses.

Table 1.

Correlational analyses between our measures of interest (tower height and attractiveness) and the four cognitive factors studied here

Communication				
	Theory of mind	Technical reasoning	Creativity	Fluid cognition
Tower height	.11	.22*	.01	.12
Attractiveness	.22*	.11	.11	.04
Observation				
	Theory of mind	Technical reasoning	Creativity	Fluid cognition
Tower height	-.08	.14 ^x	-.13 ^x	.06
Attractiveness	.08	.15 ^x	.20*	.09

Correlations are Pearson correlation coefficients ($n = 100$ for each condition for tower height; $n = 90$ for each condition for attractiveness). ^x $p < .10$; * $p < .05$

Table 2

Best models of cumulative performance (tower height) in the two micro-society conditions (LMM analysis)

Communication condition					Observation condition				
Models	<i>k</i>	AICc	Δ_i	ω_i	Models	<i>k</i>	AICc	Δ_i	ω_i
<i>Tech</i>	4	873.80	0.00	0.19	<i>Crea</i>	4	885.53	0.00	0.31
<i>Tech+Fluid</i>	5	874.21	0.41	0.15	<i>Tech+Crea</i>	5	886.41	0.87	0.20
<i>Fluid</i>	4	874.54	0.74	0.13	Crea+ToM	5	887.72	2.18	0.10
<i>Tech+ToM</i>	5	874.75	0.95	0.12	Crea+Fluid	5	887.75	2.21	0.10
<i>Fluid+ToM</i>	5	875.76	1.96	0.07	Tech+Crea+ToM	6	888.33	2.80	0.08
Tech+Fluid+ToM	6	875.90	2.10	0.06	Tech+Crea+Fluid	6	888.35	2.82	0.08
Tech+Crea	5	876.02	2.22	0.06	Crea+Fluid+ToM	6	889.96	4.42	0.03
Tech+Crea+Fluid	6	876.43	2.63	0.05	Tech+Crea+Fluid+ToM	7	890.50	4.96	0.03
Crea+Fluid	5	876.72	2.92	0.04	ToM	4	890.94	5.41	0.02
Tech+Crea+ToM	6	876.94	3.14	0.04	Tech+ToM	5	892.01	6.48	0.01
ToM	4	877.32	3.52	0.03	Tech	4	892.03	6.50	0.01
Crea+Fluid+ToM	6	877.87	4.07	0.02	Fluid	4	892.27	6.73	0.01
Tech+Crea+Fluid+ToM	7	878.10	4.30	0.02	Fluid+ToM	5	893.08	7.54	0.01
Crea+ToM	5	879.47	5.67	0.01	Tech+Fluid	5	893.85	8.31	0.00
Crea	4	881.41	7.61	0.00	Tech+Fluid+ToM	6	894.26	8.72	0.00

ToM, theory-of-mind skills; Tech, technical-reasoning skills; Crea, creativity skills; Fluid, fluid-cognitive skills; *k*, number of parameters in the model; AICc, Akaike's Information Criterion corrected, $\Delta_i = \text{AIC}_{c(i)} - \text{AIC}_{c(\min)}$; ω_i , Akaike weights explaining total variance. Models with $\Delta_i < 2$ are in italics.

Table 3

Predictors from the conditional-averaged model of cumulative performance (tower height)

Communication condition			Observation condition		
Predictors	Estimate±S E	Importance weight	Predictors	Estimate±SE	Importance weight
Tech	5.07±2.57*	0.69	Crea	-5.97±2.24*	0.93
Fluid	4.85±2.98	0.55	Tech	2.96±2.51	0.41
ToM	3.02±2.82	0.38	ToM	-1.32±2.90	0.28
Crea	-0.47±2.35	0.25	Fluid	-0.45±2.53	0.26

ToM, theory-of-mind skills; Tech, technical-reasoning skills; Crea, creativity skills; Fluid, fluid-cognitive skills; Estimate, Weighted parameter estimate; SE, Standard error; *, Variables that are significant at the 95% confidence level (the interval does not contain the null value).

Table 4

Best models of evolution of attractiveness in the two micro-society conditions (LMM analysis)

Communication condition					Observation condition				
Models	k	AICc	Δ_i	ω_i	Models	k	AICc	Δ_i	ω_i
<i>ToM</i>	4	244.18	0.00	0.22	<i>Crea</i>	4	244.25	0.00	0.25
<i>Crea</i>	4	245.22	1.04	0.13	<i>Tech</i>	4	246.10	1.84	0.10
<i>Crea+ToM</i>	5	245.59	1.41	0.11	Tech+Crea	5	246.34	2.09	0.09
<i>Fluid+ToM</i>	5	246.01	1.82	0.09	ToM	4	246.35	2.10	0.09
Tech+ToM	5	246.42	2.24	0.07	Crea+Fluid	5	246.36	2.11	0.09
Tech	4	246.74	2.55	0.06	Crea+ToM	5	246.45	2.20	0.08
Fluid	4	246.97	2.79	0.06	Fluid	4	246.61	2.36	0.08
Tech+Crea	5	247.33	3.15	0.05	Tech+Fluid	5	248.06	3.81	0.04
Crea+Fluid+ToM	6	247.36	3.18	0.05	Tech+Crea+Fluid	6	248.26	4.01	0.03
Crea+Fluid	5	247.46	3.28	0.04	Tech+ToM	5	248.27	4.02	0.03
Tech+Crea+ToM	6	247.88	3.69	0.04	Fluid+ToM	5	248.45	4.20	0.03
Tech+Fluid+ToM	6	248.20	4.01	0.03	Tech+Crea+ToM	6	248.52	4.27	0.03
Tech+Fluid	5	248.98	4.79	0.02	Crea+Fluid+ToM	6	248.65	4.40	0.03
Tech+Crea+Fluid	6	249.56	5.38	0.02	Tech+Fluid+ToM	6	250.16	5.91	0.01
Tech+Crea+Fluid+ToM	7	249.62	5.44	0.01	Tech+Crea+Fluid+ToM	7	250.58	6.33	0.01

ToM, theory-of-mind skills; Tech, technical-reasoning skills; Crea, creativity skills; Fluid, fluid-cognitive skills; k , number of parameters in the model; AICc, Akaike's Information Criterion corrected, $\Delta_i = \text{AIC}_{c(i)} - \text{AIC}_{c(\min)}$; ω_i , Akaike weights explaining total variance. Models with $\Delta_i < 2$ are in italics.

Table 5

Predictors from the conditional-averaged model of evolution of attractiveness

Communication condition			Observation condition		
Predictors	Estimate±SE	Importance weight	Predictors	Estimate±SE	Importance weight
ToM	0.22±0.13	0.62	Crea	0.17±0.11	0.62
Crea	0.14±0.13	0.44	Tech	0.07±0.12	0.35
Fluid	-0.05±0.15	0.32	ToM	0.02±0.14	0.32
Tech	0.03±0.13	0.30	Fluid	-0.04±0.12	0.32

ToM, theory-of-mind skills; Tech, technical-reasoning skills; Crea, creativity skills; Fluid, fluid-cognitive skills; Estimate, Weighted parameter estimate; SE, Standard error.

2.5. Discussion

The first key finding is that technical-reasoning skills are the best predictor of cumulative performance (tower height) in both micro-society conditions, confirming previous results obtained in the same conditions (i.e., Observation and Communication), but with a different task (i.e., paper-plane building; Osiurak et al. 2016). This finding is somewhat counterintuitive based with regard to the literature, where emphasis is more frequently put on the social-cognitive aspects of CTC. However, it is consistent with previous work indicating that CTC can be found even in situations of indirect transmission such as reverse engineering (Caldwell and Millen, 2009; Caldwell et al. 2017; Zwirner and Thornton 2015). Interestingly, the technical-reasoning hypothesis provides a parsimonious way to account for the two engines of CTC (Legare and Nielsen 2015), by explaining not only how people extract relevant technical information from their predecessors (i.e., imitation) but also reject irrelevant information to improve the end-product (i.e., innovation). Nevertheless, the role played by technical reasoning may be limited to CTC and should not to be generalized to other forms of cumulative culture (e.g., music), where other domain-specific skills (e.g., mathematics) may play the role played here by technical-reasoning skills.

The second key finding is that theory-of-mind skills do not predict cumulative performance (tower height) in none of the two micro-society conditions, thereby corroborating previous results with the same experimental conditions (Osiurak et al.

2016). This rules out a strong version of the shared intentionality theory of CTC that would suggest that theory-of-mind skills are critical to CTC. A weaker version of this theory may be that theory-of-mind skills are not the key cognitive factor of CTC – contrary to technical-reasoning skills – but can nevertheless participate under some circumstances as a facilitator of social transmission. This facilitator role in cumulative culture could occur irrespective of the domain concerned, again contrary to technical-reasoning skills that may be restricted to the technological domain. For instance, theory-of-mind skills may help to transmit information more faithfully but only when learners and teachers can communicate (Claidière and Sperber 2007), as suggested by the relatively weak link we found here between theory-of-mind skills and attractiveness in the Communication condition. In broad terms, our findings may help to refine the distinct roles of theory-of-mind and technical-reasoning skills in CTC.

The third key finding is that creative people are attractive even if their production can be ineffective, suggesting a somewhat counterproductive role of creativity, particularly in the Observation condition. Interestingly, this suggests that people may be attracted by original productions such as those generated by the most creative people. In a way, creativity can play an interesting role by providing ideas that are original without being necessarily effective, as evidenced by the negative link found between creativity and tower height in the Observation condition. However, if less creative participants had followed the productions made more creative participants, we should not have observed a cumulative effect. So, a potential interpretation is that creativity plays a role of generator of new, original ideas (the divergent component of creativity; Guilford, 1967) that can then be evaluated as adapted/feasible or not by another cognitive process, namely, technical-reasoning skills (the convergent component of creativity; Guilford, 1967). In other words, creativity skills alone are not sufficient to boost CTC and notably the innovative aspect of CTC (see Enquist et al. 2008).

The fourth key finding is the absence of any involvement of fluid cognition in CTC. Fluid cognition is supposed to provide people with the ability to generate adapted responses to solve novel problems (Blair 2006). In this respect, fluid-cognitive skills should be fundamental for CTC, and particularly for the innovative aspect. Our results clearly rule out this possibility as well as the possibility that fluid cognition might correspond to the convergent component of innovation, allowing people to test the

feasibility of ideas generated through the divergent component. As suggested above, this convergent component might be specific to the domain concerned by cumulative culture, namely, technical-reasoning skills for CTC. This also stresses that causal reasoning can take several forms, depending on the domain identified, leading us to specify what is meant by causal reasoning (Zwirner and Thornton 2015). Technical reasoning is a form of causal reasoning, allowing us to foresee the potential outcomes of mechanical actions on the environment (Osiurak and Badets 2016, 2017). This is also true for fluid cognition. However, perhaps fluid cognition is more domain-specific than we think. It might be specific to the domain of abstract or logical relationships that do not need to be true in the physical world. So, an interesting possibility is that fluid cognition might be critical in some forms of cumulative culture where people have to do abstract reasoning (e.g., syllogistic reasoning; see Trouche et al. 2016).

The goal of the present study was to identify the cognitive factors of CTC. Our findings indicate that technical-reasoning skills are the best predictor of CTC, even if its role may be restricted to the specific technological domain. Theory-of-mind skills may have a facilitator role, particularly when people can communicate. Creativity can also help in the generation of novel ideas, but is not sufficient to support innovation. Finally, fluid cognition is not involved in CTC. Taken together, these findings suggest that domain-specific knowledge might remain critical for explaining CTC and more generally any forms of cumulative culture.

2.6. Funding

This work was supported by grants from ANR (Agence Nationale pour la Recherche; Project “Cognition and tool-use economy” ECOTOOL; ANR-14-CE30-0015-01), and was performed within the framework of the LABEX CORTEX (ANR-11-LABX-0042) of Université de Lyon, within the program “Investissements d’Avenir” (ANR-11-IDEX-0007) operated by the French National Research Agency (ANR).

2.7. References

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2013). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. Retrieved from <http://cran.r-project.org/package=lme4>.
- Bernaud, J. L., Priou, P., & Simonnet, R. (1994). *NV7: Batterie Multifactorielle d’Aptitudes*. Paris: Editions du Centre de Psychologie Appliquée.

- Blair, C. (2006). How similar are fluid cognition and general intelligence? A developmental neuroscience perspective on fluid cognition as an aspect of human cognitive ability. *Behavioral and Brain Sciences*, *29*, 109–125.
- Boyd, R., Richerson, P. J., & Henrich, J. (2011). The cultural niche: Why social learning is essential for human adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*, 10918–10925.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2009). Social learning mechanism and cumulative cultural evolution. *Psychological Science*, *20*, 1478–1487.
- Caldwell, C. A., Renner, E., & Atkinson, M. (2017). Human teaching and cumulative cultural evolution. *Review of Philosophy and Psychology*, *in press*.
- Caldwell, C. A., Schillinger, K., Evans, C. L., & Hopper, L. M. (2012). End state copying by humans (*Homo sapiens*): Implications for a comparative perspective on cumulative culture. *Journal of Comparative Psychology*, *126*, 161–169.
- Carr, K., Kendal, R. L., & Flynn, E. G. (2016). Eureka!: What is innovation, how does it develop, and who does it? *Child development*, *87*, 1505–1519.
- Claidiere, N., Smith, K., Kirby, S., & Fagot, J. (2014). Cultural evolution of systematically structured behaviour in a non-human primate. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *281*, 20141541.
- Claidière, N., & Sperber, D. (2007). The role of attraction in cultural evolution. *Journal of Cognition and Culture*, *7*, 89–111.
- Davis, S. J., Vale, G. L., Schapiro, S. J., Lambeth, S. P., & Whiten, A. (2016). Foundations of cumulative culture in apes: improved foraging efficiency through relinquishing and combining witnessed behaviours in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Scientific reports*, *6*, 35953.
- Enquist, M., Ghirlanda, S., Jarrick, A., & Wachtmeister, C.-A. (2008). Why does human culture increase exponentially? *Theoretical Population Biology*, *74*, 46–55.
- Finke, R. A., Ward, T. B., & Smith, S. M. (1992). *Creative cognition: Theory, research, and applications*. Cambridge: MIT Press.
- Fogarty, L., Creanza, N., & Feldman, M. W. (2015). Cultural evolutionary perspectives on creativity and human innovation. *Trends in Ecology & Evolution*, *30*, 736–754.

- Grégoire, J. (2004). *L'examen Clinique de l'intelligence de l'adulte*. Sprimont: Mardaga
- Guilford, J. P. (1967). *The nature of human intelligence*. New York: McGraw-Hill.
- Hermann, E., Call, J., Hernandez-Lloreda, M., Hare, B., & Tomasello, M. (2007). Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis. *Science*, *317*, 1360–1366.
- Kendal, R. L., Boogert, N. J., Rendell, L., Laland, K. N., Webster, M., & Jones, P. L. (2018). Social learning strategies: Bridge-building between fields. *Trends in Cognitive Sciences*, *22*, 651–665.
- Legare, C. H., & Nielsen, M. (2015). Imitation and innovation: The dual engines of cultural learning. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*, 688–699.
- Lewis, H. M., & Laland, K. N. (2012). Transmission fidelity is the key to the build-up of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*, 2171-2180.
- Morgan, T. J. H., Uomini, N. T., Rendell, L. E., Chouinard-Thuly, L., Street, S. E., Lewis, H. M., Cross, C. P., Evans, C., Kearney, R., de la Torre, I., Whiten, A., & Laland, K. N. (2015). Experimental evidence for the co-evolution of hominin tool-making teaching and language. *Nature Communications*, *6*, 6029.
- Mueller, T., O'Hara, R. B., Converse, S. J., Urbanek, R. P., & Fagan, W. F. (2013). Social learning of migratory performance. *Science*, *341*, 999-1002.
- Muthukrishna, M., Morgan, T. J. H., & Henrich, J. (2016). The when and who of social learning and conformist transmission. *Evolution and Human Behavior*, *37*, 10–20.
- Osiurak, F., & Badets, A. (2016). Tool use and affordance: Manipulation-based versus reasoning-based approaches. *Psychological Review*, *123*, 534–568.
- Osiurak, F., & Badets, A. (2017). Use of tools and misuse of embodied cognition. Reply to Buxbaum (2017). *Psychological Review*, *124*, 361–368.
- Osiurak, F., De Oliveira, E., Navarro, J., Lesourd, M., Cladière, N., & Reynaud, E. (2016). Physical intelligence does matter to cumulative technological culture. *Journal of Experimental Psychology: General*, *145*, 941–948.

- Osiurak, F., & Heinke, D. (2018). Looking for *Intelligence*: A unified framework for the cognitive study of human tool use and technology. *American Psychologist*, *73*, 169–185.
- Osiurak, F., Jarry, C., & Le Gall, D. (2010). Grasping the affordances, understanding the reasoning: Toward a dialectical theory of human tool use. *Psychological Review*, *117*, 517–540.
- Prevost, M., Carrier, M. E., Chowne, G., Zelkowitz, P., Joseph, L., *et al.* (2014). The Reading the Mind in the Eyes test: Validation of a French version and exploration of cultural variations in a multi-ethnic city. *Cognitive Neuropsychiatry*, *19*, 189–204.
- R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. Retrieved from <http://www.r-project.org>.
- Raven, J. C. (1960). *Guide to the standard progressive matrices: sets A, B, C, D and E*. London: HK Lewis.
- Reindl, E., & Tennie, C. (2018). Young children fail to generate an additive effect in an open-ended construction task. *PLoS One*, *13*, e0197828.
- Reynaud, E., Lesourd, M., Navarro, J., & Osiurak, F. (2016). On the neurocognitive origins of human tool use: A critical review of neuroimaging data. *Neuroscience & BioBehavioral Reviews*, *64*, 421–437.
- Sarfati, Y., Hardy-Baylé, M. C., Besche, C., & Widlöcher, D. (1997). Attribution of intentions to others in people with schizophrenia: A non-verbal exploration with comic strips. *Schizophrenia Research*, *25*, 199–209.
- Sasaki, T., & Biro, D. (2017). Cumulative culture can emerge from collective intelligence in animal groups. *Nature Communications*, *8*, 15049.
- Stout, D., & Hecht, E. E. (2017). Evolutionary neuroscience of cumulative culture. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, *114*, 7861–7868.
- Thornton, A., & Malapert, A. (2009). The rise and fall of an arbitrary tradition: an experiment with wild meerkats. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *276*, 1269–1276.

- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: The Origins of cultural cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, *28*, 675–735.
- Tomasello, M., Kruger, A. C., & Ratner, H. H. (1993). Cultural learning. *Behavioral and Brain Sciences*, *16*, 495–552.
- Torrance, E. P. (1972). Predictive validity of the Torrance tests of creative thinking. *The Journal of Creative Behavior*, *6*, 236–262.
- Torrance, E. P. (1988). The nature of creativity as manifest in its testing. In R. J. Sternberg (Ed.), *The nature of creativity* (pp. 43–75). New York: Cambridge University Press.
- Trouche, E., Johansson, P., Hall, L., & Mercier, H. (2016). The selective laziness of reasoning. *Cognitive Science*, *40*, 2122–2136.
- Wasielewski, H. (2014). Imitation is necessary for cumulative cultural evolution in an unfamiliar, opaque task. *Human Nature*, *25*, 161–179.
- Zwirner, E., & Thornton, A. (2015). Cognitive requirements of cumulative culture: Teaching is useful but not essential. *Scientific Reports*, *5*, 16781.

3. Deuxième étude : Distinct Roles of Theory of Mind and Technical Reasoning in Cumulative Technological Culture

François Osiurak^{1,2}, Emmanuel De Oliveira¹, Jordan Navarro^{1,2} and Emanuelle Reynaud¹

¹Laboratoire d'Etude des Mécanismes Cognitifs (EA 3082), Université de Lyon, France

²Institut Universitaire de France, Paris, France

Article soumis au journal Psychological Science, retranscrit en version manuscrite.

3.1. Abstract

Cumulative technological culture is an intriguing phenomenon whose cognitive bases remain a matter of debate. For the influential shared-intentionality theory, this phenomenon originates in theory-of-mind skills, allowing faithful transmission. Evidence challenges it, stressing the role of learners' technical-reasoning skills. This discrepancy might be explained by a more specific role of theory-of-mind skills, notably in situations where the teacher communicates with the learner without visual access to what the latter is doing. We tested this hypothesis using a micro-society paradigm where participants ($n = 200$) had to build the highest possible tower in two conditions: Monitoring (communication with visual access) and Blind (communication without visual access). We also assessed participants' theory-of-mind and technical-reasoning skills. Results indicated that technical-reasoning skills predicted cumulative performance in both conditions, whereas teachers' theory-of-mind skills were involved only in the Blind condition. These findings confirm the distinct roles of theory-of-mind and technical-reasoning skills in cumulative technological culture.

3.2. Introduction

Cumulative technological culture corresponds to the accumulation of socially learned information over generations, allowing humans to develop technologies (i.e., tools and constructions) that are too complex to have been invented by a single individual (Boyd & Richerson, 1996; Dean, Kendall, Shapiro, Thierry, & Laland, 2012; Tomasello, Kruger, & Ratner, 1993). This phenomenon is driven by two engines (Legare & Nielsen, 2015): imitation (i.e., copying a trait with high fidelity) and innovation (i.e., improving that trait). Although technological culture is relatively common in nonhuman animals, there is little evidence of cumulative technological culture in species other than humans (Whiten, 2011; Whiten, Horner, Marshall-Pescini, 2003; Whiten & van Schaik, 2006), raising the intriguing issue of the cognitive bases underlying this phenomenon.

The influential shared-intentionality theory posits that cumulative technological culture – and particularly the imitative component – originates in the human ability to understand and share intentions with conspecifics (i.e., theory-of-mind skills; Hermann, Call, Hernandez-Lloreda, Hare, & Tomasello, 2007; Tomasello, Carpenter, Call, Behne, & Moll, 2005; Tomasello et al., 1993). By sharing intentions with a learner, a teacher can grasp the cognitive representations of the learner's behavior and, therefore, give appropriate feedback to help the learner copy the end-product. Therefore, cumulative technological culture, to take place, necessarily needs people to interact directly to exchange information. This prediction has been partially invalidated, in recent years, by studies using micro-society paradigms that have reported cumulative performance in reverse engineering conditions, where participants can only scrutinize predecessors' end-products (Caldwell & Millen, 2009; Caldwell, Renner, & Atkinson, 2017; Zwirner & Thornton, 2015), and, to a lesser extent, in observational conditions where communication is not allowed (Caldwell & Millen, 2008, 2009; Osiurak et al., 2016). These findings have led to consider that technological cumulative culture might be mainly supported by the ability to reason about physical object properties, hereafter called technical-reasoning skills (Osiurak et al., 2016; Zwirner & Thornton, 2015). These skills might help the learner to extract relevant information from either the end-product itself or teacher's in order to reproduce the end-product (i.e., imitation) but also to detect irrelevant information in order to improve the end-product (i.e., innovation). This interpretation is consistent with evidence from neuropsychology and neuroimaging

demonstrating that technical-reasoning skills are critical to tool use and tool making (Goldenberg & Hagmann, 1998; Goldenberg & Spatt, 2009; for reviews, see Osiurak & Badets, 2016; Osiurak & Heinke, 2018; Osiurak, Jarry, & Le Gall, 2010; Reynaud, Lesourd, Navarro, & Osiurak, 2016). Support for this view also comes from a recent study showing that technical-reasoning skills (particularly learners') are a better predictor of cumulative performance than theory-of-mind skills in both an observation condition (the learner could observe the teacher without communicating) and a communication condition (the teacher could both observe the learner and communicate with her/him; Osiurak et al., 2016).

Although these findings have emphasized the key role of technical reasoning, they do not rule out the importance of theory-of-mind skills in cumulative technological culture, particularly in at least two specific contexts. The first concerns the transparency of the end-product (i.e., amount of information directly provided by the end-product to understand how it is built). Theory-of-mind skills may be far more involved when the end-product is opaque than transparent because of the need for additional information to infer the making process (Wasielowski, 2014; see also Caldwell et al., 2017; Morgan et al., 2015; Stout & Hecht, 2017). The second is fully within the scope of the present study and concerns the amount of visual information available to the teacher. To grasp this second aspect, let us distinguish between two extreme situations, namely, "everything-is-present" situations and "nothing-is-present" situations. The former correspond to those situations where visual information about what the learner is doing is available to the teacher in real time (e.g., both the learner and the teacher are side by side during the task). The latter correspond to those situations where this visual information is absent (e.g., the teacher cannot observe what the learner is doing). Based on aforementioned findings, teacher' theory-of-mind skills might not be fundamental in everything-is-present situations, because learner's technical-reasoning skills can be sufficient to extract relevant information from the teacher's demonstration/advices (for a somewhat similar view, see Tennie, Braun, Premo, & McPherron, 2016). In addition, in such situations, the teacher can more easily understand learner's intentions by observing what the learner is doing and can also provide direct feedback (e.g., pointing) if s/he is staying by learner's side. So, the role of teacher's theory-of-mind skills may be limited in this case. Things are different for nothing-is-present situations. If a teacher intends to transmit to a learner how to build an artifact, without watching what the learner is doing, theory-of-mind skills

might be required in order to allow the teacher to understand learner's mental states if only to know what the learner knows about the building process. Those situations demand a high level of pedagogy and the quality of the transmission is far from guaranteed. Just think about how difficult it is to explain how to solve a computer problem by phone. Moreover, theory-of-mind skills might also be implied in the choice of the terms used in order to ensure that the terms expressed are comprehensible by the learner. In other words, even if learners' technical-reasoning skills might remain critical whatever the context, we hypothesize that theory-of-mind skills (particularly teachers') are specifically needed in nothing-is-present situations.

The aim of the present study is to test this hypothesis in order to provide new insights into the cognitive bases of cumulative technological culture. To do so, we used a micro-society paradigm where participants had to build the highest possible tower. They performed the task as a member of a chain of 10 participants. There were two conditions. In both of them, the teacher and the learner could communicate verbally, but the teacher could not see *directly* learner's actions. In the monitoring condition, teachers could nevertheless observe in real time what the learner was doing on a computer screen via a webcam focused on learner's actions. In the blind condition, the teacher had no visual information about what the learner was performing. We also added a control condition to verify that social transmission allowed significant improvement over generations compared to individual learning within a single participant (Mesoudi & Whiten, 2008). We also measured participants' technical-reasoning and theory-of-mind skills. We predicted that learners' technical-reasoning skills were a key predictor of cumulative performance in both conditions. We also hypothesized that teachers' theory-of-mind skills should also predict cumulative performance, notably in the blind condition, an instance of nothing-is-present situations.

3.3. Method

The study was approved by the local ethics committee, and informed consent was obtained from all participants. Two hundred and ten undergraduate students in cognitive sciences at the University of Lyon ($M_{\text{age}} = 19 \pm 1.4$; 132 females) took part in the experiment. Two hundred were assigned to the monitoring and blind conditions of the micro-society paradigm ($n = 100$ for each condition) and the remaining 10 to the control

condition. The sample size was estimated from the results of Caldwell and Millen (2009) and Osiurak et al. (2016) who used the same paradigm as in the present work.

The task of the main experiment was to build the highest possible tower with 15 metal wires (20-cm long). Participants carried out the task (5-min long) as a member of chain of 10 participants, each of whom performed the task one after the other. After completing the task, each participant could help the subsequent participant by communicating verbally with her/him. So, each participant was first a learner and then a teacher, except Participants 1 who had to perform the task alone without help from a teacher and Participants 10 who were only learners. Each pair of participants was sitting on two chairs back to back so that the teacher could not see *directly* learner's actions. In the monitoring condition, the teacher could nevertheless observe in real time what the learner was doing on a computer screen via a webcam focused on learner's actions. In the blind condition, the teacher had no visual information about what the learner was performing. In the control condition, each participant had to build 10 different towers, without any interaction with other participants. The main measure was the height of towers in cm. Each tower was positioned vertically and the measure was taken only after 10s. Therefore, the measure was sometimes taken on towers that had fallen down. The height corresponded to the distance between the table and the highest vertical point of the tower, but not to the total length of the tower.

After the main experiment, participants took part in an additional testing session in order to assess their technical-reasoning and theory-of-mind skills (for a similar procedure, see Osiurak et al., 2016). For technical-reasoning skills, they had to complete two sub-tests of the NV7 battery (Bernaud, Priou, & Simonnet, 1994; NV7a: e.g., selecting among four pictures depicting four different nails the easiest one to hammer; 24 items; time limit: 5min; NV7b: e.g., selecting among four 3D geometrical shapes the one corresponding to a given 2D pattern; 38 items; time limit: 5min). Theory-of-mind skills were measured with two tests. The first is the "Reading-the-Mind-in-the-Eyes" (RME) test (Prevost et al., 2014). It consists in choosing which of four words best describes what the person in the photograph is feeling or thinking [36 items; time limit: 3min]. The second, the comic strip (CS) task (Sarfati, Hardy-Baylé, Besche, & Wildlöcher, 1997), corresponds to short three-pictures comic strips, showing a character performing a very simple action. The task is to choose which one of three answer cards is the most logical to complete the

comic strip sequence (28 items, time limit: 2min). For each test, we recorded the number of correct responses given within the time limit. We conducted a factorial analysis with varimax rotation to confirm that each pair of tests (NV7a and NV7b versus RME and CS) was associated with the specific cognitive skills expected. We obtained a two-factor solution accounting for 73% of total variance (Factor 1: 39%; Factor 2: 34%). Factor 1 loaded on NV7a (.85) and NV7b (.84) and Factor 2 on RME (.91) and CS (.71). These results replicated those previously obtained with the same procedure by Osiurak et al. (2016; Pilot study [$n = 190$]: Factor 1: 39% of variance; NV7a: .82; NV7b: .78; Factor 2: 32% of variance; RME: .94; CS: .61; Main study [$n = 200$]: Factor 1: 36% of variance; NV7a: .80; NV7b: .82; Factor 2: 35% of variance; RME: .90; CS: .73). To sum up, these analyses confirmed that NV7a/NV7b and RME/CS were orthogonal measures of technical-reasoning and theory-of-mind skills, respectively. We used the factor scores obtained from the corresponding principal component analysis as indicators of participants' technical-reasoning and theory-of-mind skills.

As mentioned, we were interested in predicting cumulative performance based on technical-reasoning and theory-of-mind skills. Our four predictors were as follows:

- ToM_L: Learner's theory-of-mind skills;
- ToM_T: Teacher's theory-of-mind skills;
- Tech_L: Learner's technical-reasoning skills;
- Tech_T: Teacher's technical-reasoning skills.

For each condition (monitoring and blind), the influence of the four predictors on tower height was tested using a linear mixed model (LMM; Burnham, Anderson, & Huyvaert, 2011), in which they were included as fixed factors, while "generation" (i.e., position of the participant in the chain) and "Chain" as random factors. Akaike's Information Criterion value, corrected for small sample size (AIC_c) was calculated for the LMM. Models were ranked in relation to each other using ΔAIC_c values ($\Delta_i = AIC_{c(i)} - AIC_{c(\min)}$). Akaike weights were computed (ω_i) to assess the likelihood of the model relative to the other models considered. All models were averaged to calculate predictor estimates and standard errors using conditional-model averaging method (Burnham et al., 2011). The LMM analyses and the conditional-model averaging method were respectively conducted using the lme4 and MuMIn packages in R 3.1.3.

3.4. Results

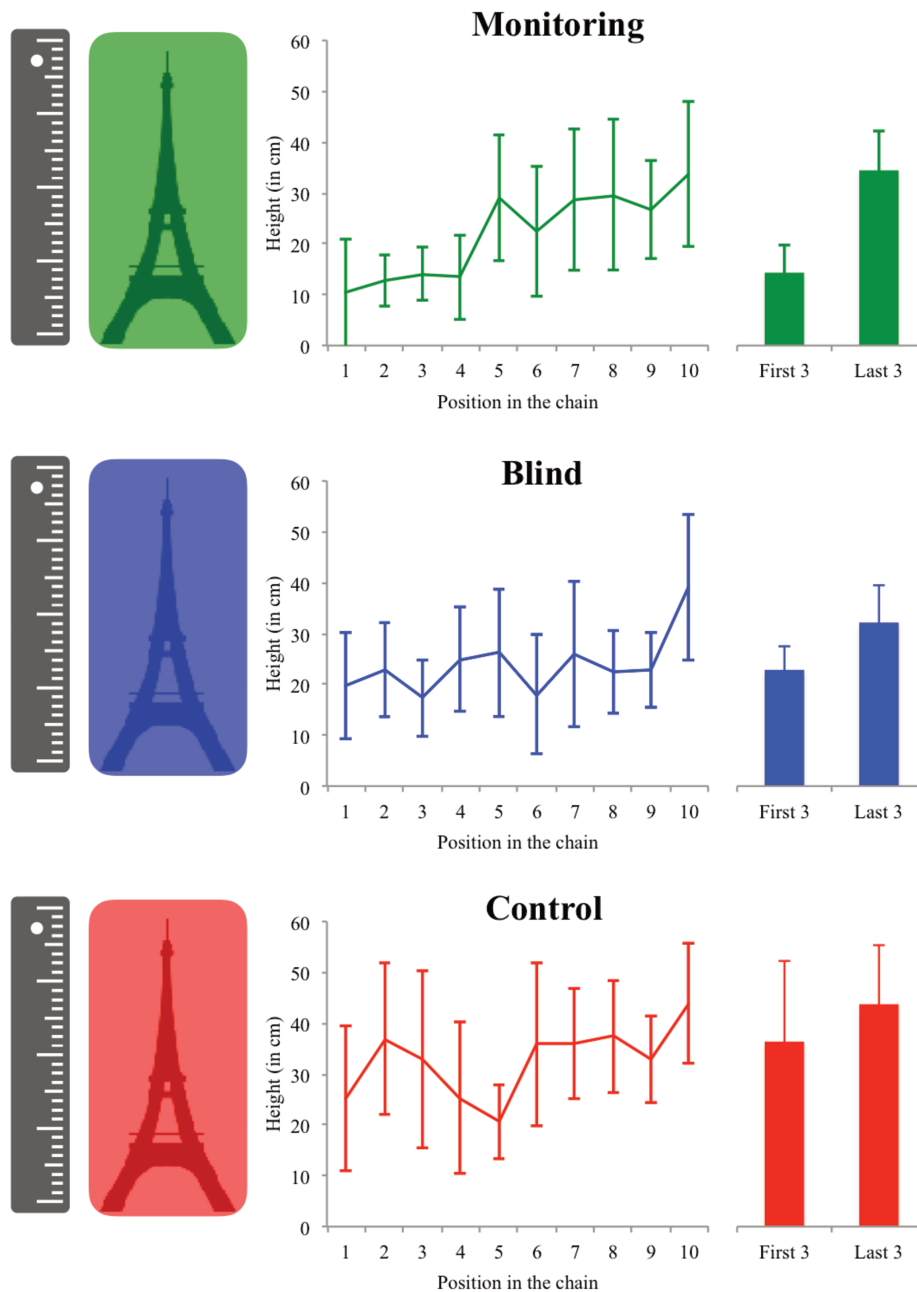


Fig. 1. Results of the two micro-society conditions (monitoring and blind) and the control condition. Error bars represent 95% confidence intervals.

Results of the two micro-society conditions (monitoring and blind) and the control condition are displayed in **Fig. 1**. In each condition, we tested for cumulative performance by using the nonparametric Page's L trend test (Caldwell & Millen, 2009). There was a significant improvement over generations for the two micro-society conditions

(monitoring: $p < .001$; blind: $p < .05$) as well as for the control condition ($p < .05$). To examine whether cumulative performance was higher in the micro-society conditions than in the control condition, we computed for each condition a Δ -score defined as the mean performance of the last 3 participants (attempts in the control condition) minus the mean performance of the first 3 participants (attempts in the control condition; **Fig. 1**). This Δ -score was submitted to a Kruskal-Wallis test with condition (monitoring versus blind versus control) as between-subjects factor. A statistical trend toward significance was observed ($\chi^2 = 3.93$, $df = 2$, $p = .14$). Post-hoc Mann-Whitney comparisons indicated that the Δ -score was higher ($p = .03$) in the monitoring condition ($M = 17.73\text{cm}$, $95\% \text{ CI} = 10.41\text{cm}-25.05\text{cm}$) than in the control condition ($M = 6.40\text{cm}$, $95\% \text{ CI} = -5.41\text{cm}-18.21\text{cm}$). The blind condition ($M = 8.20\text{cm}$, $95\% \text{ CI} = 1.48\text{cm}-14.92\text{cm}$) did not differ significantly from the two other conditions (both $p > .30$).

Table 1. Best models of cumulative performance (tower height) in the two micro-society conditions (LMM analysis).

Monitoring condition					Blind condition				
Models	k	AICc	Δ_i	ω_i	Models	k	AICc	Δ_i	ω_i
<i>Tech_L</i>	6	784.81	0.00	0.33	<i>Tech_L+ToM_T</i>	7	775.98	0.00	0.34
<i>Tech_L+ToM_T</i>	7	785.92	1.10	0.19	<i>Tech_L+Tech_T+ToM_T</i>	8	776.58	0.59	0.25
Tech _L +ToM _L	7	786.84	2.02	0.12	Tech _L +ToM _L +ToM _T	8	778.38	2.40	0.10
Tech _L +Tech _T	7	787.00	2.18	0.11	ToM _T	6	778.65	2.67	0.09
Tech _L +ToM _L +ToM _T	8	788.04	3.23	0.07	Tech _L +ToM _L +Tech _T +ToM _T	9	779.04	3.05	0.07
Tech _L +Tech _T +ToM _T	8	788.23	3.42	0.06	Tech _T +ToM _T	7	779.54	3.56	0.06
Tech _L +ToM _L +Tech _T	8	789.11	4.30	0.04	ToM _L +ToM _T	7	781.00	5.02	0.03
Tech _L +ToM _L +Tech _T +ToM _T	9	790.40	5.59	0.02	<i>Tech_L</i>	6	781.69	5.70	0.02
ToM _L	6	790.90	6.08	0.02	ToM _L +Tech _T +ToM _T	8	781.95	5.97	0.02
ToM _T	6	791.74	6.92	0.01	Tech _L +Tech _T	7	782.87	6.88	0.01
Tech _T	6	791.87	7.06	0.01	Tech _L +ToM _L	7	784.00	8.01	0.01
ToM _L +ToM _T	7	793.13	8.32	0.01	Tech _T	6	784.32	8.33	0.01
ToM _L +Tech _T	7	793.19	8.38	0.01	ToM _L	6	785.21	9.22	0.00
Tech _T +ToM _T	7	794.05	9.24	0.00	Tech _L +ToM _L +Tech _T	8	785.22	9.23	0.00
ToM _L +Tech _T +ToM _T	8	795.48	10.67	0.00	ToM _L +Tech _T	7	786.54	10.56	0.00

Tech, technical-reasoning skills; ToM, theory-of-mind skills; _L, learner; _T, teacher; k , number of parameters in the model; AICc, Akaike's Information Criterion corrected, $\Delta_i = \text{AIC}_{c(i)} - \text{AIC}_{c(\min)}$; ω_i , Akaike weights explaining total variance. Models with $\Delta_i < 2$ are in italics.

Table 2. Predictors from the conditional-averaged model of cumulative performance (tower height).

Monitoring condition			Blind condition		
Predictors	Estimate±SE	Importance weight	Predictors	Estimate±SE	Importance weight
Tech _L	5.89±2.12*	0.95	ToM _T	4.99±1.70*	0.95
ToM _T	-2.36±2.07	0.36	Tech _L	3.82±1.67*	0.80
ToM _L	-1.35±2.15	0.28	Tech _T	-2.07±1.55	0.42
Tech _T	0.83±2.16	0.25	ToM _L	-0.10±1.70	0.23

Tech, technical-reasoning skills; ToM, theory-of-mind skills; _L, learner; _T, teacher; Estimate, Weighted parameter estimate; SE, Standard error; *, Variables that are significant at the 95% confidence level (the interval does not contain the 0 value).

The influence of the four predictors (ToM_L, ToM_T, Tech_L, and Tech_T) on cumulative performance was tested using a linear mixed model (LMM). For either condition, there were two top candidate models with $\Delta_i < 2$ (**Table 1**). We conducted conditional-model averages based on AIC_c (see **Table 2**). The only statistically significant predictors of cumulative performance are Tech_L in the monitoring condition (Importance weight: 0.95; Estimate±Standard Error: 5.89±2.12) and both ToM_T and Tech_L in the blind condition (Importance weight: 0.95 and 0.80, respectively; Estimate±Standard Error: 4.99±1.70 and 3.82±1.67, respectively). All these variables were significant at the 95% confidence level (the intervals did not contain the 0 value).

3.5. Discussion

The first key finding of our study is that learners' technical-reasoning skills are a good predictor of cumulative performance in both monitoring and blind conditions, corroborating previous results obtained in other contexts of social transmission (i.e., observation and communication) with a different task (i.e., airplane building; Osieurak et al., 2016). In other words, the role of technical-reasoning skills in cumulative technological culture is both context-free and task-free. These findings suggest that even early signs of cumulative technological culture could have been mainly based on the ability to extract relevant and reject irrelevant technical information from

teachers'/predecessors' demonstration/advice (Osiurak, 2017; Zwirner & Thornton, 2015; see also Enquist & Ghirlanda, 2007; Vaesen, 2012). In broad terms, the technical-reasoning hypothesis appears to be an appropriate alternative to the shared-intentionality hypothesis, providing a parsimonious way to explain not only how people copy predecessors' technologies but also improve them (i.e., the dual engines of cumulative technological culture; Legare & Nielsen, 2015). Nevertheless, the involvement of technical-reasoning skills might remain domain-specific, being involved only in the technological domain and not in other domains (e.g., mathematics), where other specific cognitive skills could come into play (e.g., logical reasoning). Further research is needed to explore this issue.

The second key finding is the involvement of teachers' theory-of-mind skills in the blind condition only, confirming our main hypothesis. As mentioned, this condition can be considered as an instance of nothing-is-present situation, where a heavy demand is placed upon the teacher to acquire and transmit information via verbal communication in order to form an accurate representation of what the learner is doing and intends to do. Although theory-of-mind skills might not be critical *per se* to cumulative technological culture, its potential influence in nothing-is-present situations has not to be underestimated if we consider the frequency of such situations in everyday life. Just think about how knowledge is conveyed in schools, where teachers transmit information, without learners directly observe the phenomena described. This also implies that theory-of-mind skills could have boosted cumulative technological culture, freeing humans from being in concrete situations (i.e., presence of materials and demonstration) to acquire and transmit new information about, for instance, how to build a bridge or make a knife. Besides, contrary to technical-reasoning skills, theory-of-mind skills might not be domain-specific (i.e., specific to technology or mathematics, for instance) but rather context-specific, with a greater involvement in non-concrete situations (Morgan et al., 2015). Further research is needed to explore this possibility, which may help us to specify the role of theory of mind in human evolution.

The third and last key finding concerns the presence of greater cumulative performance in the monitoring condition and not in the blind condition, when compared to the control condition. This unexpected finding may be interpreted in terms of ratio collaboration/competition that may occur in social learning (for discussion on social

learning strategies, see Kendal et al., 2018; Laland, 2004). The added value of social learning is to provide learners with ideas they would not have thought of on their own (Tomasello et al., 1993). Ideally, this learning is collaborative when the learner can integrate progressively new information from the teacher while performing the task, as in the monitoring condition or, more generally, in situations where both the learner and the teacher are side by side. This transmission may, however, be competitive if the learner has to spend considerable time to understand what the teacher is attempting to explain, the learner's focus being more on the adjustment of a shared representation of the task instead of on the task itself. This may be the case in the blind condition or, more generally, in nothing-is-present situations. Whatever it be, this finding tells us that social learning does not always outperform individual learning and that learners may need time and individual practice to integrate new social information as suggested by the helical curriculum mechanism depicted by Whiten (2015; for discussion of this aspect, see also Miton & Charbonneau, 2018).

3.6. Author contributions

All authors developed the study concept. F. Osiurak, E. De Oliveira, and E. Reynaud contributed to the study design. Testing and data collection were performed by E. De Oliveria. F. Osiurak, E. Reynaud, and E. De Oliveira performed the data analysis and interpretation. F. Osiurak drafted the manuscript, and all authors provided critical revisions. All authors approved the final version of the manuscript for submission.

3.7. Funding

This work was supported by grants from ANR (Agence Nationale pour la Recherche; Project "Cognition and tool-use economy" ECOTOOL; ANR-14-CE30-0015-01), and was performed within the framework of the LABEX CORTEX (ANR-11-LABX-0042) of Université de Lyon, within the program "Investissements d'Avenir" (ANR-11-IDEX-0007) operated by the French National Research Agency (ANR).

3.8. References

Bernaud, J. L., Priou, P., & Simonnet, R. (1994). *NV7: Batterie Multifactorielle d'Aptitudes*. Paris: Editions du Centre de Psychologie Appliquée.

- Boyd, R., & Richerson, P. (1996). Why culture is common, but cultural evolution is rare? *Proceedings of the British Academy*, *88*, 77–93.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *65*, 23–35.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2008). Experimental models for testing hypotheses about cumulative cultural evolution. *Evolution and Human Behavior*, *29*, 165–171.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2009). Social learning mechanism and cumulative cultural evolution. *Psychological Science*, *20*, 1478–1487.
- Caldwell, C. A., Renner, E., & Atkinson, M. (2017). Human teaching and cumulative cultural evolution. *Review of Philosophy and Psychology*, *in press*.
- Dean, L. G., Kendal, R. L., Schapiro, S. J., Thierry, B., & Laland, K. N. (2012). Identification of the social and cognitive processes underlying human cumulative culture. *Science*, *335*, 1114–1118.
- Enquist, M., & Ghirlanda, S. (2007). Evolution of social learning does not explain the origin of human cumulative culture. *Journal of Theoretical Biology*, *246*, 129–135.
- Goldenberg, G., & Hagmann, S. (1998). Tool use and mechanical problem solving in apraxia. *Neuropsychologia*, *36*, 581–589.
- Goldenberg, G., & Spatt, J. (2009). The neural basis of tool use. *Brain*, *132*, 1645–1655.
- Hermann, E., Call, J., Hernandez-Lloreda, M., Hare, B., & Tomasello, M. (2007). Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis. *Science*, *317*, 1360–1366.
- Kendal, R. L., Boogert, N. J., Rendell, L., Lalan, K. N., Webster, M., & Jones, P. L. (2018). Social learning strategies: Bridge-building between fields. *Trends in Cognitive Sciences*, *22*, 651–665.
- Laland, K. (2004). Social learning strategies. *Learning and Behavior*, *32*, 4–14.
- Legare, C. H., & Nielsen, M. (2015). Imitation and innovation: The dual engines of cultural learning. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*, 688–699.

- Mesoudi, A., & Whiten, A. (2008). The multiple roles of cultural transmission experiments in understanding human cultural evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 363, 3489–3501.
- Miton, H., & Charbonneau, M. (2018). Cumulative culture in the laboratory. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 285, 20180677.
- Morgan, T. J. H., Uomini, N. T., Rendell, L. E., Chouinard-Thuly, L., Street, S. E., Lewis, H. M., Cross, C. P., Evans, C., Kearney, R., de la Torre, I., Whiten, A., & Laland, K. N. (2015). Experimental evidence for the co-evolution of hominin tool-making teaching and language. *Nature Communications*, 6, 6029.
- Osiurak, F. (2017). Cognitive paleoanthropology and technology: Toward a parsimonious theory (PATH). *Review of General Psychology*, 21, 292–307.
- Osiurak, F., & Badets, A. (2016). Tool use and affordance: Manipulation-based versus reasoning-based approaches. *Psychological Review*, 123, 534–568.
- Osiurak, F., De Oliveira, E., Navarro, J., Lesourd, M., Cladière, N., & Reynaud, E. (2016). Physical intelligence does matter to cumulative technological culture. *Journal of Experimental Psychology: General*, 145, 941–948.
- Osiurak, F., & Heinke, D. (2018). Looking for *Intelligence*: A unified framework for the cognitive study of human tool use and technology. *American Psychologist*, 73, 169–185.
- Osiurak, F., Jarry, C., & Le Gall, D. (2010). Grasping the affordances, understanding the reasoning: Toward a dialectical theory of human tool use. *Psychological Review*, 117, 517–540.
- Prevost, M., Carrier, M. E., Chowne, G., Zelkowitz, P., Joseph, L., et al. (2014). The Reading the Mind in the Eyes test: Validation of a French version and exploration of cultural variations in a multi-ethnic city. *Cognitive Neuropsychiatry*, 19, 189–204.
- Reynaud, E., Lesourd, M., Navarro, J., & Osiurak, F. (2016). On the neurocognitive origins of human tool use: A critical review of neuroimaging data. *Neuroscience & BioBehavioral Reviews*, 64, 421–437.

- Sarfati, Y., Hardy-Baylé, M. C., Besche, C., & Widlöcher, D. (1997). Attribution of intentions to others in people with schizophrenia: A non-verbal exploration with comic strips. *Schizophrenia Research*, *25*, 199–209.
- Stout, D., & Hecht, E. E. (2017). Evolutionary neuroscience of cumulative culture. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, *114*, 7861–7868.
- Tennie, C., Braun, D. R., Premo, L. S., & McPherron, S. P. (2016). The island test for cumulative culture in Paleolithic cultures. In M. N. Haidle, N. J. Conard, & M. Bolus (Eds.), *The nature of culture: Based on an interdisciplinary symposium “the nature of culture”* (pp. 121–133). Dordrecht: Springer.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., & Moll, H. (2005). Understanding and sharing intentions: The Origins of cultural cognition. *Behavioral and Brain Sciences*, *28*, 675–735.
- Tomasello, M., Kruger, A. C., & Ratner, H. H. (1993). Cultural learning. *Behavioral and Brain Sciences*, *16*, 495–552.
- Vaesen, K. (2012). The cognitive bases of human tool use. *Behavioral and Brain Sciences*, *35*, 203–218.
- Wasielewski, H. (2014). Imitation is necessary for cumulative cultural evolution in an unfamiliar, opaque task. *Human Nature*, *25*, 161–179.
- Whiten, A. (2011). The scope of culture in chimpanzees, humans and ancestral apes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, *366*, 997–1007.
- Whiten, A. (2015). Experimental studies illuminate the cultural transmission of percussive technologies in *Homo* and *Pan*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, *370*, 20140359.
- Whiten, A., Horner, V., & Marshall-Pescini, S. R. J. (2003). Cultural panthropology. *Evolutionary Anthropology*, *12*, 92–105.
- Whiten, A., & van Schaik, C. P. (2006). The evolution of animal “cultures” and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, *362*, 603–620.

Zwirner, E., & Thornton, A. (2015). Cognitive requirements of cumulative culture: Teaching is useful but not essential. *Scientific Reports*, 5, 16781.

4. Troisième étude : Risks and opacity reveal a continuous link between copying and innovation in a tool-making observational task

Emmanuel De Oliveira¹, Emanuelle Reynaud¹ and François Osiurak^{1,2}

¹Laboratoire d'Etude des Mécanismes Cognitifs (EA 3082), Université de Lyon, France

²Institut Universitaire de France, Paris, France

Article soumis au British Journal of Psychology, retranscrit en version manuscrite.

4.1. Abstract

Several cognitive processes are involved in the elaboration, modification and diffusion of this knowledge, mostly related to copying and innovating mechanisms. We conducted three studies of 100 participants each, investigating the impact of task risks and opacity on individuals' tendency to copy or innovate. The question is to determine which conditions modulate individuals' behavior after observing the execution of an unfamiliar task. Using Zwirner and Thornton' (2015) basket building task, we investigated the tendency to reproduce a demonstration or to use novel traits under the effects of task risks and opacity. Our studies revealed a combined influence of risks and opacity, leading participants to copy more often, while they used more innovative strategies in a transparent and less risky task, even though it was still unfamiliar. No innovation behavior was clearly observed, yet data suggest that there is a continuous link between social learning and innovation: facing a low-risk situation or a transparent demonstration, individuals are prone to act differently from the model in order to reach their goal.

4.2. Introduction

Culture is information shared through social transmission (communication, teaching, cooperation; Mesoudi, 2011), which is then implemented in the form of cultural variants such as behaviors, artifacts or mental representations. In the case of human species, they gain in complexity and/or efficiency through generations in a ratchet-like effect, which refers to cumulative culture (Tennie, Call & Tomasello, 2009). Many species possess culture (see Whiten & van Schaik, 2007 for a review), however none of them exhibit clear indices of cumulative culture to this day, besides human beings. Since innovation and social learning are considered the main engines of cumulative culture (Legare & Nielsen, 2015), but also that these socio-cognitive mechanisms have been witnessed in non-human species, it is in our interest to understand how they affect cultural variation in order to explain the emergence of cumulative culture. The implementation of cultural variants in the case of tool use and manufacture seems relevant to us since it accounts for the adaptation of various species to their environment (chimpanzees: Humle & Matsuzawa, 2002; new-Caledonian crows: Hunt & Gray, 2003). It also involves both social learning and innovation strategies — which will be defined in the following paragraphs —, thus illustrating the creation, modification and transmission of a cultural trait.

The easiest way to learn something is to observe or interact with someone else, or with the product they made: that is social learning (Heyes, 1994), a process in which individuals acquire and modify behaviors and mental representations *via* social transmission processes. When interacting with peers, people solicit socio-cognitive processes aiming to evaluate others' intentions and competences in order to learn something from them (Heyes, 1994; Rawlings, Flynn & Kendal, 2016). Various social learning mechanisms have been identified (Whiten, 2000), including in non-human species (e.g. primates, Whiten, 2000; birds, Slagsvold & Wiebe, 2011; invertebrates, Worden & Papaj, 2005), which underlines the adaptive value of that process in the constant search of efficient solutions in spatial- and temporal-varying environments. The reliability of social learning depends on a frequent updating of these variations, while soliciting as less time and resources as possible. Some social learning mechanisms are more faithful than others, such as imitation (Thorndike, 1898), in which the learner copies the precise details and sequences of behavioral actions employed by a demonstrator.

Horner and Whiten (2005; see also Tomasello, 1994) also qualify imitation as a way for the learner to acquire or modify their behavior by copying the actions as well as intentions of a model, thus explaining why imitation allows faithful social transmission.

However, the adaptive value of social learning is limited to solutions that only provide an efficient outcome in a known situation. Should that situation change (i.e. in the case of seasonal changes, migrations, shortened resources...), those solutions wouldn't be adaptive anymore and would require an upgrade or replacement. Social learning alone cannot provide such improvement, except maybe in the case of fortunate accidental variations (copying errors; Caldwell, Cornish, & Kandler, 2016; Lycett, Schillinger, Kempe, & Mesoudi, 2015; Rendell et al., 2010; Schillinger, Mesoudi, & Lycett, 2015). Innovation is the second key to that adaptation: it consists for individuals to use exploration, reasoning and trial-and-error strategy either to learn skills individually, or to improve socially learned skills. Despite being costlier than social learning, asocial learning eventually provides direct and reliable information about environmental changes, supporting the development of adaptive solutions without help from conspecifics (Bateson, Bateson & Martin, 2013; Rawlings, Flynn, & Kendall, 2016). Innovation involves the creation or the improvement of a technique, and, by doing so, is entangled in the process of emulation — another form of social learning also known as end-state copying. Emulation consists in the reproduction of an outcome of a behavior showed by a demonstrator, not necessarily by using the same actions (Nagell, Olguin, & Tomasello, 1993; Whiten, McGuigan, Marshall-Pescini, & Hopper, 2009), as it builds a solution by taking inspiration from social information. Both innovation and social learning are adaptive strategies in case of environmental changes (Aoki & Feldman, 2014; Boyd & Richerson, 1985), yet innovation becomes more advantageous as the adaptive value of a cultural variant changes rapidly. In the field of tool use and manufacture, it has been suggested that emulation is supported by technical reasoning, i.e. the ability to understand and exploit the mechanical properties of a trait, often required to solve a novel task (a.k.a. physical intelligence; Orban & Caruana, 2014; Osiurak, 2014; Osiurak & Badets, 2016; Osiurak, Jarry, & Le Gall, 2010; Osiurak et al., 2016; Reynaud, Lesourd, Navarro, & Osiurak, 2016).

Social learning and innovation are complementary, yet they also maintain an antagonizing relation: as rates of copying increase in a group, innovation rates progressively decrease (Boyd & Richerson, 1995; Rendell et al., 2010; Rogers, 1988),

sometimes leading to maladaptive strategies such as information parasitism (Giraldeau et al., 2002). Moreover, social learning and innovation by themselves are not enough to allow cumulative culture to emerge: individuals ought to combine them in a specific mixture in order to know when to innovate, when to learn socially, what to learn and whom with (Ehn & Leland, 2012; see also Wisdom & Goldstone, 2010). Individuals can alternate between these two strategies through selective copying, starting by using social learning to reproduce a demonstration in a specific task, then using innovation to improve the outcome of their behavior. An equilibrium between rates of social learning and innovation is also maintained through the use of flexible selection (Carr, Kendal & Flynn, 2016; Kameda et Nakanishi, 2002, 2003), where individuals switch between the two strategies according to the risks associated to each of them. The risk of social learning is that it reduces rates of novel products as it is used too frequently, while the risk of innovation is that its outcomes can be uncertain, hard to predict, thus leading to spending time and energy for a possibly ineffective solution. Reliance on social learning is especially strong when confronted to an uncertain or difficult task (Caldwell & Eve, 2014). Hence the members of a group need to choose flexibly between innovation and social learning strategies according to the handled situation.

What then does guide individuals' behavior? This question matters in the understanding of mechanisms driving individual strategies, and, with the progressive modification of these traits over several generations, how it can affect cultural variation. One factor might be task opacity, i.e. a situation in which the initial state and the end-product is not enough for an individual to understand the mechanisms linking them (Caldwell & Eve, 2014; Caldwell & Millen, 2010). There are two types of task opacity, either regarding the processes involved (i.e. extracting information from the result of a task is insufficient to infer on the mechanisms leading to it; Gergely & Csibra, 2005) or its end-product (i.e. information about the result is insufficient to determine if matching it will provide benefits; Derex, Godelle, & Raymond, 2013; Wasielewski, 2014). Previous studies have shown that people tended to resort to copying when facing an opaque task. We expect task opacity to be the main factor modulating selective copying. Wasielewski's study (2014) showed that copying played an important role for cumulative culture in an opaque task. In her experiment, participants were assigned to a transmission chain and asked to build a weight-bearing device from reed and modeling clay. The purpose of this

study was to investigate the conditions in which cumulative culture would emerge. Four conditions were used, in which participants could transmit information in a different way in a Non-Social condition (no communication allowed), an End-Product condition (visual access to others' completed device), an Action condition (witnessing others' building technique) and a final condition combining the two previous conditions. Results showed a ratchet effect only in the Action condition and the Action/End-Product condition, demonstrating that the progressive improvement of a performance heavily relied on faithful transmission in the case of an opaque task.

We also expect risks to guide individuals' strategy, when the ability to predict an outcome from a given state will influence flexible selection (Caldwell & Eve, 2014). In their experiment, Caldwell and Eve asked participants to build a tower out of spaghetti and modelling clay, some of them being told that their tower would have to pass a few resistance tests — which was actually a pretext (Unpredictable Outcome) —, while others were not told anything (Predictable Outcome). Participants tested in the Unpredictable Outcome condition tended to reproduce the tower displayed as a demonstration more frequently than those who were tested in the Predictable Outcome condition. Caldwell and Eve' (2014) study showed that facing a hardly predictable outcome, people tended to copy an old strategy, even if it was less efficient, rather than looking for an alternative. According to the authors, this risk-avoiding strategy would lead, at a larger scale, to the slowdown of cultural changes. The same observations have been made by Flynn, Turner and Giraldeau (2016). In their study, 3-years old and 5-years old children and adults preferred resorting to social learning rather than asocial learning when facing a new problem, thus impeding innovation. By avoiding innovation, the risk of failure is prevented in case that an inappropriate strategy is adopted, so individuals can achieve a basic level of efficiency — yet not an optimal one.

Empirical evidence showed that outcome uncertainty and task opacity modulate individuals' behaviors toward social or asocial learning. According to Schillinger, Mesoudi and Lycett (2015), copying has proven useful in the slowdown of transmitted errors compared to a situation where techniques are not directly reproduced. Since the faithful reproduction of a trait depends largely on the active containment of its variations, it is expected that high fidelity transmission mechanisms such as imitation are more probable in a difficult task, in which an individual is given the opportunity to observe a

demonstration before solving an unfamiliar puzzle. We sought to test this hypothesis by replicating Zwirner and Thornton' (2015) experiment, which consisted in building a basket from everyday materials (see **Figure 1**). The advantage of that paradigm is that it is uncommon, participants unlikely have prior experience in doing that task, hence they are expected to rely more heavily on social learning. Moreover, as said earlier, the pro of using a tool-building task is to observe the tendency of participant either to create something new, or to learn and improve a model. The basket-building task allows a great number of possible outcomes, each with a different level of efficiency and complexity (i.e. number of items used, number of actions completed). The demonstration is one option among multiple ones, hence participants are free to build whatever outcome they wish, provided it achieves the basic level of efficiency determined by their instructions.

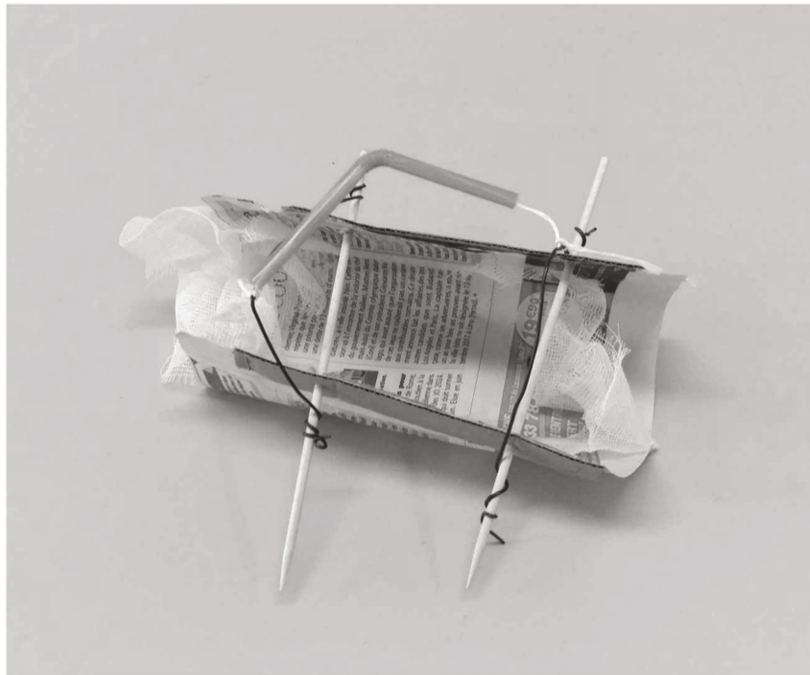


Figure 1. Demonstration basket. Participants were authorized to look at it under every angle in order to take inspiration from it, but they were asked not to unravel it.

The purpose of the present study is to understand whether different levels of risk and opacity generate diverging building techniques within an experimental context in which rates of variation are quantitatively recorded. Laland (2004) proposed a model in which the adoption of a social learning behavior is explained by the need of individuals to be productive. According to him, innovation is the last resort to reach that productivity, preceded by social learning, asocial learning and unlearned strategies (such as

scrounging). Social learning is also an adaptive solution to a problem-solving task in an unknown situation or an unclear environment (“copy-when-uncertain strategy”; Boyd & Richerson, 1988; Laland, 2004). We expect to find more frequent occurrences of copying in a risky situation, with a hardly understandable demonstration, in opposition to innovation rates which we assume will be higher while solving a transparent task with low risks (see **Table 1** for hypotheses).

Table 1. Main hypotheses

	High Opacity	Low Opacity
High Risks	Copying strategy expected	
Low Risks		Innovative strategy expected

No precise hypothesis has been made for the R-O+ condition and the R+O- condition, since the weight of Risks and Opacity factors were unknown before the experiments.

4.3. Study 1

4.3.1. Method

Participants

One hundred participants were recruited on the campus. Participants' age ranged from 17 to 26 (mean±SD = 22±0.67), 75/100 were female.

Ethical statements

The study was approved by the Ethics Committee the Department of Psychology, and informed consent was obtained from all participants.

Materials

Each participant was placed in front of a table on which were disposed the following materials: a 1366 x 768 pixels computer screen, a bucket of semolina provided with a 100ml cup, and a set of daily items (see lists in **Table 2**). These items were grouped in four categories, each of them containing five different items that we considered as sharing similar functional properties: sheets (flat, bendable surfaces usable to carry weight), fasteners (usable to hold objects together), rigid supports (hard bearers that can

be used to give a shape to the basket or to hold it with a hand) and bendable supports (flexible bearers having the same purpose as the previous category). The demonstration basket was designed for carrying two cups (200ml) of semolina only. Participants could then see the cup with the basket in order to make an estimation of its volume. This model required the use of eleven items, needing the execution of ten building steps in a small amount of time, allowing to carry only two cups of semolina. Participants actions were recorded on a computer *via* a webcam. A picture of each basket was taken after the experiment.

Table 2. Materials given to the participants for the building phase.

Sheets	Fasteners
Sheet of newspaper (20 x 20 cm)	Fully charged stapler
Paper tablecloth (20 x 20 cm)	3 tacks
Gauze (20 x 20 cm)	Tape
Wrapping paper (20 x 20 cm)	Blu-tack
Tissue (20 x 20 cm)	Glue stick
Rigid supports	Bendable supports
3 wooden toothpicks (20 cm)	4 strings (20 cm)
1 metal skewer (30 cm)	3 snapped rubber bands (15 cm)
2 pieces of cardboard (2 x 20 cm)	3 metal wires (15 cm)
4 unfolded paperclips	2 straws (20 cm)
1 empty ballpoint pen tube	2 laces (15 cm)

No category: pair of scissors.

Procedure

Participants had to complete the task individually. The experiment was designed in three parts: a Demonstration phase, a Building phase and a Testing phase. During the Demonstration phase, participants were given general instructions about the task they would have to accomplish. They were all given the following written guidance: *“You must build a basket from any of the materials that are given to you. Your basket will be tested to carry semolina. You are allowed to take inspiration from the model that we gave you and from the video demonstration you are about to watch. You are free to either replicate the model basket, to build one of your own design, or to build one that combines features from*

your design and the model. Your strategy doesn't matter; all you must focus on is your performance". More specific instructions were then given, varying according to treatments (see next section). Then participants had to watch a demonstration video, in which the experimenter was filmed building the model basket in 5 min. Even though its design was complex, the variety and quantity of daily items was such that many other possible designs could be more efficient. The demonstration basket was deliberately made under-optimal in order to see if participants would copy it, even though their best choice would be to use a different strategy (less time consuming and more effective). However, participants were not informed that the model basket was deliberately made poorly efficient.

After verifying that participants understood the instructions, they began the Building phase which lasted for 5 min. Using any of the provided items they judged appropriate to achieve their goal, they had to build a basket to carry semolina. Participants were stopped at the end of the delay even if the basket was unfinished. Finally, the Testing phase involved the experimenter whom had to fill as many cups of semolina in the basket that it could carry while holding it above the ground. The experimenter did so until the basket would either break or overflow. Each basket was given a score equal to the maximum number of cups it could carry.

Experimental treatments

Apart from the main goal of the task ("*build a basket from daily materials in order to carry semolina*"), participants were given different instructions according to the group they belonged to. The experiment included four treatment groups (n = 20 each) generated from a Risk factor and an Opacity factor. The Risk factor had two modalities:

- Low risk (R-): participants had to represent themselves on holiday on a tropical island. While exploring the beach, they find a cabin filled with everyday materials. They then decide to use these items to build a basket to kill time.
- High risk (R+): participants were asked to represent themselves stranded on a desert island after a plane crash. They were then told that they had to carry their basket from the beach to an unknown shelter inside the island. For this, they would have to build a basket to carry as much semolina as possible from raw materials recovered from the crash.

The Opacity factor also had two modalities:

- Low opacity (O-): the video demonstration showed the steps leading to the final model presented to the participant with a testing phase, showing that the basket could carry two cups of semolina without breaking.
- High opacity (O+): the video demonstration had no testing phase, hence participants ignored if the model worked and how much semolina it could carry.

A fifth condition (n = 20) was also included as a control: no instructions were given to the participants, apart from the fact that they had to build a basket to carry as much semolina as possible. No demonstration was given to these participants.

Hypotheses

Participants tested in a R+ condition are expected to reuse more items, actions and chains of actions from the demonstration than those tested in a R- condition, as well as those tested in a O+ condition compared to a O- condition.

Data coding

Three behavioral scores were used: Items (number of objects used by the participant that were the same as those used in the demonstration), Actions (combinations of items used by the participant that were the same as those used for the demonstration) and Chains of actions (number of Actions completed by the participant that followed the same order and with the same timing as those used for the demonstration). Using these scores enabled us to compare the average method used in every group, thus to discriminate the condition in which the subject tended to reproduce more frequently the demonstration method. As an indicator of the subjects' tendency to innovate, we computed the frequency of new items, actions and chains of action of every subjects in all groups. Finally, we used the average basket volume of a group as an estimation of their effectiveness. Statistical analyses were run with RStudio software (version 1.0.136).

The purpose of this study was to measure the participant's tendency to reproduce the method used in the demonstration according to risks and opacity. For instance, using both the same items, actions and chains of actions as in the demonstration could be considered as faithful copying strategy (the participant follows the same objective with the same method as witnessed in the demonstration); innovation is evaluated by the

propensity to use new items and actions; finally, basket effectiveness was measured with the maximum number of semolina cups it can carry.

4.3.2. Results

Copying

Results are displayed in **Figure 2**. We found a main effect of the experimental conditions on the participants' tendency to use the same items as those used in the demonstration (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 24.54$, $df = 4$, $p < 0.001$), as well as the same actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 27.18$, $df = 4$, $p < 0.001$) and same chains of actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 21.72$, $df = 4$, $p < 0.001$). Post-hoc Mann-Whitney tests revealed that there were significantly more traits identical to the demonstration used in all experimental conditions than in the control condition. However, there was no difference between experimental groups.

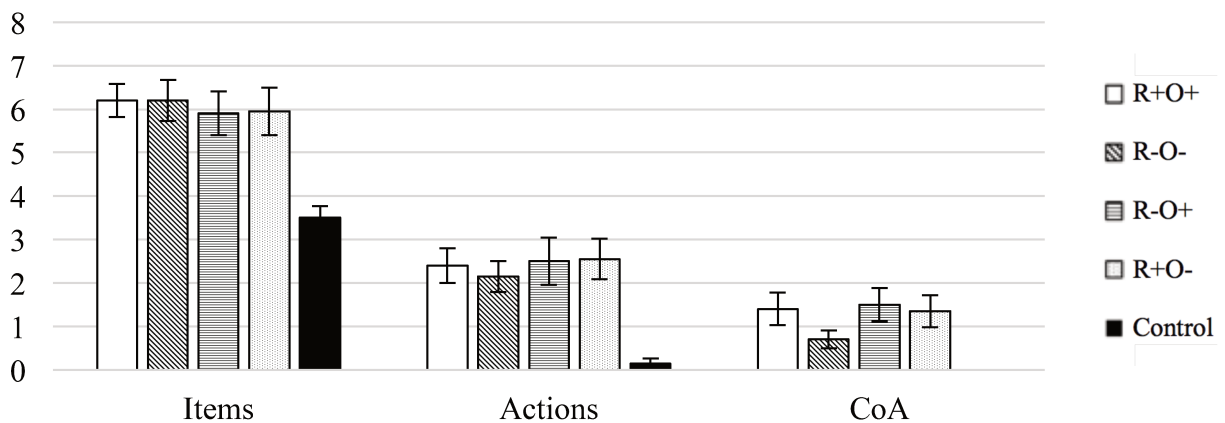


Figure 2. Average number of Items, Actions and Chains of Actions (CoA) used in each treatment that are identical to those displayed in the demonstration. The treatments are High risk /High Opacity (R+O+), Low risk/Low Opacity (R-O-), Low risk/ Opaque Demonstration (R-O+), High risk/Low Opacity (R+O-) and a control condition. Error bars represent standard error. Control group's average score was always significantly different from other scores.

Innovation

Results are displayed in **Figures 3 and 4**. There was no main effect of the experimental conditions on the participants' proportion of new items used in each condition (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0.50$, $df = 3$, $p = 0.92$), nor was there for the proportion of new actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 1.97$, $df = 3$, $p = 0.58$).

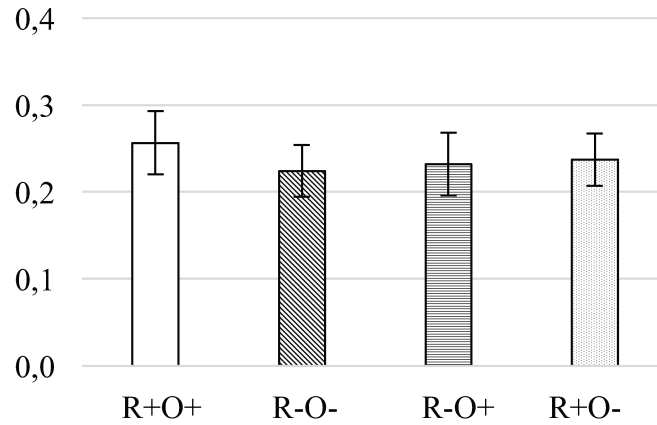


Figure 3. Average proportion of new items used in each condition. The treatments are High risk/High Opacity (R+O+), Low risk/Low Opacity (R-O-), Low risk/ Opaque Demonstration (R-O+), High risk/ Transparent Demonstration (R+O-) and a control condition. Error bars represent standard error.

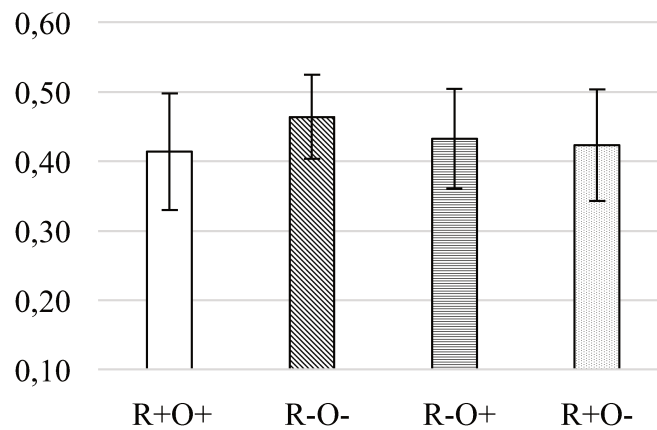


Figure 4. Average proportion of new items used in each condition. The treatments are High risk/High Opacity (R+O+), Low risk/Low Opacity (R-O-), Low risk/ Opaque Demonstration (R-O+), High risk/ Transparent Demonstration (R+O-) and a control condition. Error bars represent standard error.

Effectiveness

We compared the average number of cups that baskets produced in each condition could contain (see **Fig. 5**). No significant effect of the condition on average effectiveness was found (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0.98$, $df = 4$, $p = 0.91$).

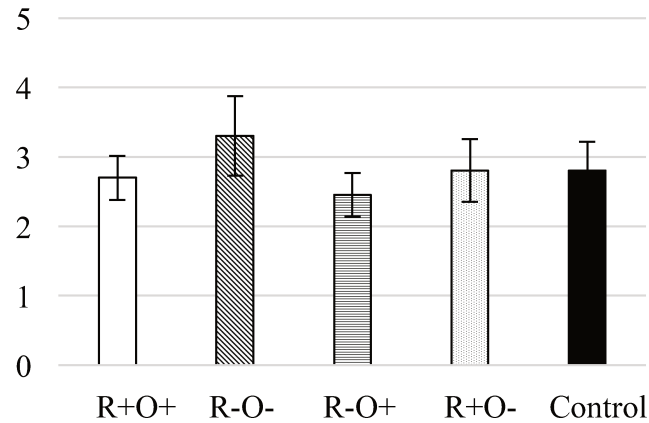


Figure 5. Average number of cups of semolina (100ml) carried in each condition. The treatments are High risk/High Opacity (R+O+), Low risk/Low Opacity (R-O-), Low risk/ Opaque Demonstration (R-O+), High risk/ Transparent Demonstration (R+O-) and a control condition. Error bars represent standard error.

4.3.3. Discussion

The main effect found in this study was the influence of demonstration on participants' strategy. Control subjects did build different baskets than experimental participants, meaning there was a copying bias induced by the displayed model. However, we could not find any effect of treatments on participants' choice of Items or Actions which was similar for all experimental groups. The reason of this absence of effect might rely on our protocol, in which the risks and opacity of the task might have not been striking enough to influence participants' behavior. Finally, there was no effect induced by treatments on average group effectiveness: all baskets carried the same amount of semolina, meaning the model displayed for the demonstration phase did not provide a benefit on participant's performance. Our observations parallel those of Caldwell and Eve' (2014) study, in which individuals tended to reproduce an artefact even if it was not the most efficient one. However, given the absence of effect in our result, we chose to modify our variable by implementing them in a different way: the Risk factor is made more salient in order to make participants more aware of the risk associated with the use of unknown items in an unfamiliar task. Instead of picturing themselves in a hazardous situation, participants will be given a quantitative estimation of the danger associated with the use of new items. Participant in a risky situation are expected to reproduce more traits similar to the demonstration than those facing lower risks. The Opacity factor is also modified in that it doesn't concern the goal of the task, but the process involved in the model construction. Hence, participants tested in the highly opaque condition will have less information about the items used in the video demonstration, as well as the way they are

used. These participants are expected to use more traits similar to the demonstration than those tested in a less opaque condition.

4.4. Study 2

4.4.1. Method

Participants

One hundred participants took part to this experiment. They were recruited on the campus. Participants' age ranged from 17 to 29 (mean±SD = 21±2.48), 78/100 were female.

Ethical statements

The study was approved by the Ethics Committee of the Department of Psychology, and informed consent was obtained from all participants.

Materials

The experiment requested the same material presented in Study 1 (a computer screen, a model basket, a set of daily items). A food reward (chocolate candies) was used in order to incentivize participation in the task. As in Study 1, participants' actions were recorded on a computer *via* a webcam and each basket was photographed after the experiment.

Procedure

Each participant had to complete the task individually. As in Study 1, the experiment was designed with a Demonstration phase, a Building phase and a Testing phase. The demonstration phase consisted in the same global instructions as in Study 1. They were also told they would get a food reward. Further instructions were given according to the treatment in which the participants were tested (see next section). This phase also consisted in presenting to the participant a model of a basket together with a 5 min demonstration video showing all the steps allowing to build this model. Then began the Building phase (5 min) followed by the Testing phase, which were carried out in the same way than in Study 1.

Experimental treatments

The experiment included four treatment groups (N = 20 each) generated from the same factors as in Study 1. The Risk factor had two modalities:

- Low risk (R-): the virtual die had 1 red face and 5 blue faces.
- High risk (R+): the virtual die had 5 red faces and 1 blue face.

For each modality, participants examined the same model basket. They were told that when using an item absent in the demonstration, the experimenter would throw a die with red and blue faces. Before the building phase, the experimenter would then use the following pretext: if red faces were more frequent than blue ones, the participant's basket would be destroyed and no reward would be provided. On the other hand, if the number of blue faces were at least equal to that of the red ones, the building phase would happen the same way as in Study 1. The Opacity factor also had two modalities:

- Low opacity (O-): participants were provided the basket model, along with the same video demonstration as in Study 1.
- High opacity (O+): participants were provided with the same basket model, however half of the demonstration video was missing (successive cuttings of 30 seconds: participants could watch 30 secs of the video, the following 30 secs were replaced by a black screen. This was repeated until the end of the video).

Subjects of each group were given one of the two possible instructions for each factor. A fifth condition (N = 20) was also included as a control: no instructions were given to the participants, apart from the fact that they had to build a basket to carry semolina.

Hypotheses

The operational hypotheses are the same as those from Study 1.

Data coding

All data coding techniques were the same as those used for Study 1, computed with RStudio software (version 1.0.136).

4.4.2. Results

Copying

Results are displayed in **Figure 6**. We found a main effect of the experimental conditions on the participants' tendency to reproduce items identical to those used in the demonstration (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 38.58$, $df = 4$, $p < 0.001$), as well as identical actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 35.33$, $df = 4$, $p < 0.001$) and identical chains of actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 15.96$, $df = 4$, $p < 0.01$). Post-hoc Mann-Whitney test revealed significant difference between all experimental conditions and control condition. However, there was no difference between experimental groups.

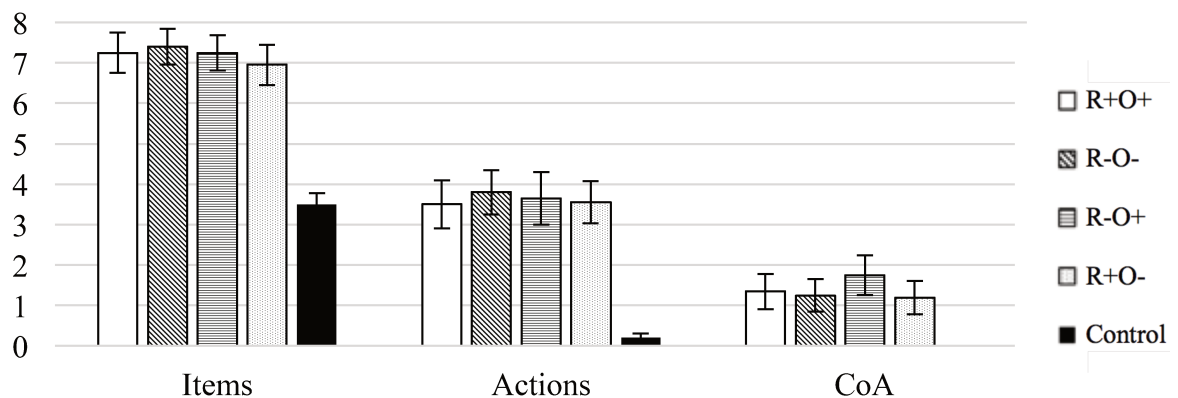


Figure 6. Average number of Items, Actions and Chains of Actions (CoA) used in each treatment that are similar to the demonstration. The treatments are Low risk/Low Opacity (R-O-), High risk/Low Opacity (R+O-), Low risk/High Opacity (R-O+) and High risk/High Opacity (R+O+). Error bars represent standard error. Control group's average score was always significantly different from other scores.

Innovation

Results are displayed in **Figures 7 and 8**. There was a main effect of experimental conditions on the participants' proportion of new items used in each condition (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 7.75$, $df = 3$, $p = 0.052$). Post-hoc analyses revealed that the average proportion of new items used in the R+O- group was significantly lower than in R-O+ condition (Mann-Whitney: $U = 274$, $p = 0.012$) and R+O+ condition groups (Mann-Whitney: $U = 274.5$, $p = 0.012$). However, no main effect was found concerning the proportion of new actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0.27$, $df = 3$, $p = 0.97$).

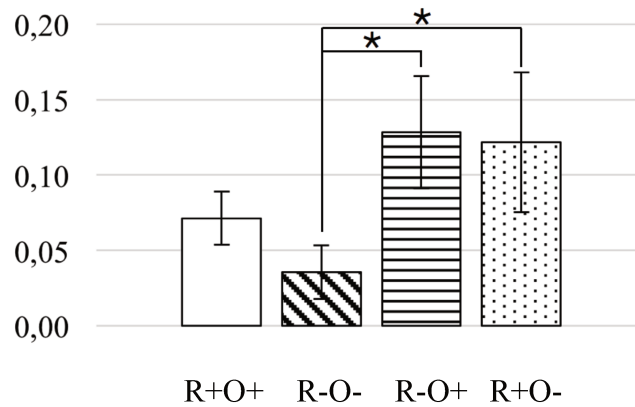


Figure 7. Average proportion of new items used in each condition. The treatments are Low risk/Low Opacity (R-O-), High risk/Low Opacity (R+O-), Low risk/High Opacity (R-O+) and High risk/High Opacity (R+O+). Error bars represent standard error. Stars represent significant differences ($p < .05$).

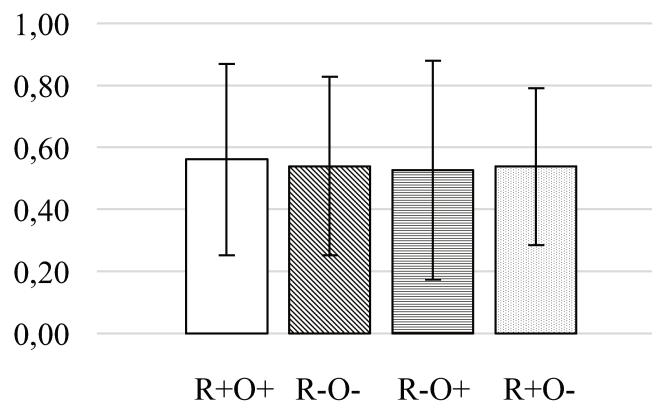


Figure 8. Average proportion of new items used in each condition. The treatments are Low risk/Low Opacity (R-O-), High risk/Low Opacity (R+O-), Low risk/High Opacity (R-O+) and High risk/High Opacity (R+O+). Error bars represent standard error.

Effectiveness

We compared the average number of cups that the baskets in each condition could contain (see **Fig. 9**). No significant effect of the condition on average effectiveness was found (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 3.75$, $df = 4$, $p = 0.44$).

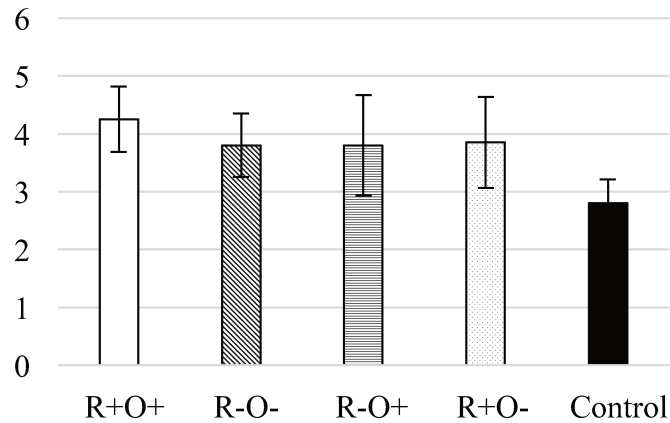


Figure 9. Average number of cups of semolina (100ml) carried in each condition. The treatments are Low risk/Low Opacity (R-O-), High risk/Low Opacity (R+O-), Low risk/High Opacity (R-O+) and High risk/High Opacity (R+O+). Error bars represent standard error.

4.4.3. Discussion

Analyses showed an effect of treatments on the proportion of new items used by participants. As in Study 1, there was no observable difference in the average number of copied traits used in each condition, but O+ participants did use a greater proportion of novel items than participants tested in the R+O- group. Unexpectedly, it appears that witnessing an opaque demonstration drove participants to replace unknown traits by their own, even though they could see all used items on the model basket. Hence, they resorted to innovation regardless of associated risks. Yet that difference did not appear in the average proportion of new actions adopted by participants, implying that the demonstration did not affect the adopted strategy.

In our next study, the Risk factor is implemented by an open instruction: instead of being given information about failure probability when using new items, participants would be told to achieve certain level of productivity. When specifically asked to be productive, they are expected to use more traits similar to the demonstration than when being told their productivity does not matter. Also, as previous evidence did not allow to make a distinction between strategies adopted in the O+ and O- conditions, we also modified the Opacity factor by manipulating information about the effectiveness of the displayed model and using the same video demonstration as in Study 1. Participants who ignore if the model is efficient are expected to copy more from it, than participants who are told that it can carry no more than 2 cups of semolina.

4.5. Study 3

4.5.1. Method

Participants

One hundred participants were recruited on the campus. Participants' age ranged from 16 to 28 (mean \pm SD = 20 \pm 1.11), 79/100 were female.

Ethical statements

The study was approved by the Ethics Committee of the Department of Psychology, and informed consent was obtained from all participants.

Material

Each participant was placed in front of a table on which was disposed the same material presented in Study 1 (a computer screen, a model basket, a set of daily items). No reward was provided this time. Participants' actions were recorded on a computer *via* a webcam. Each basket was photographed after the experiment.

Procedure

Each participant had to complete the task individually. As in Study 1, the experiment was designed with a Demonstration phase, a Building phase and a Testing phase. Participants were all given the same instructions as in Study 1 during the demonstration phase. The experiment included four treatment groups (N = 20 each) generated from a Risk factor and an Opacity factor. Here are the modalities of the Risk factor:

- Low risk (R-): participants were asked to build a basket, no matter its volume.
- High risk (R+): participants were asked to build a basket that can carry no less than two cups of semolina (i.e. they can build a basket that must carry as much semolina as possible, with a minimum performance of 2 cups).

Here is how the Opacity factor was implemented:

- Low opacity (O-): participants were told that the model basket could carry only two cups of semolina.

- High opacity (O+): participants were informed that no one knew how much semolina the model basket could carry.

In each group, subjects were given one of the two possible instructions for each factor. A fifth condition (N = 20) was also included as a control: no instructions were given to the participants, apart from the fact that they had to build a basket to carry as much semolina as possible.

Hypotheses

Since participants in the R+ condition are expected to Items and Actions witnessed in the demonstration since they are asked to be more productive than in the R- condition. Also, by referring to the “copy-when-uncertain” strategy, we expect O+ participants to reproduce more traits from the demonstration than O- participants.

Data coding

All data coding techniques were the same as those used in Studies 1 and 2, computed with RStudio software (version 1.0.136).

4.5.2. Results

Copying

Results are displayed in **Figure 10**. We found a main effect of experimental conditions on the participants' tendency to reproduce items identical to those used in the demonstration (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 33.93$, $df = 4$, $p < 0.001$), as well as identical actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 28.67$, $df = 4$, $p < 0.001$) and identical chains of actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 20.3$, $df = 4$, $p < 0.001$). Post-hoc Mann-Whitney test revealed significant difference between all experimental conditions and control condition. It also showed that participants in the R+O+ condition copied significantly more items from the model than participants in the R+O- ($U = 136.5$, $p < 0.05$) and in the R-O+ condition ($U = 266.5$, $p < 0.05$). They also copied more actions than R-O- participants ($U = 272$, $p < 0.05$) and R-O+ participants ($U = 262.5$, $p < 0.05$). Finally, R+O+ participants copied more chains of actions from the demonstration than R-O- participants ($U = 277.5$, $p < 0.01$).

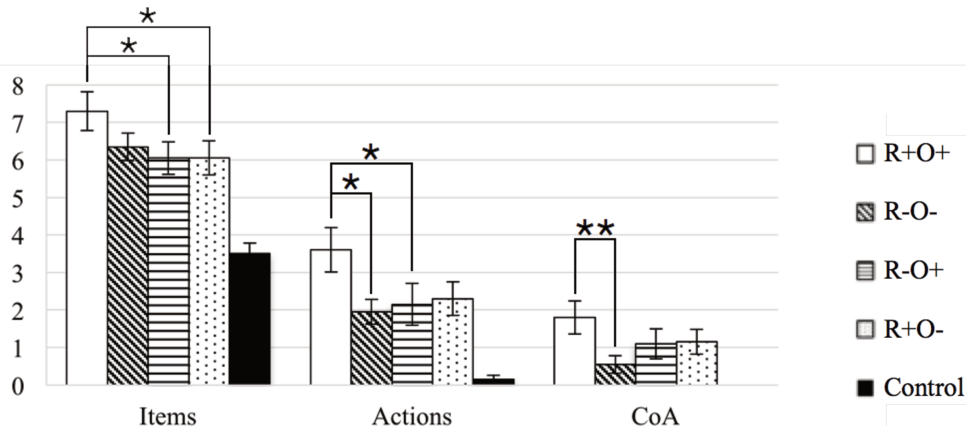


Figure 10. Average number of Items, Actions and Chains of Actions (CoA) used in each treatment that are similar to the demonstration. The treatments are High Risk/High Opacity (R+O+), Low Risk/Low Opacity (R-O-), Low Risk/High Opacity (R-O+), High Risk/Low Opacity (R+O-) and the control condition. Error bars represent standard error. Stars represent significant differences (*: $p < .05$; **: $p < .01$).

Innovation

Results are displayed in **Figures 11 and 12**. There was no main effect of experimental conditions on the participants' proportion of new items used in each condition. (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 1.86$, $df = 3$, $p = 0.60$) nor was there for the proportion of new actions (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 3.93$, $df = 3$, $p = 0.27$).

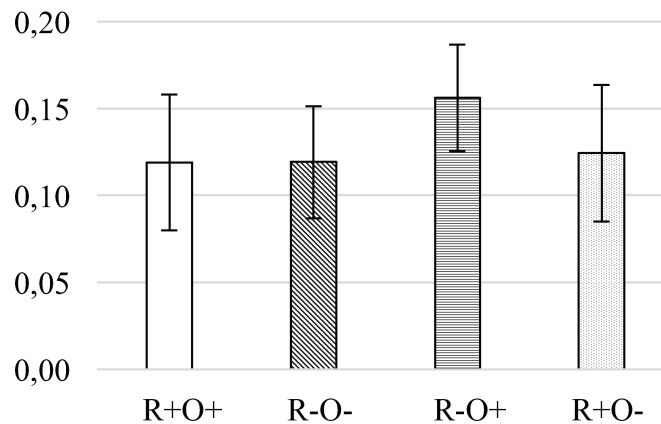


Figure 11. Average proportion of new items used in each condition. The treatments are High Risk/High Opacity (R+O+), Low Risk/Low Opacity (R-O-), Low Risk/High Opacity (R-O+), High Risk/Low Opacity (R+O-) and the control condition. Error bars represent standard error.

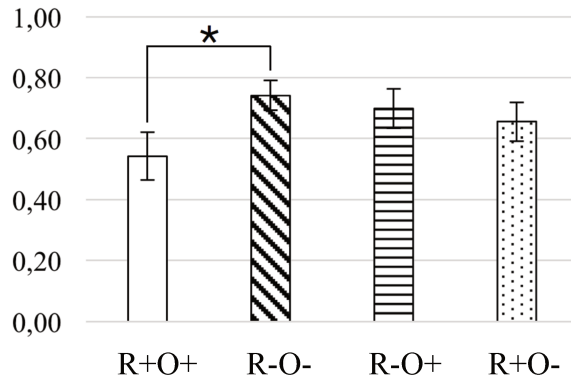


Figure 12. Average proportion of new items used in each condition. The treatments are High risk/High Opacity (R+O+), Low Risk/Low Opacity (R-O-), Low Risk/High Opacity (R-O+), High Risk/Low Opacity (R+O-) and the control condition. Error bars represent standard error. Stars represent significant differences ($p < .05$).

Effectiveness

We compared the average number of cups that the baskets of each condition could contain (see **Fig. 13**). No significant effect of the condition on average effectiveness was found (Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 5.68$, $df = 4$, $p = 0.23$).

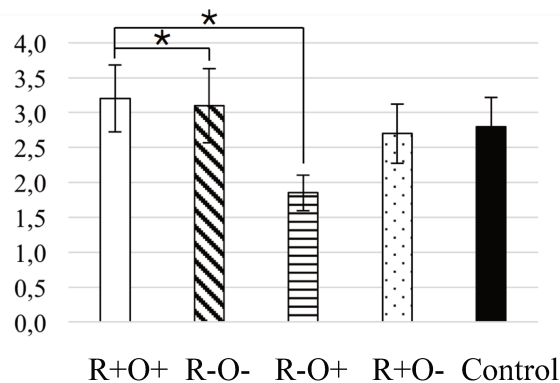


Figure 13. Average number of cups of semolina (100ml) carried in each condition. The treatments are High Risk/High Opacity (R+O+), Low Risk/Low Opacity (R-O-), Low Risk/High Opacity (R-O+), High Risk/Low Opacity (R+O-) and the control condition. Error bars represent standard error. Stars represent significant differences ($p < .05$).

4.5.3. Discussion

Study 3 revealed an effect of demonstration on participants' choice of items and actions: in all conditions, there was social learning behaviors. R+O+ participants did copy more Items from the demonstration than R+O- and R-O+ participants. There was no significant difference between R+O+ R-O- participants regarding the copying score of

Items, which is intriguing considering that we expected these two conditions to have contrasting results. We did find however a significant difference between these two about the number of copied Actions and Chains of Actions. Perhaps participants tested in these two conditions copied the same number of Items from the model, but they did not use them in the same way: R+O+ participants copied more of the actions witnessed in the demonstration, suggesting an imitative strategy, whereas R-O- participants copied only a portion of them. The absence of difference in innovation rates (i.e. novel Items used, novel Actions used) prevents us from concluding that R-O- participants innovated more than R+O+ participants. Instead, we suggest that R-O- participants distinguished effective actions and irrelevant ones and copied only those they considered useful. Finally, R-O+ participants' baskets proved less effective than in R-O- and R+O+ conditions, implying that when in an uncertain situation with no specific goal, individuals tend to achieve the task without worrying about the outcome.

4.6. General conclusion

We were looking for an explanation to individuals' tendency to resort to social learning *versus* innovation in a tool-based observational task, according to two factors: risks and opacity. The first study showed an effect of demonstration on participants' choice of traits when solving their task: compared to the control group, they used significantly more items, actions and chains of actions as those used for the model. However, it seemed that the demonstration did not provide benefit to the participants, as they all performed at the same level. We did not find any differences between treatments groups either regarding the number of copied traits and rates of innovation. Since empirical evidence in previous studies showed that risk and opacity affected tendency to copy (Caldwell and Eve, 2014; Wasielewski, 2014), we assumed that this absence of effect was due to our experimental protocol. In Study 2, we modified the opacity factor by focusing on the building process rather than on the end-product of the demonstration, hoping that it would affect participants' uncertainty regarding the model and guide them toward a copying strategy. Results showed the opposite: given an Opaque demonstration, participants did use the same average number of traits similar to the model than in other condition, but they also used a greater proportion of novel items than in the R+O- condition.

Finally, a combined effect of risks and opacity in Study 3 drove participants to reproduce similar items and actions more often than in other conditions. This effect was protruding regarding the contrast between the high stakes and low stakes groups' average choice of actions. Another interesting effect occurred regarding effectiveness scores, which showed that R-O+ participants performed significantly lower. We assumed that given few information about the model basket efficiency, subjects considered building their own basket with limited number of traits displayed in the demonstration, without caring for the effectiveness of their product, the only constraint being to build a basket — without being affected by pressure, since risks were low. Evidence concerning the count of copied traits support this assumption, considering that R-O+ participants used less items and actions similar to the demonstration, than R+O+ participants. These observations parallel the evidence found in Caldwell and Eve' (2014) and Wasielewski's (2014) studies.

Laland's (2004) model of social learning behavior relies heavily on context-based copying strategies such as "copy-when-uncertain". Here, we wanted to test the effects of task difficulty according to the participant's uncertainty regarding the demonstration, and the risks associated to that task. Empirical evidence concurs with his model: when asked to reach a certain level of productivity, participants are more prone to rely on social learning facing an opaque task — i.e. even when uncertain, the model is worth copying instead of using asocial learning to get to a specific outcome. On the other hand, a low-risky, transparent situation does not necessarily lead to innovation. Selective copying provides the mean to acquire a novel solution by continuously alternating between social learning and innovation; here, R-O- participants did not distinguished themselves from R+O+ participants when copying items from the demonstration, they did however copy less actions and chains of actions. The nature of our task did not allow them to try other designs, perhaps a more contrasted difference would have been observed by asking participants to try a few basket building techniques before building their final product. The link between social learning and innovation is continuous: whereas R+O+ participants in our last study mainly used imitation (items and actions) to achieve their goal, R-O- participants used the same items in a different way (i.e. emulation). Social learning always seemed to be the best strategy to solve the unfamiliar task they were faced with, but with a greater part left to flexible selection in the case of a transparent demonstration or a low risk situation.

4.7. References

- Aoki, K., & Feldman, M. W. (2014). Evolution of learning strategies in temporally and spatially variable environments: A review of theory. *Theoretical population biology, 91*, 3-19.
- Bateson, P. P. G., Bateson, P., & Martin, P. (2013). *Play, playfulness, creativity and innovation*. Cambridge University Press.
- Bentley, R. A., Hahn, M. W., & Shennan, S. J. (2004). Random drift and culture change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 271*(1547), 1443-1450.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1985). *Culture and the evolutionary process*. Chicago, IL: Chicago University Press.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1988). An evolutionary model of social learning: The effects of spatial and temporal variation. In T. Zentall & B. G. Galef (Eds.), *Social learning: A psychological and biological approach* (pp. 29-48). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1995). Why does culture increase human adaptability?. *Ethology and sociobiology, 16*(2), 125-143.
- Caldwell, C. A., Cornish, H., & Kandler, A. (2016). Identifying innovation in laboratory studies of cultural evolution: rates of retention and measures of adaptation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 371*(1690), 20150193.
- Caldwell, C. A., & Eve, R. M. (2014). Persistence of contrasting traditions in cultural evolution: Unpredictable payoffs generate slower rates of cultural change. *PloS one, 9*(6), e99708.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2009). Social learning mechanisms and cumulative cultural evolution: Is imitation necessary?. *Psychological Science, 20*(12), 1478-1483.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2010). Conservatism in laboratory microsocieties: Unpredictable payoffs accentuate group-specific traditions. *Evolution and Human Behavior, 31*(2), 123-130.
- Caldwell, C. A., Schillinger, K., Evans, C. L., & Hopper, L. M. (2012). End state copying by humans (*Homo sapiens*): Implications for a comparative perspective on cumulative culture. *Journal of Comparative Psychology, 126*(2), 161.

- Carr, K., Kendal, R. L., & Flynn, E. G. (2016). Eureka!: What is innovation, how does it develop, and who does it?. *Child development, 87*(5), 1505-1519.
- Claidière, N., & Sperber, D. (2007). The role of attraction in cultural evolution. *Journal of Cognition and Culture, 7*(1), 89-111.
- Dean, L. G., Kendal, R. L., Schapiro, S. J., Thierry, B., & Laland, K. N. (2012). Identification of the social and cognitive processes underlying human cumulative culture. *Science, 335*(6072), 1114-1118.
- De Oliveira, E., Osiurak, F., & Reynaud, E. (2017). Les fondements cognitifs de la culture et de l'évolution culturelle cumulative: Une revue de la littérature. *L'Année psychologique, 117*(3), 351-378.
- Derex, M., Godelle, B., & Raymond, M. (2013). Social learners require process information to outperform individual learners. *Evolution, 67*(3), 688-697.
- Ehn, M., & Laland, K. (2012). Adaptive strategies for cumulative cultural learning. *Journal of theoretical biology, 301*, 103-111.
- Flynn, E., Turner, C., & Giraldeau, L. A. (2016). Selectivity in social and asocial learning: investigating the prevalence, effect and development of young children's learning preferences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B, 371*(1690), 20150189.
- Galef, B. G. (1992). The question of animal culture. *Human nature, 3*(2), 157-178.
- Gergely, G., & Csibra, G. (2005). The social construction of the cultural mind: Imitative learning as a mechanism of human pedagogy. *Interaction Studies, 6*(3), 463-481.
- Giraldeau, L. A., Valone, T. J., & Templeton, J. J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 357*(1427), 1559-1566.
- Heyes, C. M. (1993). Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour, 46*(5), 999-1010.
- Heyes, C. M. (1994). Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews, 69*(2), 207-231.
- Horner, V., & Whiten, A. (2005). Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children (*Homo sapiens*). *Animal cognition, 8*(3), 164-181.

- Humle, T., & Matsuzawa, T. (2002). Ant-dipping among the chimpanzees of Bossou, Guinea, and some comparisons with other sites. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 58(3), 133-148.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2003). Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1517), 867-874.
- Kameda, T., & Nakanishi, D. (2002). Cost-benefit analysis of social/cultural learning in a nonstationary uncertain environment: An evolutionary simulation and an experiment with human subjects. *Evolution and Human Behavior*, 23(5), 373-393.
- Kameda, T., & Nakanishi, D. (2003). Does social/cultural learning increase human adaptability?: Rogers's question revisited. *Evolution and Human Behavior*, 24(4), 242-260.
- Kandler, A., & Laland, K. N. (2013). Tradeoffs between the strength of conformity and number of conformists in variable environments. *Journal of theoretical biology*, 332, 191-202.
- Kempe, M., Lycett, S., & Mesoudi, A. (2012). An experimental test of the accumulated copying error model of cultural mutation for Acheulean handaxe size. *PLoS One*, 7(11), e48333.
- Laland, K. N. (2004). Social learning strategies. *Animal Learning & Behavior*, 32(1), 4-14
- Legare, C. H., & Nielsen, M. (2015). Imitation and innovation: The dual engines of cultural learning. *Trends in cognitive sciences*, 19(11), 688-699.
- Lehmann, L., Feldman, M. W., & Kaeuffer, R. (2010). Cumulative cultural dynamics and the coevolution of cultural innovation and transmission: An ESS model for panmictic and structured populations. *Journal of evolutionary biology*, 23(11), 2356-2369.
- Lewis, H. M., & Laland, K. N. (2012). Transmission fidelity is the key to the build-up of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1599), 2171-2180.
- Lycett, S. J., Schillinger, K., Kempe, M., & Mesoudi, A. (2015). Learning in the Acheulean: Experimental Insights Using Handaxe Form as a 'Model Organism'. In *Learning*

- strategies and cultural evolution during the Palaeolithic* (pp. 155-166). Springer, Tokyo.
- Mesoudi, A. (2011). *Cultural evolution: How Darwinian theory can explain human culture and synthesize the social sciences*. University of Chicago Press.
- Mithen, S. (1999). Imitation and cultural change: A view from the Stone Age, with specific reference to the manufacture of handaxes. *Mammalian social learning: comparative and ecological perspectives*, (72), 389.
- Nagell, K., Olguin, R. S., & Tomasello, M. (1993). Processes of social learning in the tool use of chimpanzees (*Pan troglodytes*) and human children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(2), 174.
- Orban, G. A., & Caruana, F. (2014). The neural basis of human tool use. *Frontiers in Psychology*, 5, 310.
- Osiurak, F. (2014). What neuropsychology tells us about human tool use? The four constraints theory (4CT): Mechanics, space, time, and effort. *Neuropsychology Review*, 24, 88–115.
- Osiurak, F., & Badets, A. (2016). Tool use and affordance: Manipulation- based versus reasoning-based approaches. Advance online publication. *Psychological Review*.
- Osiurak, F., Jarry, C., & Le Gall, D. (2010). Grasping the affordances, understanding the reasoning: Toward a dialectical theory of human tool use. *Psychological Review*, 117, 517–540.
- Osiurak, F., De Oliveira, E., Navarro, J., Lesourd, M., Claidière, N., & Reynaud, E. (2016). Physical intelligence does matter to cumulative technological culture. *Journal of Experimental Psychology: General*, 145(8), 941.
- Rawlings, B., Flynn, E., & Kendal, R. (2017). To copy or to innovate? The role of personality and social networks in children's learning strategies. *Child Development Perspectives*, 11(1), 39-44.
- Rendell, L., Boyd, R., Cownden, D., Enquist, M., Eriksson, K., Feldman, M. W., ... & Laland, K. N. (2010). Why copy others? Insights from the social learning strategies tournament. *Science*, 328(5975), 208-213.

- Reynaud, E., Lesourd, M., Navarro, J., & Osiurak, F. (2016). On the neurocognitive origins of human tool use: A critical review of neuro-imaging data. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *64*, 421–437.
- Rogers, A.R. (1988). Does biology constrain culture? *American Anthropologist*, *90*: 819–831.
- Schillinger, K., Mesoudi, A., & Lycett, S. J. (2015). The impact of imitative versus emulative learning mechanisms on artifactual variation: Implications for the evolution of material culture. *Evolution and Human Behavior*, *36*(6), 446-455.
- Shea, N. (2009). Imitation as an inheritance system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1528), 2429-2443.
- Sperber, D. (1996). Explaining culture: A naturalistic approach. *Cambridge, MA: Cambridge*.
- Slagsvold, T., & Wiebe, K. L. (2011). Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *366*(1567), 969-977.
- Tennie, C., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Ratcheting up the ratchet: on the evolution of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1528), 2405-2415.
- Thorndike, E. L. (1898). Animal intelligence: an experimental study of the associative processes in animals. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, *2*(4), i.
- Tomasello, M. (1994). Cultural transmission in the tool use and communicatory signaling of chimpanzees?. *'Language' and Intelligence in Monkeys and Apes: Comparative Developmental Perspectives*, 274.
- Tomasello, M. (2009). *The cultural origins of human cognition*. Harvard university press.
- Wasielewski, H. (2014). Imitation is necessary for cumulative cultural evolution in an unfamiliar, opaque task. *Human Nature*, *25*(1), 161-179.
- Wilson, B. G., & Myers, K. M. (2000). Situated cognition in theoretical and practical context. *Theoretical foundations of learning environments*, 57-88.
- Wisdom, T. N., & Goldstone, R. L. (2010, March). Social learning and cumulative innovations in a networked group. In *International Conference on Social*

Computing, Behavioral Modeling, and Prediction (pp. 32-41). Springer, Berlin, Heidelberg.

Whiten, A. (2000). Primate culture and social learning. *Cognitive Science*, 24(3), 477-508.

Whiten, A., McGuigan, N., Marshall-Pescini, S., & Hopper, L. M. (2009). Emulation, imitation, over-imitation and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1528), 2417-2428.

Whiten, A., & Van Schaik, C. P. (2007). The evolution of animal 'cultures' and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 603-620.

Worden, B. D., & Papaj, D. R. (2005). Flower choice copying in bumblebees. *Biology Letters*, 1(4), 504-507.

Zwirner, E., & Thornton, A. (2015). Cognitive requirements of cumulative culture: teaching is useful but not essential. *Scientific Reports*, 5, 16781.

5. Discussion

5.1. Innovation des traits culturels matériels

Le point le plus important de nos découvertes repose certainement sur l'impact du raisonnement technique dans l'émergence du *ratchet effect*. Tandis que la littérature scientifique met l'accent sur les aptitudes des individus à communiquer et à collaborer, nos résultats montrent que la modification et la transmission progressive d'un artefact dans une microsociété peut être prédite à partir des performances individuelles dans un mécanisme sociocognitif spécialisé. Dans le cadre d'une tâche de fabrication d'outil, il n'est pas surprenant que les effets de cette aptitude fassent partie de nos hypothèses, puisque le raisonnement technique a déjà été reconnu comme responsable de l'utilisation ou de la sélection d'outils, quotidiens et familiers, ainsi que de l'utilisation, de la sélection ou de la création de nouveaux outils (Osiurak & Heinke, 2018).

La tâche des tours en fil de fer est une version améliorée du paradigme de Caldwell et Millen (2009). Elle possède en effet des caractéristiques qui faisaient défaut à la tâche de fabrication d'avions en papiers, déjà utilisée auparavant (Caldwell & Millen, 2008 ; Osiurak et al., 2016). Il s'agit d'une situation que les participants sont susceptibles d'avoir déjà rencontrées. Autrement dit, s'ils possédaient a priori des connaissances sur les différentes façons d'accomplir cette tâche, la validité écologique de l'expérimentation serait limitée : la progression constante des performances au fil des générations aurait pu être expliquée par d'autres facteurs que la mise en place d'une microsociété, et l'aptitude des participants à résoudre leur tâche serait davantage expliquée par des connaissances qu'ils possédaient déjà plutôt que par leur capacité à raisonner. Osiurak et al. (2016) avaient déjà confirmé l'impact du paradigme de microsociété sur l'apparition d'un ratchet effect grâce à l'usage d'un groupe contrôle — les performances d'un seul participant construisant dix avions ne progressent pas au fil des essais. Enfin, notre tâche de fabrication de tours en fils de fer a permis de pallier au problème des connaissances pré-acquises. Confrontés à une tâche non familière et pouvant accepter plusieurs solutions différentes, il est plus probable que les participants se soient davantage reposés sur leurs capacités en raisonnement technique que dans l'étude d'Osiurak et al. (2016).

Confirmant les résultats d'Osiurak et ses collaborateurs, le raisonnement technique prédit une performance cumulative à la fois en condition Communication et en

condition Observation. Une interaction directe entre apprenant et enseignant n'était pas nécessaire pour observer un ratchet effect. Autrement dit, les artefacts conçus par les participants ont non seulement été modifiés par certains d'entre eux pour être plus performants, mais ont également conservés ces modifications au fil des générations de sorte à voir apparaître une progression constante de ces performances du début à la fin de chaque chaîne de transmission. Nos résultats s'alignent avec plusieurs travaux récents (Caldwell & Millen, 2008, 2009, 2010b ; Osiurak et al., 2016 ; Zwirner & Thornton, 2015) selon lesquels l'émergence d'un ratchet effect ne dépend pas nécessairement d'une transmission fidèle des informations entre générations d'individus. Dans le cas contraire, la progression des performances n'aurait pu être observée dans la condition Observation où les participants étaient défendus d'échanger des conseils. Elle aurait également été limitée, voire absente, dans les condition Blind et Monitoring de notre deuxième étude. Pourtant, là encore des ratchet effect ont été observés malgré l'incapacité des participants à échanger des informations avec fidélité. Le raisonnement technique prédit une fois de plus la progression constante des performances dans chaque condition, il ne dépend donc pas d'un protocole expérimental particulier qui expliquerait le poids de son impact sur les résultats de nos études. Le rôle des compétences en raisonnement technique dans l'évolution de la culture technologique est indépendant du contexte et de la tâche.

Comment expliquer la progression constante des performances dans nos deux conditions Contrôle ? Nous nous attendions à ce qu'un ratchet effect émerge grâce au paradigme de microsociété. Pour s'assurer de l'influence de ce paradigme sur le comportement des sujets, nous avons demandé à des participants isolés de fabriquer dix tours à la suite en tâchant de les rendre aussi hautes que possible à chaque répétition. Alors que leurs performances stagnent dans une tâche de construction d'avion en papier (Osiurak et al., 2016), elles semblent progresser à chaque essai avec une tour en fil de fer. Ces deux tâches se distinguent par leur degré de familiarité et par le nombre de solutions potentielles qu'elles acceptent. Avec le pliage d'avions en papier, on est en droit de supposer que les participants se basaient davantage sur des techniques déjà apprises que sur l'exploration de nouvelles solutions. A l'inverse, la tâche de fabrication de tour fait davantage appel au raisonnement et à l'exploration. Les participants cherchaient de nouvelles solutions sans se limiter à des idées préconçues, l'absence d'expérience dans cette tâche leur a servi à innover davantage que les sujets testés avec les avions en papier.

Que tirer de ces résultats ? Le raisonnement technique est omniprésent dans nos modèles, il explique à la fois la transmission et l'innovation des artefacts produits par les participants. Ces artefacts prennent des formes diverses (avions, tours) et sont produits dans des contextes différents (Communication, Observation, Monitoring, Blind). L'hypothèse du raisonnement technique soutient que les personnes extraient des informations techniques pertinentes de leurs prédécesseurs et améliorent le produit final en y ajoutant des modifications et en rejetant les informations non pertinentes des modèles à disposition. Il se peut cependant que le rôle du raisonnement technique ne s'applique qu'à un type spécifique de tâche. En effet, la méthode expérimentale que nous avons utilisée était représentée par une tâche de fabrication d'outils. Le *ratchet effect* était donc mesuré en termes d'efficacité du produit final au sein de chaque chaîne de participants. Les protocoles utilisés dans les deux premières études ne sauraient servir à rendre compte des mécanismes intervenant dans l'intégralité des formes que peut prendre un trait culturel en cours d'évolution comme le langage, les normes sociales, les mathématiques ou l'art. Il se peut qu'à chaque catégorie de traits culturels corresponde un ensemble d'aptitudes cognitives spécialisées, jouant un rôle critique dans l'amélioration ou la complexification progressive de ces traits.

Le fait d'utiliser une tâche mécanique pour tester le rôle du raisonnement technique possède d'autres avantages. En effet, la fabrication et l'utilisation d'outils est une aptitude en développement chez les humains dès le plus jeune âge et qu'on retrouve dans de nombreuses sociétés, humaines ou animales. Elle s'est développée chez notre espèce depuis plusieurs milliers d'années et fait partie intégrante de notre vie quotidienne. En étudiant les bases sociocognitives de ce phénomène à l'échelle d'une microsociété, nous contribuons à comprendre ses origines et les raisons de sa diffusion chez de nombreuses espèces et sur des périodes étendues. Les capacités en raisonnement technique sont également liées à plusieurs autres aptitudes cognitives, on peut donc émettre des postulats sur le rôle de ces autres facteurs sur la culture cumulative à partir des résultats obtenus dans nos études. Par exemple, nous pouvons parfois participer à des activités de fabrication d'outils sans avoir les connaissances nécessaires pour résoudre le problème physique posé. Il est intéressant de noter que même si les connaissances en mécanique ne sont pas complètement exactes, elles semblent être suffisamment fondamentales pour nous permettre de nous engager dans une stratégie d'essai/erreur. On peut également s'intéresser au rôle des connaissances sémantiques, qui accumulent

un savoir nécessaire à la survie de l'espèce au plus tôt de la phylogenèse et qui regroupent aujourd'hui des aptitudes couvrant plusieurs domaines. Les connaissances adaptatives constituent la principale pression de sélection des cerveaux de grande taille chez plusieurs espèces (Muthukrishna & Henrich, 2016 ; voir également Chudek, Muthukrishna & Henrich, 2015 ; Dean, Vale, Laland, Flynn & Kendal, 2014). Si l'on suppose que cette sélection était originellement liée à la résolution de problèmes physiques et mécaniques — associés à la chasse, à la transformation des aliments, à la fabrication de vêtements et d'habitations — alors ces connaissances sémantiques et les avantages qui y sont associés seraient intriqués avec les compétences individuelles en raisonnement technique.

Comme évoqué précédemment, il est risqué d'appliquer les modèles que nous avons testé à d'autres situations qu'à l'innovation et la transmission de technologies. Tous les humains modernes sont des utilisateurs d'outils, mais cela ne signifie pas que nous soyons tous des constructeurs d'outils. De fait, les humains ont plus souvent tendance à s'approprier et à utiliser des outils qu'à les créer et les modifier selon leurs besoins. La culture technologique subit une accumulation exponentielle des traits culturels et des modifications que chacun d'eux subissent. Nul aujourd'hui n'est en mesure de maîtriser l'intégralité des outils et des techniques que l'on retrouve chez l'espèce humaine, encore moins de comprendre leur fonctionnement et de les recréer par lui-même. Le bénéfice principal de la culture cumulative est de pouvoir utiliser une technique ou un outil créé par un tiers sans avoir à le trouver individuellement, ce qui fait parfois que le créateur original et l'utilisateur sont séparés dans le temps et l'espace. Un autre avantage de la culture cumulative est de pouvoir vivre dans une niche écologique peu coûteuse en énergie, où les besoins des individus sont satisfaits tout en limitant la quantité de processus nécessaires à accomplir pour y parvenir (notamment grâce aux processus de mécanisation et d'automatisation). Les dispositifs laissés par nos parents et nos pairs peuvent faciliter notre vie quotidienne, toutefois cela ne signifie pas que nous serons en mesure de recréer ces dispositifs puisque nous ne sommes pas forcés de comprendre leurs mécanismes.

Un individu seul ne peut produire une culture, encore moins faire évoluer des traits culturels en accumulant toutes les modifications par lesquels ils sont passés pour aboutir aux produits d'aujourd'hui. Le partage de connaissances et la coopération sont

nécessaires L'innovation en tant que processus culturel dépend donc du groupe d'appartenance. Muthukrishna et Henrich (2016) soutiennent que les individus peuvent être vus comme des produits de cerveaux collectifs où les innovations révolutionnaires reposent davantage sur la chance que sur une recherche systématique et pleinement intentionnelle (e.g., sérendipité). Les innovations n'ont pas besoin d'être inventées intentionnellement, mais peuvent découler d'erreurs dans l'apprentissage asocial ou d'une transmission culturelle imparfaite (erreurs de copie ; Henrich, 2004 ; Powell, Shennan & Thomas, 2009). Dans les études que nous avons menées, on ignore quelle part des innovations ayant favorisé l'émergence d'un *ratchet effect* sont attribuables à des modifications accidentelles ou intentionnelles, alors que plusieurs outils que nous utilisons aujourd'hui résultent de découvertes fortuites (e.g., glue, pénicilline, four à micro-ondes). La recombinaison des traits culturels donne l'apparence d'un design dirigé vers un but précis, alors qu'en réalité de nombreuses idées naissent de la rencontre d'idées produites isolément (Muthukrishna & Henrich, 2016). Dans l'exemple du progrès technologique, le raisonnement technique peut jouer un rôle prépondérant dans la sélection et la combinaison de ces idées. On soupçonne que ce fut le cas dans notre tâche de fabrication de tour : l'accumulation de modèles au fil des générations, avec la possibilité d'identifier les plus efficaces (i.e., les tours les plus hautes qui tiennent encore debout), favorise les derniers participants de chaque microsociété qui peuvent s'inspirer de leurs prédécesseurs.

Enfin, l'étude 1 visait également à explorer le pouvoir prédictif de la créativité et de l'intelligence fluide dans l'émergence du *ratchet effect*. L'étude de Osiurak et al. (2016) se focalisait sur des compétences spécialisées, nous nous sommes donc employés à mesurer l'influence de facteurs plus généraux susceptibles d'intervenir dans la culture cumulative (Kendal et al., 2018). Le processus d'innovation dépend des connaissances des individus, de leur aptitude à raisonner et à explorer des alternatives dans une tâche de résolution de problème. Le raisonnement technique s'applique au cas de la manufacture et de l'usage d'outils, nous avons également désiré vérifier si la créativité et l'intelligence fluide en faisaient de même. La créativité peut jouer un rôle lorsqu'elle est appuyée par les compétences en raisonnement technique. De plus, les produits des individus les plus créatifs sont souvent reproduits par leurs successeurs même lorsqu'ils ne sont pas particulièrement plus efficaces que les produits précédents. On observe une tendance à la diversification des formes de tours au sein de chaque chaîne. L'intelligence fluide n'a

permis de rien prédire. Il s'agit peut-être de l'une des aptitudes spécialisées évoquées plus haut qui n'interviendrait que pour l'évolution de catégories particulières de traits culturels.

5.2. Transmission sociale

En parallèle aux études de Caldwell et Millen (2008, 2009, 2010b), nous montrons qu'une transmission fidèle des informations sociales n'est pas nécessaire pour produire un *ratchet effect* (sauf exception dans la condition Blind de la deuxième étude). Les compétences de théorie de l'esprit ne prédisent pas la performance cumulative dans les conditions Communication et Observation de l'étude 1, ni dans la condition Monitoring de l'étude 2, dans lesquelles les apprenants et/ou les enseignants disposent d'un feedback visuel sur le comportement de l'autre participant. Dans notre première étude, le *ratchet effect* s'est avéré plus fort en condition Observation qu'en condition Communication, bien que les théories dominantes suggèrent que la culture cumulative repose nécessairement sur la compréhension et le partage d'intentions avec les congénères (Hermann, Call, Hernandez-Lloreda, Hare, & Tomasello, 2007 ; Tomasello, Carpenter, Call, Behne, & Moll, 2005 ; Tomasello, Kruger & Ratner, 1993). Pour de nombreux auteurs, la capacité à comprendre les intentions d'autrui joue un rôle crucial dans le maintien d'idées, de connaissances, de pratiques — en d'autres termes, d'informations — à mesure de leur diffusion au fil des générations. Cette hypothèse a cependant reçu de nombreuses critiques auxquelles viennent s'appuyer les résultats de nos deux premières études. Comme évoqué précédemment, le raisonnement technique explique à la fois les processus de maintien et d'innovation des traits culturels au fil des générations. Ces rôles n'incombent donc pas nécessairement aux compétences individuelles en théorie de l'esprit, bien qu'elle puisse faciliter l'émergence du *ratchet effect* (Zwirner & Thornton, 2015).

On aurait pu s'attendre à ce que le *ratchet effect* observé dans la condition Communication de l'étude 1 soit plus fort qu'en condition Observation. Or, l'inverse s'est produit. Comment expliquer ce résultat ? Un faible lien a été observé entre les scores en théorie de l'esprit et les scores d'attractivité en condition Communication. Il a déjà été montré que les informations subissaient moins de transformations lorsque les membres d'un groupe avaient la possibilité de communiquer directement (Claidière & Sperber, 2007). La possibilité d'échanger des conseils avec l'enseignant permet aux apprenants

d'acquérir davantage de renseignements sur les techniques employées par leurs prédécesseurs et de reproduire celles qui se sont révélées les plus efficaces. Cette stratégie induit un contrecoup : en copiant les techniques des prédécesseurs, les apprenants se fient moins aux stratégies d'exploration et d'innovation. Les tours les plus attractives sont reproduites plus souvent par les participants capables de comprendre les conseils et les intentions de leurs prédécesseurs, ce qui, à terme, produit des tours de moins en moins variées. En condition Observation, les participants disposent de moins d'indices sur la manière la plus efficace de construire une tour et font plus souvent appel au raisonnement technique — ce qui signifie davantage d'exploration et d'innovation. Les microsociétés testées dans l'étude 1 sont donc plus propices à l'émergence d'un *ratchet effect* lorsque les participants manquent d'informations sur les modèles dont ils disposent. Réciproquement, en communiquant mieux, les traits culturels seront reproduits plus fidèlement au fil des générations.

Nous pouvons envisager que les participants de notre condition Communication se soient délibérément empêchés d'explorer des solutions alternatives en suivant l'exemple de leurs prédécesseurs. Autrement dit, le processus de transmission sociale les a reproduire les mêmes comportements, même s'il existait des alternatives conduisant à des performances équivalentes ou supérieures (Dosi, 1982 ; Henrich & McElreath, 2003). Ce phénomène est lié au processus d'homogénéisation culturelle par lequel les individus sont beaucoup plus susceptibles d'acquérir les compétences de leurs parents et des membres de leurs communautés que des autres membres du groupe. Henrich & Broesch (2011) ont par exemple montré que les comportements des individus experts dans un village étaient plus souvent reproduits par les autres membres du même village que par ceux d'un village voisin. De telles préférences entravent le flux d'informations et, selon la littérature scientifique actuelle, pourraient faciliter l'émergence de normes culturelles différentes (Centola & Baronchelli, 2015). Plus généralement, le conformisme peut également aider à maintenir des différences significatives entre les groupes malgré des facteurs tels que la migration et les mariages mixtes (Henrich & Boyd, 1998). En outre, des populations interconnectées, nombreuses et géographiquement étendues peuvent profiter de diverses ressources locales, ce qui pourrait les rendre plus susceptibles d'explorer des solutions alternatives.

Nous pouvons confronter ces résultats à ceux obtenus dans l'étude 3 : la tendance à reproduire un modèle était plus marquée dans une condition opaque et risquée. Confrontés à une tâche non familière, les participants auxquels il était demandé d'atteindre un certain niveau de productivité choisissaient d'utiliser plus fréquemment les actions et les objets observés dans une démonstration. À l'inverse, avec des enjeux plus faibles (i.e., lorsque le panier à fabriquer n'avait pas besoin de contenir une quantité spécifique de semoule) et davantage d'informations sur la tâche, la stratégie des participants s'orientait progressivement vers l'émulation (i.e., employer les mêmes objets que la démonstration avec des actions différentes). Les résultats de l'étude 3 ne sauraient être appliqués à l'explication du phénomène d'évolution culturelle puisqu'elle ne s'intéresse qu'aux comportements d'un individu n'ayant droit qu'à seul essai après avoir observé un seul modèle et une seule démonstration. Ils permettent néanmoins de préciser les mécanismes de l'apprentissage social dans certains contextes. Nous venons de voir que la variation culturelle était plus limitée dans la condition Communication que la condition Observation de l'étude 1 du fait de la tendance des participants à se fier aux informations redondantes disponibles dans leur chaîne (communication avec le prédécesseur, augmentation du nombre de modèles). Il est donc possible que cette tendance à se conformer aux modèles disparaisse si les participants de la condition Communication n'avaient pas comme objectif de faire mieux que leurs prédécesseurs.

Nous n'avons pas trouvé de différence significative entre la progression constante des performances mesurée dans la condition Blind et celle de la condition Contrôle dans la deuxième étude. Bien que l'on puisse qualifier ce phénomène de *ratchet effect* dans la condition Blind, il semble que l'apprentissage social dans cette condition n'ait pas été plus avantageux que l'apprentissage individuel. Même si les apprenants étaient en mesure d'interagir indirectement avec leur prédécesseur, cela n'a pas eu d'effet significatif sur l'évolution de la hauteur des tours car il était difficile pour les apprenants d'intégrer les conseils des enseignants dans leur comportement. On a cependant constaté que les performances des enseignants en théorie de l'esprit prédisaient l'émergence du *ratchet effect* dans la condition Blind. Dans l'absolu, les compétences de théorie de l'esprit n'ont pas un rôle critique dans l'émergence de la culture cumulative. Elles facilitent tout de même la transmission sociale dans des circonstances spécifiques : la capacité à comprendre les intentions de l'apprenant peut faciliter l'émergence du *ratchet effect* en choisissant quels conseils lui serviront le mieux. Elle peut même s'avérer nécessaire dans

une situation où les capacités en raisonnement technique d'un individu isolé ne suffisent plus à acquérir, à créer ou à améliorer un artefact.

Si, comme évoqué plus haut, la culture cumulative sollicite des facteurs cognitifs spécialisés pour chaque catégorie de traits culturels, on peut imaginer que la théorie de l'esprit joue un rôle facilitateur dans chacune de ces catégories. Contrairement aux compétences de raisonnement technique, les compétences de théorie de l'esprit peuvent ne pas être spécifiques à un type de tâche (spécifiques à la technologie ou aux mathématiques, par exemple), mais plutôt au contexte de cette tâche, avec une implication plus importante dans des situations où l'objet de l'apprentissage est absent (Morgan et al., 2015). Il a déjà été montré qu'une transmission culturelle fidèle pouvait considérablement augmenter la longévité des traits culturels au sein d'un groupe et le nombre de traits culturels indépendants au sein d'une population (Enquist, Strimling, Eriksson, Laland & Sjostrand, 2010). La longévité des traits culturels augmente de façon exponentielle avec la fidélité à la transmission, de sorte qu'une faible augmentation de la précision avec laquelle l'information est transmise entraîne une grande différence dans le maintien de ces traits au fil des générations. Par conséquent, le nombre de traits culturels utilisés dans une population peut continuer d'augmenter. L'augmentation de la durée de vie des traits culturels correctement transmis donnerait lieu à davantage de modifications ou de combinaisons (Enquist, Strimling, Eriksson, Laland & Sjostrand, 2010), ce qui aboutirait à l'évolution culturelle décrite par Tomasello (1994 ; Tennie, Call & Tomasello, 2009).

La théorie de l'esprit ne serait peut-être pas en elle-même un prérequis de la culture cumulative comme l'avancent certains, ni une solution adaptative aux situations opaques dans lesquelles la communication entre congénères est limitée. Elle pourrait être une conséquence du rassemblement d'individus rassemblés en groupes, obéissant à des normes et coopérant entre eux, un phénomène qui, lui, est nécessaire pour la mise en commun des connaissances sémantiques du groupe — et par extension la mise en place d'une culture cumulative. Les processus individuels et groupaux impliqués dans l'évolution culturelle pourraient sélectionner des normes adaptatives qui soutiennent les institutions et autres structures sociales ayant une fonction adaptative. Par exemple, la tradition du mariage induit des normes qui atténuent les problèmes d'incertitude paternelle (en réduisant les fréquences d'adultère) et peuvent lier des groupes

d'individus par des règles gouvernant les attentes et les responsabilités de chacun (Henrich, 2015). C'est ainsi que peuvent se créer de larges communautés structurées autour de normes préétablies et transmettant leurs pratiques et leurs connaissances aux futures générations. La gamme de modèles et d'enseignements laissés par les parents (et autres membres de la famille : tantes, oncles, grands-parents...) constituent la base d'apprentissage des jeunes apprenants.

Étudier aujourd'hui l'impact de la théorie de l'esprit — ou de toute autre aptitude sociocognitive impliquée dans la communication ou l'apprentissage social — sur la culture cumulative implique de prendre en compte une multitude de facteurs. L'avantage des modèles informatiques et des méthodes expérimentales est de pouvoir simuler leurs effets en incluant des variables telles que la taille du groupe, les connexions entre ses membres, les caractéristiques individuelles comme les processus sociocognitifs, etc. Nous savons maintenant que les populations importantes peuvent limiter la perte de traits culturels, permettant ainsi de maintenir des niveaux élevés de complexité culturelle (Derex, Beugin, Godelle & Raymond, 2013), et que la copie de comportements (e.g., par imitation) peut permettre l'apparition de compétences supérieures dans de nombreux cas.

5.3. Conclusion

L'objectif de ce projet de doctorat était d'investiguer les mécanismes sociocognitifs impliqués dans culture cumulative matérielle chez l'humain. Nous sommes parvenus à simuler le phénomène de *ratchet effect* dans diverses conditions expérimentales, définie par un mode de communication spécifique entre les participants testés. Le rôle du raisonnement technique a été significatif à de nombreuses reprises dans chaque condition de nos deux premières études, marquant son importance dans le progrès technologique dans une microsociété humaine. Nous avons conclu que son influence jouait aussi bien sur la création et l'amélioration des traits culturels que sur leur transmission au fil des générations, assurant le rôle de stabilisateur nécessaire à la mise en place d'une culture cumulative. Les aptitudes en théorie de l'esprit, fréquemment désignées dans la littérature scientifique pour le maintien des traits culturels au fil des générations, n'a occupé qu'un rôle mineur dans nos études. Bien que la théorie de l'esprit soit essentielle au processus de communication chez l'espèce humaine, elle peut être remplacée par d'autres mécanismes (e.g., raisonnement) pour permettre aux individus de comprendre

les actions et les produits finis de leurs prédécesseurs. L'exception est marquée uniquement dans une situation où les individus n'ont aucun accès visuel avec un enseignant : du fait de la limitation d'indices concernant la manufacture d'un trait culturel matériel, on s'attend donc à ce que les compétences en théorie de l'esprit viennent compenser les performances en raisonnement techniques afin d'acquérir de nouvelles connaissances sur les mécanismes en jeu dans la tâche à accomplir et de s'en servir pour créer un produit performant. L'apprentissage social est essentiel à la culture cumulative, mais il ne requiert pas de reproduire fidèlement les comportements des prédécesseurs — au mieux, la possibilité de communiquer avec un individu expert facilite le *ratchet effect*. La flexibilité des stratégies employées en apprentissage sociale dépend également du contexte de la tâche : les individus naïfs sont influencés par les connaissances dont ils disposent sur cette tâche — plus ou moins opaque — et sur les risques qui y sont associés.

6. Bibliographie

- Addessi, E., Galloway, A. T., Visalberghi, E., & Birch, L. L. (2005). Specific social influences on the acceptance of novel foods in 2–5-year-old children. *Appetite*, 45(3), 264-271.
- Allen, J. et al. (2013). Network-based diffusion analysis reveals cultural transmission of lobtail feeding in humpback whales. *Science* 340, 485–488.
- Ambrose, S. H. (2001). Paleolithic technology and human evolution. *Science*, 291(5509), 1748-1753.
- Anderson, J. R. (1983). *The architecture of cognition*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Badets, A., & Osiurak, F. (2017). The ideomotor recycling theory for tool use, language, & foresight. *Experimental brain research*, 235(2), 365-377.
- Bandura, A. (1977). Self-efficacy: toward a unifying theory of behavioral change. *Psychological review*, 84(2), 191.
- Bar-Yosef, O. (1998). The Natufian culture in the Levant, threshold to the origins of agriculture. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, & Reviews: Issues, News, & Reviews*, 6(5), 159-177.
- Bard, K. A., & Gardner, K. H. (1996). Influences on development in infant chimpanzees: Enculturation, temperament, & cognition. *Reaching into thought: The minds of the great apes*, 235-256.
- Bartlett, F. C. (1932). *Remembering : an experimental and social study*. Cambridge : Cambridge University.
- Basalla, G. (1988). *The evolution of technology*. Cambridge University Press.
- Beck, B. B. (1980). *Animal tool behavior*. Garland STPM Pub.
- Bentley, R. A., Hahn, M. W., & Shennan, S. J. (2004). Random drift and culture change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1547), 1443-1450.
- Boesch, C. (1991). Teaching among wild chimpanzees. *Animal Behaviour*.
- Boesch, C. (2012). *Wild cultures: a comparison between chimpanzee and human cultures*.

Cambridge University Press.

- Boesch, C., & Boesch, H. (1990). Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia Primatologica*, 54.
- Bonnie, K. E., & De Waal, F. B. (2007). Copying without rewards: socially influenced foraging decisions among brown capuchin monkeys. *Animal cognition*, 10(3), 283-292.
- Bonnie, K. E., & Earley, R. L. (2007). Expanding the scope for social information use. *Animal Behaviour*, 74(2), 171-181.
- Boyd, R., & Richerson, P. (1985). *Culture and the evolutionary process*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1995). Why does culture increase human adaptability? *Ethology and Sociobiology*, 16, 125–143.
- Bshary, R., Wickler, W., & Fricke, H. (2002). Fish cognition: a primate's eye view. *Animal Cognition*, 5, 1–13.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (2008). Gene–culture coevolution and the evolution of social institutions.
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (2009). Culture and the evolution of human cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1533), 3281-3288.
- Boyd, R., Richerson, P. J., & Henrich, J. (2011). The cultural niche: Why social learning is essential for human adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(Supplement 2), 10918-10925.
- Brosnan, S. F., & de Waal, F. (2004). Socially learned preferences for differentially rewarded tokens in the brown capuchin monkey (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 118(2), 133.
- Buchanan, B., O'Brien, M. J., & Collard, M. (2016). Drivers of technological richness in prehistoric Texas: An archaeological test of the population size and environmental risk hypotheses. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 8(3), 625-634.
- Bugnyar, T., Stowe, M., & Heinrich, B. (2004). Ravens, *Corvus corax*, follow gaze direction of humans around obstacles. *Proceedings of Biological Science*, 271, 1331–1336.
- Byrne, R. W. (2003). Imitation as behaviour parsing. *Philosophical Transactions of the*

- Royal Society B, 358, 528–536.
- Byrne, R., & Byrne, R. W. (1995). *The thinking ape: Evolutionary origins of intelligence*. Oxford University Press on Demand.
- Caldwell, C. A., & Eve, R. M. (2014). Persistence of contrasting traditions in cultural evolution: unpredictable payoffs generate slower rates of cultural change. *PloS one*, 9(6), e99708.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2008). Experimental models for testing hypotheses about cumulative cultural evolution. *Evolution and Human Behavior*, 29, 165–171.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2009). Social learning mechanisms and cumulative cultural evolution: is imitation necessary?. *Psychological Science*, 20(12), 1478-1483.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2010a). Conservatism in laboratory microsocieties: unpredictable payoffs accentuate group-specific traditions. *Evolution and human behavior*, 31(2), 123-130.
- Caldwell, C. A., & Millen, A. E. (2010b). Human cumulative culture in the laboratory: effects of (micro) population size. *Learning & Behavior*, 38(3), 310-318.
- Caldwell, C. A., Cornish, H., & Kandler, A. (2016). Identifying innovation in laboratory studies of cultural evolution: rates of retention and measures of adaptation. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 371(1690), 20150193.
- Caro, T. M., & Hauser, M. D. (1992). Is there teaching in nonhuman animals?. *The quarterly review of biology*, 67(2), 151-174.
- Carr, K., Kendal, R. L., & Flynn, E. G. (2016). Eureka!: What is innovation, how does it develop, & who does it?. *Child development*, 87(5), 1505-1519.
- Carvalho, S., Biro, D., McGrew, W. C., & Matsuzawa, T. (2009). Tool-composite reuse in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*): archaeologically invisible steps in the technological evolution of early hominins?. *Animal Cognition*, 12(1), 103-114.
- Centola, D., & Baronchelli, A. (2015). The spontaneous emergence of conventions: An experimental study of cultural evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(7), 1989-1994.
- Chappell, J., Cutting, N., Tecwyn, E. C., Apperly, I. A., Beck, S. R., & Thorpe, S. K. S. (2015). Minding the gap: A comparative approach to studying the development of

- innovation. In A. B. Kaufman & J. C. Kaufman (Eds.), *Animal creativity and innovation* (pp. 287–314). London, UK: Academic Press.
- Chudek, M., Muthukrishna, M., & Henrich, J. (2015). Cultural evolution. *The handbook of evolutionary psychology*, 749-769.
- Claidière, N., & Sperber, D. (2007). The role of attraction in cultural evolution. *Journal of Cognition and Culture*, 7(1), 89-111.
- Claidière, N., & Sperber, D. (2010). Imitation explains the propagation, not the stability of animal culture. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1681), 651-659.
- Claidière, N., Scott-Phillips, T. C., & Sperber, D. (2014). How Darwinian is cultural evolution?. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 369(1642), 20130368.
- Collared, M., Kemery, M., & Banks, S. (2005). Causes of toolkit variation among hunter-gatherers: a test of four competing hypotheses. *Canadian Journal of Archaeology/Journal Canadien D'Archéologie*, 1-19.
- Csibra, G., & Gergely, G. (2009). Natural pedagogy. *Trends Cogn. Sci.* 13, 148–153.
- D'adamo, P., Lozada, M., & Corley, J. (2003). Conspecifics enhance attraction of *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae) foragers to food baits. *Annals of the Entomological Society of America*, 96(5), 685-688.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species*. London: Penguin, 1968. Original edition, 1859.
- Dawkins, M. S. (1988). Behavioural deprivation: a central problem in animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 20(3), 209-225.
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene* Oxford university press. *New York*.
- Dean, L. G., Kendal, R. L., Schapiro, S. J., Thierry, B., & Laland, K. N. (2012). Identification of the social and cognitive processes underlying human cumulative culture. *Science*, 335(6072), 1114-1118.
- Dean, L. G., Vale, G. L., Laland, K. N., Flynn, E., & Kendal, R. L. (2014). Human cumulative culture: a comparative perspective. *Biological Reviews*, 89(2), 284-301.
- Derex, M., Beugin, M. P., Godelle, B., & Raymond, M. (2013). Experimental evidence for the influence of group size on cultural complexity. *Nature*, 503(7476), 389.

- Dosi, G. (1982). Technological paradigms and technological trajectories: a suggested interpretation of the determinants and directions of technical change. *Research policy*, 11(3), 147-162.
- Eerikens, J. W. (2000). Practice makes within 5% of perfect: visual perception, motor skills, & memory in artifact variation. *Current Anthropology*, 41(4), 663-668.
- Enquist, M., & Ghirlanda, S. (2007). Evolution of social learning does not explain the origin of human cumulative culture. *Journal of Theoretical Biology*, 246, 129-135.
- Enquist, M., Ghirlanda, S., & Eriksson, K. (2011). Modelling the evolution and diversity of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366(1563), 412-423.
- Enquist, M., Strimling, P., Eriksson, K., Laland, K., & Sjostrand, J. (2010). One cultural parent makes no culture. *Animal Behaviour*, 79(6), 1353-1362.
- Flinn, M. V., Geary, D. C., & Ward, C. V. (2005). Ecological dominance, social competition, & coalitionary arms races: Why humans evolved extraordinary intelligence. *Evolution and Human Behavior*, 26(1), 10-46.
- Flynn, E. (2008). Investigating children as cultural magnets: do young children transmit redundant information along diffusion chains?. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363(1509), 3541-3551.
- Foley, R. A. (2001, January). Evolutionary perspectives on the origins of human social institutions. In *Proceedings British Academy* (Vol. 110, pp. 171-196). Oxford University Press Inc..
- Ford, J. K. (1991). Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Canadian journal of zoology*, 69(6), 1454-1483.
- Franks, N. R., & Richardson, T. (2006). Teaching in tandem-running ants. *Nature*, 439(7073), 153.
- Furlong, E. E., Boose, K. J., & Boysen, S. T. (2008). Raking it in: the impact of enculturation on chimpanzee tool use. *Animal Cognition*, 11(1), 83-97.
- Gabora, L. (2008). The cultural evolution of socially situated cognition. *Cognitive Systems Research*, 9, 104-114.
- Galef Jr, B. G., & Giraldeau, L. A. (2001). Social influences on foraging in vertebrates: causal

- mechanisms and adaptive functions. *Animal behaviour*, 61(1), 3-15.
- Geary, D. C. (2005). The origin of mind: Evolution of brain, cognition, & general intelligence. American Psychological Association.
- Genty, E., Breuer, T., Hobaiter, C., & Byrne, R.W. (2009). Gestural communication of the gorilla (*Gorilla gorilla*): repertoire, intentionality and possible origins. *Anim. Cogn.* 12, 527–546.
- Gergely, G., Bekkering, H., & Király, I. (2002). Developmental psychology: Rational imitation in preverbal infants. *Nature*, 415(6873), 755.
- Giraldeau, L. A., Valone, T. J., & Templeton, J. J. (2002). Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357(1427), 1559-1566.
- Goossens, B.M.A., Dekleva, M., Reader, S.M., Sterck, E.H.M., & Bolhuis, J.J. (2008). Gaze following in monkeys is modulated by observed facial expressions. *Anim. Behav.* 75, 1673–1681.
- Grant, P. R., & Grant, B. R. (1996). Speciation and hybridization in island birds. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351(1341), 765-772.
- Grüter, C. & Leadbeater, E. (2014). Insights from insects about adaptive social information use. *Trends Ecol. Evol.* 29, 177–184
- Guinet, C., & Bouvier, J. (1995). Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago. *Canadian Journal of Zoology*, 73(1), 27-33.
- Hamilton, M. J., & Buchanan, B. (2009). The accumulation of stochastic copying errors causes drift in culturally transmitted technologies: Quantifying Clovis evolutionary dynamics. *Journal of Anthropological Archaeology*, 28, 55–69.
- Hamilton, M. J., & Buchanan, B. (2009). The accumulation of stochastic copying errors causes drift in culturally transmitted technologies: quantifying Clovis evolutionary dynamics. *Journal of Anthropological Archaeology*, 28(1), 55-69.
- Henrich, J. (2004). Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses—the Tasmanian case. *American Antiquity*, 69(2), 197-214.

- Henrich, J. (2015). *The secret of our success: how culture is driving human evolution, domesticating our species, and making us smarter*. Princeton University Press.
- Henrich, J., & Boyd, R. (1998). The evolution of conformist transmission and the emergence of between-group differences. *Evolution and human behavior*, 19(4), 215-241.
- Henrich, J., & Broesch, J. (2011). On the nature of cultural transmission networks: evidence from Fijian villages for adaptive learning biases. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366(1567), 1139-1148.
- Henrich, J., & McElreath, R. (2003). The evolution of cultural evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, & Reviews: Issues, News, & Reviews*, 12(3), 123-135.
- Henrich, J., Boyd, R., Derex, M., Kline, M. A., Mesoudi, A., Muthukrishna, M., ... & Thomas, M. G. (2016). Understanding cumulative cultural evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(44), E6724-E6725.
- Henshilwood, C. S., Marean, C. W., Chase, P., Davidson, I., Gamble, C., Holliday, T. W., ... & Marean, C. W. (2003). The origin of modern human behavior: critique of the models and their test implications. *Current anthropology*, 44(5), 627-651.
- Herrmann, E., Call, J., Hernández-Lloreda, M. V., Hare, B., & Tomasello, M. (2007). Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis. *science*, 317(5843), 1360-1366.
- Herrmann, E., Hernández-Lloreda, M. V., Call, J., Hare, B., & Tomasello, M. (2010). The structure of individual differences in the cognitive abilities of children and chimpanzees. *Psychological Science*, 21(1), 102-110.
- Heyes, C. M. (1993). Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour*, 46(5), 999-1010.
- Heyes, C. M. (1994). Social learning in animals: Categories and mechanisms. *Biological Reviews*, 69, 207-231.
- Heyes, C. M. (1998). Theory of mind in nonhuman primates. *Behavioral and Brain Sciences*, 21(1), 101-114.
- Heyes, C. M., & Galef Jr, B. G. (Eds.). (1996). *Social learning in animals: the roots of culture*. Elsevier.

- Horner, V., & Whiten, A. (2005). Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and children (*Homo sapiens*). *Animal cognition*, 8(3), 164-181.
- Huffman, M. A., & Kalunde, M. S. (1993). Tool-assisted predation on a squirrel by a female chimpanzee in the Mahale Mountains, Tanzania. *Primates*, 34(1), 93-98.
- Hunt, G. R. (1996). Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature*, 379(6562), 249.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2002). Species-wide manufacture of stick-type tools by New Caledonian crows. *Emu*, 102(4), 349-353.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2003). Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1517), 867-874.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2004). The crafting of hook tools by wild New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(Suppl 3), S88-S90.
- Hunt, G. R., Corballis, M. C., & Gray, R. D. (2001). Laterality in tool manufacture by crows. *Nature*, 414(6865), 707.
- Isaac, G.L. (Ed.), 1997. Koobi Fora Research Project. Plio-Pleistocene Archaeology, vol. 5. Oxford University Press, Oxford.
- Johnson-Frey, S. H. (2003). What's so special about human tool use?. *Neuron*, 39(2), 201-204.
- Kaminski, J., Riedel, J., Call, J., & Tomasello, M. (2005). Domestic goats, *Capra hircus*, follow gaze direction and use social cues in an object choice task. *Anim. Behav.* 69, 11-18.
- Kandler, A., & Laland, K. N. (2013). Tradeoffs between the strength of conformity and number of conformists in variable environments. *Journal of theoretical biology*, 332, 191-202.
- Kempe, M., Lycett, S. J., & Mesoudi, A. (2014). From cultural traditions to cumulative culture: parameterizing the differences between human and nonhuman culture. *Journal of theoretical biology*, 359, 29-36.
- Kendal, R. L., Boogert, N. J., Rendell, L., Laland, K. N., Webster, M., & Jones, P. L. (2018).

Social Learning Strategies: Bridge-Building between Fields. *Trends in cognitive sciences*.

Kenward, B., Karlsson, M., & Persson, J. (2011). Over-imitation is better explained by norm learning than by distorted causal learning. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1709), 1239-1246.

Kenward, B., Karlsson, M., & Persson, J. (2011). Over-imitation is better explained by norm learning than by distorted causal learning. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1709), 1239-1246.

Klein, R. G. (2000). Archeology and the evolution of human behavior. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, & Reviews*, 9(1), 17-36.

Klein, R. G. (2008). Out of Africa and the evolution of human behavior. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, & Reviews*, 17(6), 267-281.

Kuhn, S. L. (2012). Emergent patterns of creativity and innovation in early technologies. In *Developments in Quaternary Sciences* (Vol. 16, pp. 69-87). Elsevier.

Laland, K. (2004). Social learning strategies. *Learning and Behavior*, 32, 4-14.

Laland, K. N. (2017). The origins of language in teaching. *Psychonomic bulletin & review*, 24(1), 225-231.

Laland, K. N., & Hoppitt, W. (2003). Do animals have culture?. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, & Reviews: Issues, News, & Reviews*, 12(3), 150-159.

Laland, K. N., & Williams, K. (1997). Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour*, 53(6), 1161-1169.

Laland, K.N. et al. (2011). From fish to fashion: experimental and theoretical insights into the evolution of culture. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 366, 958-968

Lane, D. A. (2016). Innovation cascades: artefacts, organization and attributions. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 371(1690), 20150194.

Legare, C. H. (2017). Cumulative cultural learning: Development and diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(30), 7877-7883.

Liebal, K. (2007). Gestures in orangutans. In *The Gestural Communication of Apes and Monkeys*, J. Call and M. Tomasello, eds. (Mahwah, NJ): Lawrence Erlbaum

- Associates), pp. 69–98.
- Lupfer-Johnson, G., & Ross, J. (2007). Dogs acquire food preferences from interacting with recently fed conspecifics. *Behavioural processes*, 74(1), 104-106.
- Lycett, S. J., Schillinger, K., Kempe, M., & Mesoudi, A. (2015). Approaching learning in the Acheulean: Insights from experiments using handaxe form as a “model organism”. In A. Mesoudi, & K. Aoki (Eds.), *Learning strategies and cultural evolution during the Paleolithic* (pp. 155–166). New York: Springer.
- Lyons, D. E., Young, A. G., & Keil, F. C. (2007). The hidden structure of overimitation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(50), 19751-19756.
- Marzke, M. W. (1997). Precision grips, hand morphology, & tools. *American Journal of Physical Anthropology*, 102(1), 91-110.
- McGrew, W. C. (1987). Tools to get food: the subsistants of Tasmanian aborigines and Tanzanian chimpanzees compared. *Journal of Anthropological Research*, 43(3), 247-258.
- McGuigan, N., & Graham, M. (2010). Cultural transmission of irrelevant tool actions in diffusion chains of 3-and 5-year-old children. *European Journal of Developmental Psychology*, 7(5), 561-577.
- McGuigan, N., Whiten, A., Flynn, E., & Horner, V. (2007). Imitation of causally opaque versus causally transparent tool use by 3-and 5-year-old children. *Cognitive Development*, 22(3), 353-364.
- Meltzoff, A. N. (1988). Infant imitation after a 1-week delay: long-term memory for novel acts and multiple stimuli. *Developmental psychology*, 24(4), 470.
- Menary, R. (2007). Writing as thinking. *Language sciences*, 29(5), 621-632.
- Menary, R. (2015). *Mathematical cognition: A case of enculturation*.
- Menary, R. (Ed.). (2010). *The extended mind*. Mit Press.
- Mesoudi, A. (2011). *Cultural evolution: How Darwinian theory can explain human culture and synthesize the social sciences*. Chicago: University of Chicago Press.
- Mesoudi, A., & O'Brien, M. J. (2008). The cultural transmission of Great Basin projectile-point technology I: an experimental simulation. *American Antiquity*, 73(1), 3-28.

- Mesoudi, A., Chang, L., Dall, S. R., & Thornton, A. (2016). The evolution of individual and cultural variation in social learning. *Trends in ecology & evolution*, *31*(3), 215-225.
- Mesoudi, A., Whiten, A., & Dunbar, R. (2006). A bias for social information in human cultural transmission. *British Journal of Psychology*, *97*(3), 405-423.
- Mithen, S. J. (1996). *The Prehistory of the Mind a Search for the Origins of Art, Religion and Science*.
- Morin, O. (2016). *How traditions live and die*. Oxford University Press.
- Morin, O. (2013). What does communication contribute to cultural transmission?. *Social Anthropology*, *21*(2), 230-235.
- Morgan, T. J., Uomini, N. T., Rendell, L. E., Chouinard-Thuly, L., Street, S. E., Lewis, H. M., ... & Whiten, A. (2015). Experimental evidence for the co-evolution of hominin tool-making teaching and language. *Nature communications*, *6*, 6029.
- Muthukrishna, M., & Henrich, J. (2016). Innovation in the collective brain. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *371*(1690), 20150192.
- Muthukrishna, M., Shulman, B. W., Vasilescu, V., & Henrich, J. (2014). Sociality influences cultural complexity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *281*(1774), 20132511.
- Nagell, K., Olguin, R. S. & Tomasello, M. 1993 Processes of social-learning in the tool use of chimpanzees (Pan troglodytes) and human children (Homo sapiens). *Journal of Comparative Psychology*, *107*, 174 - 186.
- Nagell, K., Olguin, R. S., & Tomasello, M. (1993). Processes of social learning in the tool use of chimpanzees (Pan troglodytes) and human children (Homo sapiens). *Journal of Comparative Psychology*, *107*(2), 174-186.
- Nawroth, C., von Borell, E., & Langbein, J. (2015). 'Goats that stare at men': dwarf goats alter their behaviour in response to human head orientation, but do not spontaneously use head direction as a cue in a food-related context. *Animal cognition*, *18*(1), 65-73.
- Nielsen, M. & Tomaselli, K. 2010 Overimitation in Kalahari Bushman children and the origins of human cultural cognition. *Psychological Science*, *21*, 729-736.
- Nielsen, M. 2006 Copying actions and copying outcomes: social learning through the

- second year. *Developmental Psychology*, 42, 555–565.
- Nielsen, M., & Tomaselli, K. (2010). Overimitation in Kalahari Bushman children and the origins of human cultural cognition. *Psychological science*, 21(5), 729-736.
- Niewoehner, W. A. (2001). Behavioral inferences from the Skhul/Qafzeh early modern human hand remains. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(6), 2979-2984.
- O'Brien, M. J., & Lyman, R. L. (2002a). Evolutionary archeology: Current status and future prospects. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, & Reviews*, 11(1), 26-36.
- O'Brien, M. J., & Lyman, R. L. (2002b). The epistemological nature of archaeological units. *Anthropological Theory*, 2(1), 37-56.
- O'Brien, M. J., Darwent, J., & Lyman, R. L. (2001). Cladistics is useful for reconstructing archaeological phylogenies: Palaeoindian points from the southeastern United States. *Journal of Archaeological Science*, 28(10), 1115-1136.
- O'Brien, M. J., & Bentley, R. A. (2011). Stimulated variation and cascades: two processes in the evolution of complex technological systems. *Journal of Archaeological Method and Theory*, 18(4), 309-335.
- O'Brien, M. J., Buchanan, B., Boulanger, M. T., Mesoudi, A., Collard, M., Eren, M. I., ... & Lyman, R. L. (2015). Transmission of cultural variants in the North American Paleolithic. In *Learning strategies and cultural evolution during the Palaeolithic* (pp. 121-143). Springer, Tokyo.
- O'Brien, M. J., Buchanan, B., Collard, M., & Boulanger, M. T. (2012). Cultural cladistics and the early prehistory of North America. In *Evolutionary biology: mechanisms and trends* (pp. 23-42). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Oakley, K. P. (1961). On man's use of fire, with comments on tool-making and hunting. *Social life of early man*, 31, 176-193.
- Odling-Smee, F. J., Laland, K. N., & Feldman, M. W. (2003). *Niche construction: the neglected process in evolution* (No. 37). Princeton university press.
- Osiurak, F., & Badets, A. (2016). Tool use and affordance: Manipulation-based versus reasoning-based approaches. *Psychological review*, 123(5), 534.
- Osiurak, F., & Heinke, D. (2018). Looking for intoelligence: A unified framework for the

- cognitive study of human tool use and technology. *American Psychologist*, 73(2), 169.
- Osiurak, F., De Oliveira, E., Navarro, J., Lesourd, M., Claidière, N., & Reynaud, E. (2016). Physical intelligence does matter to cumulative technological culture. *Journal of Experimental Psychology: General*, 145(8), 941.
- Pagel, M. (2012). *Wired for culture: The natural history of human cooperation*. Penguin UK.
- Penn, D. C., & Povinelli, D. J. (2007). Causal cognition in human and nonhuman animals: A comparative, critical review. *Annual review of psychology*, 58.
- Penn, D. C., & Povinelli, D. J. (2007). On the lack of evidence that non-human animals possess anything remotely resembling a 'theory of mind'. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 731-744.
- Pika, S. (2007a). Gestures in subadult bonobos (*Pan paniscus*). In *The Gestural Communication of Apes and Monkeys*, J. Call and M. Tomasello, eds. (Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates), pp. 41–67.
- Pollick, A. S., & De Waal, F. B. (2007). Ape gestures and language evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(19), 8184-8189.
- Povinelli, D. J., Nelson, K. E., & Boysen, S. T. (1990). Inferences about guessing and knowing by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 104(3), 203.
- Powell, A., Shennan, S., & Thomas, M. G. (2009). Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science*, 324(5932), 1298-1301.
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978). Does the chimpanzee have a theory of mind?. *Behavioral and brain sciences*, 1(4), 515-526.
- Prokopy, R. J., Papaj, D. R., Aluja, M., & Norrbom, A. L. (2000). Behavior of flies of the genera *Rhagoletis*, *Zonosemata*, & *Carpomya* (Trypetinae: Carpomyina). Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior, 219-252.
- Raihani, N. J., & Ridley, A. R. (2008). Experimental evidence for teaching in wild pied babblers. *Animal Behaviour*, 75(1), 3-11.
- Reber, S. A., Boeckle, M., Szimpl, G., Janisch, J., Bugnyar, T., & Fitch, W. T. (2016). Territorial raven pairs are sensitive to structural changes in simulated acoustic displays of

- conspecifics. *Animal behaviour*, 116, 153-162.
- Rendell, L., Boyd, R., Cownden, D., Enquist, M., Eriksson, K., Feldman, M. W., ... & Laland, K. N. (2010). Why copy others? Insights from the social learning strategies tournament. *Science*, 328(5975), 208-213.
- Richerson, P. J., & Boyd, R. (2005). Not by genes alone.
- Richter, M. R., & Tisch, V. L. (1999). Resource choice of social wasps: influence of presence, size and species of resident wasps. *Insectes sociaux*, 46(2), 131-136.
- Rogers, A. R. (1988). Does biology constrain culture?. *American Anthropologist*, 90(4), 819-831.
- Sanz, C. M., & Morgan, D. B. (2007). Chimpanzee tool technology in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. *Journal of Human Evolution*, 52(4), 420-433.
- Sanz, C. M., Schöning, C., & Morgan, D. B. (2010). Chimpanzees prey on army ants with specialized tool set. *American Journal of Primatology: Official Journal of the American Society of Primatologists*, 72(1), 17-24.
- Sanz, C., Call, J., & Morgan, D. (2009). Design complexity in termite-fishing tools of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Biology Letters*, rsbl-2008.
- Sarooghi, H., Libaers, D., & Burkemper, A. (2015). Examining the relationship between creativity and innovation: A meta-analysis of organizational, cultural, & environmental factors. *Journal of business venturing*, 30(5), 714-731.
- Schillinger, K., Mesoudi, A., & Lycett, S. J. (2014). Copying error and the cultural evolution of “additive” vs. “reductive” material traditions: an experimental assessment. *American Antiquity*, 79(1), 128-143.
- Schillinger, K., Mesoudi, A., & Lycett, S. J. (2015). The impact of imitative versus emulative learning mechanisms on artifactual variation: implications for the evolution of material culture. *Evolution and Human Behavior*, 36(6), 446-455.
- Schmelz, M., & Call, J. (2018). Theory of Mind in Primates and Humans, Comparative Evolution of. *The International Encyclopedia of Anthropology*, 1-10.
- Schulz, L. E., Hoopell, C., & Jenkins, A. C. (2008). Judicious imitation: Children differentially imitate deterministically and probabilistically effective actions. *Child development*, 79(2), 395-410.

- Semaw, S. (2006). *The Oldowan: case studies into the earliest stone age* (pp. 155-222). N. P. Toth, & K. D. Schick (Eds.). Gosport, IN: Stone Age Institute Press.
- Shane, S. (1993). Cultural influences on national rates of innovation. *Journal of Business Venturing*, 8(1), 59-73.
- Shapiro, A. D., Janik, V. M., & Slater, P. J. (2003). A gray seal's (*Halichoerus grypus*) responses to experimenter-given pointing and directional cues. *Journal of Comparative Psychology*, 117(4), 355.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R., & Beck, B. B. (2011). *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. JHU Press.
- Slaa, E. J., Tack, A. J., & Sommeijer, M. J. (2003). The effect of intrinsic and extrinsic factors on flower constancy in stingless bees. *Apidologie*, 34(5), 457-468.
- Slagsvold, T. & Wiebe, K.L. (2011). Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biol. Sci.* 366, 969-977.
- Slater, P. J. B. (1986). The cultural transmission of bird song. *Trends in Ecology & Evolution*, 1(4), 94-97.
- 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(3), 303-333.
- Spencer, K. A., Buchanan, K. L., Goldsmith, A. R., & Catchpole, C. K. (2003). Song as an honest signal of developmental stress in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*). *Hormones and Behavior*, 44(2), 132-139.
- Sperber, D., & Claidière, N. (2008). Defining and explaining culture (comments on Richerson and Boyd, Not by genes alone). *Biology & Philosophy*, 23(2), 283-292.
- Sperber, D., Cara, F., & Girotto, V. (1995). Relevance theory explains the selection task. *Cognition*, 57(1), 31-95.
- Sterelny, K. (2016). Cumulative cultural evolution and the origins of language. *Biological Theory*, 11(3), 173-186.
- Tamariz, M., & Kirby, S. (2015). Culture: copying, compression, & conventionality. *Cognitive science*, 39(1), 171-183.

- Tan, R., & Fay, N. (2011). Cultural transmission in the laboratory: agent interaction improves the intergenerational transfer of information. *Evolution and Human Behavior*, 32(6), 399-406.
- Tanner, J.E., & Byrne, R.W. (1993). Concealing facial evidence of mood: evidence for perspective-taking in a captive gorilla? *Primates*, 34, 451–456.
- Taylor, A., & Greve, H. R. (2006). Superman or the fantastic four? Knowledge combination and experience in innovative teams. *Academy of Management Journal*, 49(4), 723-740.
- Tennie, C., Call, J., & Tomasello, M. (2009). Ratcheting up the ratchet: on the evolution of cumulative culture. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364(1528), 2405-2415.
- Thorndike, E. L. (1898). Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, 2, 1–109.
- Thornton, A. & Clutton-Brock, T. (2011). Social learning and the development of individual and group behaviour in mammal societies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366, 978–987
- Thornton, A. et al. (2010). Multi-generational persistence of traditions in neighbouring meerkat groups. *Proceedings of Biological Science*, 277, 3623–3629
- Thornton, A., & Malapert, A. (2009). Experimental evidence for social transmission of food acquisition techniques in wild meerkats. *Animal Behaviour*, 78(2), 255-264.
- Thornton, A., & McAuliffe, K. (2006). Teaching in wild meerkats. *Science*, 313(5784), 227-229.
- Thornton, A., & Raihani, N. J. (2008). The evolution of teaching. *Animal Behaviour*, 75(6), 1823-1836.
- Tomasello, M. (1999). The human adaptation for culture. *Annual review of anthropology*, 28(1), 509-529.
- Tomasello, M., & Call, J. (1997). *Primate cognition*. Oxford University Press, USA.
- Tomasello, M., & Call, J. (2007). Intentional communication in nonhuman primates. In *The Gestural Communication of Apes and Monkeys*, J. Call and M. Tomasello, eds.

- (Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates), pp. 1–15.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T., & Moll, H. (2005). In search of the uniquely human. *Behavioral and brain sciences*, 28(5), 721-727.
- Tomasello, M., Davis-Dasilva, M., Camak, L., & Bard, K. (1987). Observational learning of tool-use by young chimpanzees. *Human Evolution*, 2, 175–183.
- Tomasello, M., Kruger, A. C., & Ratner, H. H. (1993). Cultural learning. *Behavioral and Brain Sciences*, 16, 495–552.
- Trevarthen, C. (1979). Instincts for human understanding and for cultural cooperation: Their development in infancy. *Human ethology: Claims and limits of a new discipline*.
- Tylor, E. B. (1871). *Primitive culture: Researches into the development of mythology, philosophy, religion, art, & custom*. London: J. Murray.
- Vaesen, K. (2012). Cumulative cultural evolution and demography. *PloS one*, 7(7), e40989.
- Vale, G. L., Davis, S. J., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & Whiten, A. (2017). Acquisition of a socially learned tool use sequence in chimpanzees: implications for cumulative culture. *Evolution and Human Behavior*, 38(5), 635-644.
- Vrba, E. S. (1995). On the connections between paleoclimate and evolution. *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*.
- Wasielewski, H. (2014). Imitation is necessary for cumulative cultural evolution in an unfamiliar, opaque task. *Human Nature*, 25(1), 161-179.
- Weir, A. A., Chappell, J., & Kacelnik, A. (2002). Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*, 297(5583), 981-981.
- Whitehead, H. (1998). Cultural selection and genetic diversity in matrilineal whales. *Science*, 282(5394), 1708-1711.
- Whiten, A. et al. (2009). Emulation, imitation, over-imitation and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 364, 2417–2428.
- Whiten, A. et al. (2016). Cultural diffusion in humans and other animals. *Curr. Opin. Psychol.* 8, 15–21.

- Whiten, A., & Van Schaik, C. P. (2007). The evolution of animal 'cultures' and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1480), 603-620.
- Whiten, A., Caldwell, C. A., & Mesoudi, A. (2016). Cultural diffusion in humans and other animals. *Current opinion in Psychology*, 8, 15-21.
- Whiten, A., Custance, D. M., Gomez, J. C., Teixidor, P. & Bard, K. A. 1996 Imitative learning of artificial fruit processing in children (*Homo sapiens*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*). *J. Comp. Psychol.* 110, 3-14.
- Whiten, A., Horner, V., & de Waal, F. B. M. (2005). Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees. *Nature*, 437(7059), 737-740.
- Whiten, A., Horner, V., Litchfield, C. A., & Marshall-Pescini, S. (2004). How do apes ape?. *Animal Learning & Behavior*, 32(1), 36-52.
- Whiten, A., McGuigan, N., Marshall-Pescini, S., & Hopper, L. M. (2009). Emulation, imitation, over-imitation and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 2417-2428.
- Williamson, R. A., Meltzoff, A. N. & Markman, E. M. 2008 Prior experiences and perceived efficacy influence 3-year-olds' imitation. *Developmental Psychology*, 44, 275 - 285.
- Wood, J. N., Glynn, D. D., Phillips, B. C., & Hauser, M. D. (2007). The perception of rational, goal-directed action in nonhuman primates. *Science*, 317(5843), 1402-1405.
- Worden, B. D., & Papaj, D. R. (2005). Flower choice copying in bumblebees. *Biology Letters*, 1, 504-507.
- Yurk, H., Barrett-Lennard, L., Ford, J. K. B., & Matkin, C. O. (2002). Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour*, 63(6), 1103-1119.
- Zwirner, E., & Thornton, A. (2015). Cognitive requirements of cumulative culture: teaching is useful but not essential. *Scientific reports*, 5, 16781.