

L'INNÉITÉ EST-ELLE LA CANALISATION DU DÉVELOPPEMENT BIOLOGIQUE ?

Valentine Reynaud

IRPHIL

valentine.reynaud@gmail.com

RÉSUMÉ

Comment définir l'innéité si tout trait phénotypique est le produit de la rencontre des gènes et de l'environnement ? Ariew propose d'identifier l'innéité à une propriété empiriquement observable : la canalisation du développement biologique. Cet article montre en quoi cette proposition est à la fois attractive et incomplète. La théorie de l'innéité comme canalisation ne semble opératoire que pour certains traits phénotypiques. L'article conclut ainsi que l'innéité n'est pas toujours identifiable empiriquement mais reste un terme théorique adossé à une conception précise du développement.

ABSTRACT

How can we define innateness if every phenotypic trait is the product of the combination of genes and environment? Ariew purports to identify innateness to an empirically observable property: the canalisation of biological development. This article shows why this theory is both attractive and incomplete. It establishes that the theory of innateness as canalisation is operative only for some traits. It concludes that innateness is not always directly and empirically identifiable as Ariew argues, but remains a theoretic term dependent upon a precise view of development that explores underlying causal mechanisms.

MOTS-CLÉS

Innéité, canalisation, développement, déterminisme génétique, paysage épigénétique, chant des oiseaux, faculté innée du langage.

1 INTRODUCTION

Aujourd'hui, l'innéité renvoie de façon explicite à la détermination génétique. Pourtant, les travaux en génétique n'ont cessé de révéler la complexe interaction entre les gènes et l'environnement dans la production du comportement, révélant par là le caractère problématique de cette notion. D'une part, le déterminisme génétique au sens fort du terme est très rare : à strictement parler, il n'apparaît que dans le contexte des relations entre ADN, ARN et la structure des protéines (Godfrey-Smith, 1999)¹, l'environnement étant toujours requis pour le développement des phénotypes. D'autre part, une compréhension plus faible du déterminisme rend cette notion superflue, dans la mesure où tout trait est en un sens l'expression régulée du génome. Parce que le privilège causal des gènes est difficile à établir pour un grand nombre de traits phénotypiques (Griffiths, 2002), une détermination génétique propre aux traits innés est bien souvent impossible à circonscrire. En somme, si l'on ne peut douter du fait que l'innéité – dans l'hypothèse où ce concept a un sens² – est inscrite dans les gènes, les modalités précises de cette implémentation restent aujourd'hui méconnues.

Dans ce contexte, la proposition du philosophe de la biologie Andre Ariew (1996 ; 1999 ; 2006) apparaît particulièrement intéressante. Ariew redéfinit l'innéité comme la canalisation du développement biologique, c'est-à-dire comme la robustesse du développement d'un trait phénotypique qui se fait en dépit des fluctuations de l'environnement. Selon lui, cette propriété est repérable empiriquement grâce à la biologie du développement. Elle caractérise alors un *type* spécifique de développement que l'on peut identifier sans élucider en détail les processus développementaux en jeu. Ainsi, la théorie de l'innéité comme canalisation a pour ambition de donner un contenu empirique à la détermination génétique qui caractérise les traits innés.

Cet article se donne pour but de montrer en quoi la proposition d'Ariew est à la fois attractive et insuffisante. En d'autres termes, celle-ci semble être opératoire seulement pour certains traits phénotypiques. Si la canalisation peut être une propriété empirique révélatrice de l'innéité (ou une « i-propriété » selon les termes de Mameli & Bateson, 2006), ramener l'innéité à la canalisation suppose résolu des débats empiriques qui sont loin de l'être.

1. Même dans ce contexte cependant, il y a des exceptions, en particulier chez les eucaryotes en vertu de l'épissage alternatif de l'ADN.

2. Certains auteurs aujourd'hui (comme les partisans de la théorie des systèmes développementaux, Oyama (1981) ; Griffiths et Gray (1994)) proposent d'abandonner la notion d'innéité, considérant qu'il est impossible de lui attribuer un sens précis.

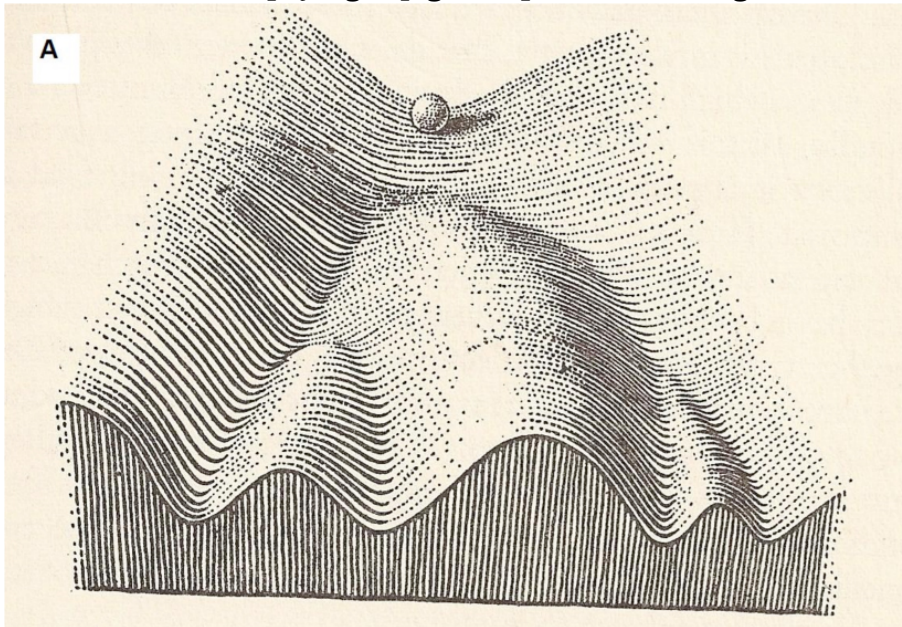
2 L'INNÉITÉ COMME CANALISATION DU DÉVELOPPEMENT BIOLOGIQUE

La théorie de l'innéité comme canalisation du développement prend comme point de départ la proposition de Sober (1999) qui fait d'un trait inné un trait invariant, un trait présent dans un ensemble très large d'environnements. Selon Sober (1999), l'invariance dénote la robustesse de l'apparition de l'état final d'un trait dans le développement. À première vue, l'innéité est donc une invariance qui n'est pas simplement due à la présence d'un paramètre dans tous les environnements dans lesquels le trait se développe, mais elle signifie une *indépendance développementale* vis-à-vis de l'environnement. Par exemple, le nombre de poils chez la mouche peut dépendre de la quantité de nourriture ingurgitée dans certaines espèces et être indépendant de toute condition environnementale dans d'autres (comme la mouche à fruit). Deux espèces de mouches peuvent donc avoir le même nombre de poils dont le développement a pourtant emprunté, dans les deux cas, un chemin différent. La théorie de l'innéité comme invariance dira que le nombre de poils est un trait *inné* chez la mouche à fruit dont le génotype produit ce trait indépendamment de la variation de nourriture ingurgitée. En revanche, ce même trait sera considéré comme *acquis* pour l'espèce où le génotype est susceptible de produire un nombre variable de poils, en fonction de la quantité de nourriture absorbée.

Ariew propose d'améliorer la théorie de l'innéité comme invariance en précisant la notion de robustesse : il convient de distinguer la robustesse de l'état final et celle du chemin développemental lui-même. Autrement dit, il faut poser selon lui deux types de robustesse ou canalisation. Le premier type correspond à l'invariance telle que l'a pensée Sober : dans ce cas, la forme du phénotype adviendra indépendamment de la manière dont elle va se développer. Le second type de robustesse concerne la trajectoire développementale proprement dite. Il exprime l'idée qu'il existe des contraintes sur les chemins que peut prendre le développement. Dans ce second type de robustesse, l'environnement ne détermine pas directement la forme du phénotype. Mais les variations de l'environnement « inscrivent » le développement de certains traits phénotypiques dans un canal qu'il suivra, en dépit des changements environnementaux ultérieurs. Ce second type de robustesse permet d'expliquer la coexistence de différents phénotypes au sein d'une même espèce. Ariew s'inspire ici du biologiste Waddington qui propose de faire appel à la dynamique globale des « systèmes développementaux » pour expliquer comment les gènes et l'environnement interagissent dans la production des phénotypes. Waddington (1957) forge ainsi la notion de « paysage épigénétique » (Figure 1) pour illustrer l'idée que ce sont les propriétés dynamiques du système développemental considéré comme un tout qui expliquent de concert l'apparition du phénotype, et non l'influence d'un ou de quelques paramètres environnementaux ou alléliques spécifiques. Le développement de l'organisme est représenté par la trajectoire d'une balle sur une surface, qui

passé à travers une série d'états phénotypiques. Cette surface est tissée par l'interaction entre différentes ressources développementales dont les gènes et l'environnement. L'effet d'une modification de ces ressources sur le développement d'un phénotype dépend donc de l'état du paysage tout entier : il sera plus ou moins important en fonction de la manière dont le relief (crêtes et montagnes) va influencer la trajectoire de la balle. L'impact phénotypique d'un changement génétique ou environnemental n'est donc pas proportionnel à sa magnitude mais dépend de la structure du système développemental (la forme du paysage).

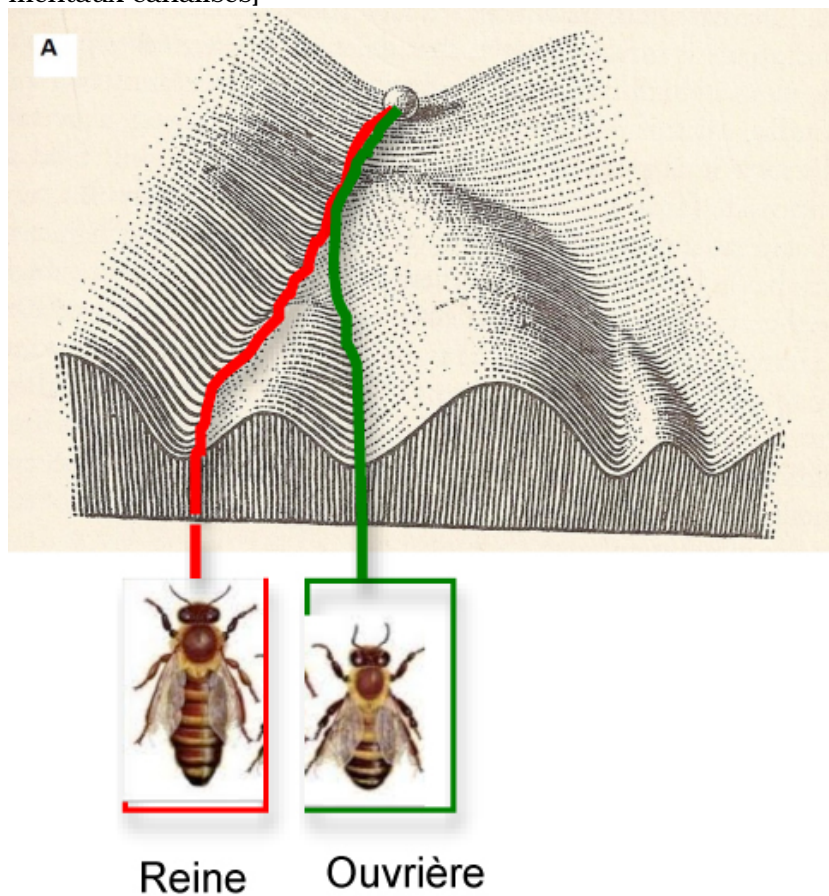
FIGURE 1 – « **Le paysage épigénétique** » de Waddington (1957, 29).



On peut alors représenter le deuxième type de robustesse mis en évidence par Ariew (la canalisation du chemin développemental) à l'aide du paysage épigénétique en prenant l'exemple du phénotype des abeilles (voir Figure 2). Les phénotypes « reine des abeilles » et « ouvrière » dépendent étroitement d'un paramètre environnemental spécifique, à savoir la nourriture que la larve reçoit : la larve qui donnera naissance à une reine est nourrie exclusivement de gelée royale tandis que le miel et le pollen remplacent la gelée royale dans la nourriture des larves qui deviendront des ouvrières. Le développement de ces deux phénotypes est au départ sensible à l'environnement (dépendant de la nourriture ingérée) mais, une fois la nourriture ingérée, il suit un chemin canalisé. Ainsi, pour Ariew, les phénotypes des abeilles ne sont ni totalement innés (car ils dépendent de la nourriture), ni totalement acquis (car la

variation de la nourriture ne fait qu'influencer le chemin que va prendre le développement et produit par conséquent deux phénotypes différents).

FIGURE 2 – **La canalisation du chemin développemental des phénotypes « reine » et « ouvrière » chez les abeilles, représentée à l'aide du paysage épigénétique de Waddington.** [En vert et en rouge, les chemins développementaux canalisés]



Il y a donc selon Ariew deux types d'innéité correspondant aux deux types de canalisation, que je propose de nommer *innéité forte* et *innéité faible*. *L'innéité forte* est une canalisation de l'état final qui spécifie la forme du résultat du développement indépendamment du chemin développemental emprunté. Elle correspond à l'invariance telle qu'elle est définie par Sober. *L'innéité faible* est une canalisation du chemin développemental qu'un ensemble de procédures s'appliquant à des stimulations externes vient activer. Elle dépend davantage de l'environnement dans la mesure où celui-ci détermine quelle

trajectoire le développement va prendre. Elle est alors compatible avec la co-existence de plusieurs phénotypes au sein d'une même espèce. Mais l'environnement ne façonne pas pour autant la forme de l'état final qui reste en un sens prédéfinie : les larves donnent naissance à des reines ou à des ouvrières.

Ainsi, Ariew remplace la dichotomie commune inné / acquis par une trichotomie *inné* (au sens fort) / *activé* (ou inné au sens faible) / *acquis*. Et, selon lui, la biologie du développement permet grâce aux expériences d'isolement qu'elle met en place de différencier directement ces trois *profils* développementaux : la canalisation de l'état final (innéité forte), la canalisation (ou l'activation) du chemin développemental (innéité faible) et l'acquisition. La proposition d'Ariew est attractive car l'innéité peut être détectée empiriquement et directement grâce aux expériences d'isolement menées en biologie du développement, et ce, sans recourir à une analyse détaillée des processus causaux sous-jacents. Si celle-ci s'avère évidemment incontournable pour une explication complète et approfondie du développement, elle n'est pas requise pour fournir une distinction sommaire mais utile entre différents *types* ou *profils* de développement. De surcroît, la proposition d'Ariew est unificatrice : elle vaut tout autant en psychologie qu'en biologie. Elle s'oppose par exemple à la conception de Samuels (2000 ; 2002 ; 2007) qui forge une notion d'innéité spécifique aux sciences cognitives qu'il définit comme caractérisant tout phénotype dont le développement n'est pas explicable par des processus psychologiques. La théorie d'Ariew au contraire ne repose pas sur une partition entre explication biologique et explication psychologique.

3 UN EXEMPLE : LE CHANT DES OISEAUX

Pour illustrer cette trichotomie, Ariew prend l'exemple d'un ensemble d'expériences d'isolement menées sur des oiseaux pour étudier le processus de cristallisation du chant (Gould & Marler, 1991). Ces expériences d'isolement consistent à faire varier les paramètres environnementaux pour observer les effets de ces variations sur le développement du chant. Les résultats expérimentaux sont les suivants (voir Tableau 1). Les oiseaux des espèces de type A bien qu'élevés en silence sont capables de produire spontanément le chant typique de leur espèce. Ce chant est donc hautement *canalisé* contre toute stimulation auditive. Il est *inné* au sens fort du terme. Les oiseaux des espèces de type B sont capables de produire le chant typique de leur espèce en présence d'un chant hétérospécifique ou produit par un ordinateur. Un tel signal auditif, s'il est entendu pendant la période de cristallisation, « inscrit » le développement du chant dans un chemin canalisé. Parce que le chant a besoin d'être déclenché par un signal auditif sans que celui-ci forge le résultat du développement – puisque le chant entendu peut être hétérospécifique et donc différent du chant typique de l'espèce –, il peut être qualifié de chant *activé* et *inné* au sens faible du terme. Enfin, les oiseaux des espèces de type C produisent le chant typique de leur espèce seulement s'ils sont élevés en

<p>Espèces de type A. C'est le cas par exemple des colombes (Lade & Thorpe, 1964) ou des moucherolles (Kroodsma, 1985).</p>	<p>Les oiseaux sont capables de développer le chant typique de leur espèce quand ils sont élevés en silence</p>	<p>Chant inné (innéité forte)</p>
<p>Espèces de type B C'est le cas par exemple des bruant à couronne blanche.</p>	<p>Les oiseaux sont capables de développer le chant typique de leur espèce lorsqu'ils ont entendu un chant d'oiseau quelconque, d'une autre espèce ou produit par un ordinateur.</p>	<p>Chant activé (innéité faible)</p>
<p>Espèces de type C La plupart des espèces dotées d'un chant complexe relèvent des espèces de type C (Baptista & Petrinovich, 1986).</p>	<p>Les oiseaux apprennent le chant typique de leur espèce grâce à l'interaction avec un tuteur vivant.</p>	<p>Chant acquis</p>

TABLE 1 – La théorie de la canalisation (Ariew, 2006) appliquée aux résultats d'expériences d'isolement effectuées sur des oiseaux, tirés des travaux de Gould & Marler (1991).

présence d'un individu conspécifique qui fait office de tuteur. Ce chant peut être, par conséquent, qualifié *d'acquis*.

Si la nature exacte des processus développementaux doit être élucidée pour expliquer pleinement comment le chant se développe dans une espèce particulière, elle n'est pas importante selon Ariew (2006) pour distinguer, à grands traits, les trois *types* d'espèce.

4 L'ANALOGIE AVEC LE LANGAGE

Ariew trace une analogie entre le chant des oiseaux et le langage. Selon lui, oiseaux et enfants sont tous deux capables d'acquérir des capacités linguistiques riches en dépit de la « pauvreté » des signaux auditifs émis par leur communauté linguistique. Ariew reprend l'exemple de Simon (Pinker 1994), un enfant sourd élevé par des parents qui ne le sont pas et qui ont une connaissance très limitée de la grammaire de la langue des signes. En dépit de l'exposition à une langue imparfaite et élémentaire, Simon développe des capacités grammaticales quasi-normales. On retrouve ici l'argument chom-

skyen de la pauvreté du stimulus (Chomsky, 1980) : l'enfant parvient à maîtriser la grammaire complexe de sa langue malgré la pauvreté de l'information disponible dans son environnement linguistique – les phrases effectivement entendues ne contiennent ni instruction grammaticale explicite, ni expérience décisive. Si l'apprentissage du langage est possible, c'est parce que nous possédons un ensemble de principes grammaticaux universels innés³ ainsi qu'un ensemble de paramètres dont la valeur est fixée par la langue de la communauté. Ariew applique alors à la théorie chomskyenne des principes et des paramètres la distinction entre canalisation de l'état final et canalisation du chemin développemental. Il considère d'une part l'acquisition des principes grammaticaux universels comme analogue à celle du chant des espèces de type A. Ces deux compétences se développent indépendamment de tout indice linguistique explicite et sont par conséquent innées au sens fort du terme. La fixation des paramètres d'autre part (l'acquisition de règles spécifiques propres à une langue) est similaire à l'apparition du chant chez les espèces de type B : des indices linguistiques sont requis mais ils restent trop pauvres pour expliquer pleinement ce processus. Ils ne sont pas parfaitement similaires à ce que l'enfant ou l'oiseau est capable de faire. Les paramètres sont donc activés ou innés au sens faible du terme.

5 L'ÉQUIVOCITÉ DE LA CANALISATION

Si elle est particulièrement attractive, la théorie de l'innéité comme canalisation est en réalité incomplète. Elle ne semble opératoire que pour un certain type de traits phénotypiques, ceux pour lesquels la canalisation est empiriquement univoque. Elle reste néanmoins incapable de statuer sur l'innéité des autres traits pour lesquels une analyse plus poussée des processus causaux sous-jacents semble indispensable.

La théorie d'Ariew apparaît pertinente pour les traits capables de se développer dans un environnement qui peut être réduit expérimentalement à des conditions pauvres ou « vitales ». Par « conditions vitales », j'entends des paramètres environnementaux qui conditionnent la survie en laboratoire de l'organisme, comme l'oxygène, la gravité, la chaleur, la nourriture ou la lumière⁴. Pour ces traits-là en effet, il est possible de constater empiriquement et de façon univoque leur indépendance développementale qui n'est autre qu'une dépendance vis-à-vis d'un environnement « vital » artificiel. Il est alors possible d'utiliser la distinction entre innéité forte et innéité faible pour classer ces traits en montrant la dépendance de certains à un paramètre « vital

3. Ces principes contiennent une spécification de toutes les structures et opérations syntaxiques pouvant être réalisées dans une langue quelconque.

4. Remarquons que cette définition des conditions « vitales » reste, bien sûr, très restrictive (et donc discutable) dans la mesure où elle ignore la fitness réelle de l'individu. Elle ne s'intéresse qu'à la survie d'un organisme dans les conditions artificielles du laboratoire.

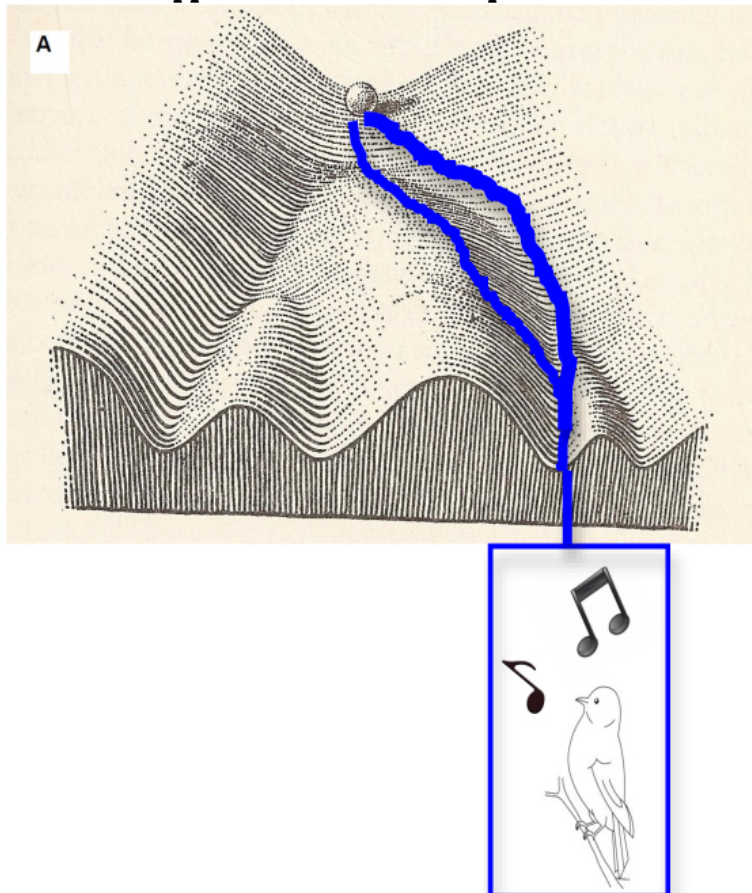
» spécifique. Le chant des espèces de type A manifeste ainsi une indépendance développementale, dans la mesure où il se développe en silence (alors que dans d'autres espèces d'oiseaux proches, l'absence d'un environnement linguistique suffit à stopper le développement du chant). Il n'a alors besoin que d'un environnement « vital » pour apparaître. En ce sens, Ariew a raison d'affirmer qu'il est *canalisé* et *inné* au sens fort du terme⁵. Il en est de même pour les phénotypes des abeilles qui manifestent une indépendance développementale. Mais puisque l'on peut montrer expérimentalement leur dépendance à un paramètre « vital » spécifique (en l'occurrence, la nourriture), Ariew a raison d'affirmer qu'ils empruntent un *chemin canalisé* et qu'ils sont, par conséquent, innés seulement au sens faible du terme.

En revanche, la théorie d'Ariew apparaît bien plus problématique pour les traits sensibles à un environnement plus riche, qui ne peut se réduire à des conditions seulement « vitales ». Il est ainsi plus difficile de constater empiriquement l'indépendance du développement vis-à-vis d'un tel environnement car il y a une covariation entre le développement du trait et les paramètres environnementaux. Dans les espèces de types B et C, il y a à la fois une sensibilité à l'environnement et une robustesse de l'apparition de l'état final. Les deux chants requièrent un signal auditif mais chacun réagit différemment à la qualité de l'environnement : le chant de type B tolère plus de diversité dans le paramètre auditif que celui de type C. Le premier est dit *activé* par Ariew et le second *acquis*. Mais si les deux ont besoin d'être déclenchés par un paramètre environnemental, comment distinguer entre ces deux types de robustesse sans analyser plus avant l'incidence que ce paramètre a sur le contenu du chant ? Lorsque le paramètre environnemental se ramène à un paramètre « vital » (tel qu'on l'a défini), il semble possible de voir en quoi celui-ci ne façonne pas la forme ou le contenu de l'état final. La nourriture par exemple permet de sélectionner un chemin développemental particulier et donc de choisir entre deux phénotypes sans en modifier leur forme qui est prédéfinie. Le cas du chant des oiseaux de type B paraît plus complexe. Le signal environnemental est jugé par Ariew nécessaire mais trop pauvre pour expliquer le développement du chant produit. Mais est-ce si évident ? Peut-on attester de cette pauvreté sans une analyse plus poussée de l'influence réelle que le chant entendu a sur le contenu du chant produit comme le prétend Ariew ? Si la seule chose que l'on observe est la robustesse de l'état final, à savoir la production du chant typique d'une espèce, le chemin développemental pourrait être canalisé ou non (voir Figure 3). En d'autres termes, dans les espèces de type B, le chant pourrait tout aussi bien être considéré comme *acquis* ou *appris*.

Les jugements en matière d'innéité reposent sur la distinction entre un processus qui ne fait que déclencher ou activer le chant et un processus qui façonne le contenu du chant. Cependant cette distinction reste ambiguë

5. Cette affirmation rejoint la position de l'éthologue Lorenz (1965).

FIGURE 3 – **La compatibilité de l'invariance de l'état final avec deux chemins développementaux dont l'un pourrait être canalisé et l'autre non.**



(Stich, 1975). Cela signifie-t-il que le chant entendu qui déclenche le développement du chant ne contient aucune information ? Ne participe-t-il en rien au façonnage du chant produit ?

Ainsi, il semble possible de tirer des conclusions relatives à l'innéité directement à partir des expériences citées par Ariew seulement pour certains traits, ceux pour lesquels la manifestation empirique de la canalisation est univoque. Pour les autres traits, il apparaît indispensable d'affiner l'analyse, en interrogeant par exemple le degré de similarité du chant entendu et du chant conspécifique dans le cas des espèces de type B : le chant se développe-t-il toujours en présence d'un chant très différent (non seulement par la forme des syllabes mais également en organisation) ? Par exemple, le seul chant que le pinson des arbres est capable d'apprendre est celui du pipit

des arbres qui lui est fortement similaire (Thorpe, 1958 ; Catchpole & Slater, 2008). Si le développement du chant a besoin de ressembler au chant entendu dans ce cas-là, c'est peut-être parce qu'il informe le contenu du chant produit. En outre, la capacité qu'ont les oiseaux d'apprendre le chant d'une autre espèce dépend de la façon dont ils y sont exposés. Les bruants à couronne blanche par exemple ne sont pas capables d'apprendre le chant des bengalis rouges s'il est présenté dans des enregistrements. En revanche, ils l'apprennent s'ils sont élevés avec eux (Baptista & Petrinovich, 1986). Enfin, les jeunes bruants à couronne blanche gazouillent plus en réponse au chant conspécifique qu'aux autres chants. Ils semblent capables de reconnaître ce chant très tôt dans le développement. Si le chant se développe en présence de divers chants (chant conspécifique compris), que doit-on considérer comme inné ? Selon Nelson & Marler (1993), si les bruants chanteurs restent incapables d'apprendre le chant des bruants des marais à partir d'enregistrements (alors qu'ils ne semblent pas avoir besoin d'interaction sociale pour apprendre le leur), c'est bien parce qu'il existe un *filtre inné* destiné à exclure les chants des autres espèces et qui prédéterminerait la forme des syllabes et l'organisation du chant à apprendre. Leur argumentation va ainsi à l'encontre de celle d'Ariew. En somme, il existe des cas intermédiaires⁶ entre les cas B et C (regroupés dans le Tableau 2 sous l'appellation « chants des espèces de type B' ») pour lesquels la théorie de l'innéité comme canalisation est problématique.

En conséquence, l'analogie avec le langage n'est pas correctement dessinée par Ariew. Le langage relève en effet plutôt d'un cas intermédiaire, analogue aux chants des espèces de type B'. D'une part, l'acquisition de la compétence grammaticale n'est pas équivalente à celle du chant des espèces de type A. Parler de « faculté innée de langage » ne sous-entend jamais que le langage doive se manifester dans un environnement qui en est dépourvu⁷. Cela signifie que l'environnement linguistique dans lequel le langage se développe, bien que nécessaire à l'apprentissage du langage, ne fournit pas un modèle de la langue. D'autre part, la fixation des paramètres n'est pas nécessairement comparable au cas du chant des espèces de type B. Pour Ariew, le stimulus linguistique ne joue qu'un rôle déclencheur sans intervenir dans le contenu de l'état final. Or, il existe une conception alternative selon laquelle la stimulation environnementale (les phrases entendues par l'enfant) donne une information réelle qui permet de fixer les paramètres (Gibson & Wexler, 1994) et donc façonne en un sens leur contenu.

6. Je remercie Filipe Drapeau-Contim pour avoir attiré mon attention sur ce point.

7. Voir Reynaud (2013).

Traits phénotypiques	Paramètres environnementaux	Canalisation de l'état final	Canalisation du chemin développemental	Innéité
Chant des espèces de type A	Conditions « vitales »	Oui	Oui	Oui (innéité forte)
Phénotype des abeilles	Conditions « vitales »	Non	Oui	Oui (innéité faible)
Chant des espèces de type B	Chants hétérospécifiques	?	?	?
Chant des espèces de type B' Langage	Chants hétérospécifiques + chant conspécifique	?	?	?
Chant des espèces de type C	Tuteur vivant (De nombreux oiseaux sont en réalité capables d'apprendre un chant hétérospécifique s'ils sont en présence d'un tuteur vivant)	Non	Non	Non (acquisition)

TABLE 2 – Les limites de la théorie de l'innéité comme canalisation

6 L'INNÉITÉ, UN TERME THÉORIQUE

Selon Ariew (2006), l'identification des profils développementaux est indépendante de toute analyse causale des processus développementaux répondant à la question : comment les oiseaux acquièrent-ils leur chant ? Voici ce qu'il affirme :

[I]l est important de déterminer l'exacte nature de ce qui active (*trigger*) le chant des espèces de type B si l'on veut expliquer pleinement comment ce chant se développe. Mais la nature exacte de ce qui active le chant n'est pas importante pour pouvoir distinguer le chant des espèces de type B et celui des espèces de type C (à moins qu'une meilleure connaissance de ce qui active le chant révèle qu'il contient un ensemble plus riche d'informations auquel la croissance pourrait être sensible)

La discussion ci-dessus montre que, pour un grand nombre de traits, une analyse comparative du contenu informationnel des expériences et de l'état final se révèle nécessaire pour être capable d'attester de la pauvreté du stimulus et de statuer sur leur innéité. Il n'est donc pas possible sans dévoiler la trajectoire développementale du trait en question (et donc sans en identifier les processus causaux) de savoir si l'environnement est nécessaire mais incapable de contribuer à son acquisition (Reynaud, 2011 ; 2013). Le débat contemporain sur l'innéisme linguistique porte effectivement sur le rôle joué par les paramètres environnementaux dans l'apprentissage du langage dont l'élucidation n'est pas indépendante d'une conception du développement (Reynaud, 2014). L'innéisme chomskyen repose ainsi sur une théorie maturationnelle du développement ; la position anti-innéiste rivale voit le développement comme une construction (Tomasello, 2003). De la même manière, dans le cas des chants des oiseaux, seule une analyse poussée des processus développementaux et des ressources développementales (y compris des ressources « non évidentes », comme les cris autoproduits par l'oisillon, les cris des autres oisillons, des parents et des autres conspécifiques ou l'interaction sociale non vocale avec eux (Johnston, 1988)) permettra de statuer sur leur innéité. Ainsi, la canalisation lorsqu'elle est attestée empiriquement est indéniablement une manifestation de l'innéité. Mais pour de nombreux traits elle reste difficile à distinguer de la robustesse de l'acquisition. Parce que ceux-ci sont à la fois canalisés et hautement sensibles à l'environnement, les jugements en matière d'innéité ne semblent pas indissociables d'une histoire causale approfondie retraçant la trajectoire développementale d'un trait. L'innéité n'est donc pas toujours identifiable empiriquement et directement mais elle reste un terme théorique adossé à une conception précise du développement.

BIBLIOGRAPHIE

- Ariew, A. (1996) « Innateness and canalisation ». *Philosophy of Science*, 63, 19-27.
- Ariew, A. (1999) « Innateness is canalization : In defense of a developmental account of innateness ». In V. Hardcastle (Ed.) *Where Biology Meets Psychology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Ariew, A. (2006) « Innateness ». In M. Matthen, & C. Stevens (Eds.) *Handbook of the Philosophy of Science*, vol. 3, (pp. 1-18). Cambridge MA, MIT Press.
- Baptista, L. & Petrinovich, L. (1986) « Song development in the white-crowned sparrow : social factors and sex differences », *Animal Behaviour*, 34(5), p. 1359-1371.
- Catchpole, C.K. & Slater, P.J.B. (2008) *Bird Song. Biological Themes and Variations*. Cambridge, Cambridge University Press, 2nd Edition.
- Chomsky, N. (1980) *Règles et représentations*. trad. A. Khim, Paris, Flammarion, 1985.
- Gibson, E., & Wexler, K. (1994) « Triggers ». *Linguistic inquiry*, 25, 407-454.
- Godfrey-Smith, P. (1999). « Genes and codes : lessons from the philosophy of mind ». In V. Hardcastle (Ed.) *Where Biology Meets Psychology*. Cambridge MA, MIT Press.
- Gould, J & Marler, P. (1991) « Learning by instinct ». In D. Mock (ed.) *Behavior and Evolution of Birds*. San Francisco, CA : Freeman, pages 4-19.
- Griffiths, P. (2002) « What is innateness ? ». *The Monist*, 85 (1), 70-85.
- Griffiths, P. & Gray, R. (1994) « Developmental Systems and Evolutionary Explanation ». *The Journal of Philosophy*, Vol 91, No. 6 (Jun., 1994), 277-304.
- Johnston, T.D. (1988) « Developmental explanation and the ontogeny of birdsong : nature/nurture redux ». *The Behavioral and Brain Sciences*, 11, 4, 617.
- Kroodsma, D. E. (1985) « Development and use of two song forms by the Eastern phoebe ». *Wilson Bull.*, 97, 21-9.
- Lade, B. & Thorpe, W.H. (1964) « Dove Songs as Innately Coded Patterns of Specific Behaviour », *Nature*, 202, 1964, p. 366-368.
- Lorenz, K. (1965) *Evolution and modification of behavior*. Chicago, University of Chicago Press.
- Mameli, M. & Bateson, P. (2006) « Innateness and the sciences », *Biology and Philosophy*, 21, 155-188.

Nelson, D.A. & Marler, P. (1993) « Innate recognition of song in white-crowned sparrows : a role in selective vocal learning? » *Anim. Behav.*, 46, 806–8.

Oyama, S. (1985) *The Ontogeny of Information*. Cambridge : Cambridge University Press.

Pinker, S. (1994) *The Language Instinct : How the Mind Creates Language*. New York : HarperCollins.

Reynaud, V. (2010) « Faut-il renoncer à la notion d'inné ? » *REPHA*, 2.

Reynaud, V (2013). « L'innéité à l'épreuve de la complexité du développement » in Forest, D. (dir.) *L'innéité aujourd'hui*, Les éditions matériologiques.

Reynaud, V (2014) « Can innateness ascriptions avoid tautology? » in *Philosophia Scientiae*, 18(3).

Sober, E. (1999) « Innate knowledge ». *The Routledge Encyclopedia of Philosophy*, 4, 794–797.

Stich, S. (1975) « The idea of innateness ». In S. Stich (Ed.) *Innate Ideas*, vol. University of California Press, (pp. 1-22).

Thorpe, W. H (1958) « The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch », *Fringilla coelebs. Ibis*, 100, 535–70.

Tomasello, M. (2003). *Constructing a Language. A usage-based Theory of Language Acquisition*. Harvard University Press.

Waddington, C.H. (1957) *The Strategy of the Genes*. London, Allen & Unwin, LTD.