

ARTICLE

Quelle place pour l'expérimentation en éthologie ?

Michel Kreutzer*

Laboratoire « Éthologie, Cognition, Développement », Université Paris Nanterre, 92400 Nanterre, France

Reçu le 21 juin 2023

Résumé – La démarche expérimentale est au centre de mes réflexions depuis mon baccalauréat « sciences ex ». Formé aux neurosciences, j'ai très vite choisi l'éthologie de terrain, pensant échapper à certaines démarches expérimentales et m'offrir des activités de recherche plus respectueuses de la vie animale. Aujourd'hui, je dois constater que cette option n'aboutit pas forcément à ce que j'avais imaginé. J'ai été à la fois le témoin et l'acteur de pratiques qui méritent attention. Ce parcours, jalonné par une évolution des conceptions de nos relations avec les êtres animés, me conduit à questionner les éthiques, parfois contradictoires, de l'action et de la connaissance.

Mots clés : expérimentation, neurosciences, éthologie, éthique de l'action, éthique de la connaissance

Abstract – **Which place has experimentation in ethology?** The experimental approach has been at the center of my thoughts since my baccalaureate of “experimental sciences”. Trained in neurosciences, I very quickly chose the field of ethology, thinking I would escape certain experimental approaches and offer myself research more respectful of animal life. Today, I have to note that this option did not necessarily lead to what I had imagined. I have been both the witness and the actor of practices that deserve attention. This path, punctuated by an evolution of the conceptions of our relations with living beings, leads me to question the ethics, sometimes contradictory, of action and knowledge.

Keywords: experimentation, neurosciences, ethology, ethics of action, ethics of knowledge

Introduction

Observer et expérimenter afin de tester des hypothèses élaborées à partir d'ensembles théoriques et conceptuels, voilà bien le lot commun des scientifiques. Cependant, selon sa discipline, chacun de nous en réalise une pratique singulière. C'est le témoignage de mon expérience en biologie animale que je vais commenter ici. La démarche expérimentale, je l'ai découverte lors de mon année de baccalauréat. À cette époque les classes terminales étaient subdivisées en trois séries : philosophie, mathématiques élémentaires et sciences expérimentales, appellations souvent raccourcies en « philo », « math élém » et « sciences ex ». C'est cette dernière série que j'avais choisie. Ensuite, durant mes études supérieures en biologie, et plus tard lors de recherches en neurosciences, j'ai vite compris, et ressenti, que les activités scientifiques avec les animaux, notamment ceux dits supérieurs, oiseaux ou mammifères, présentent des aspects bien particuliers. Les travaux qui utilisent des espèces que la loi désigne aujourd'hui comme sensibles, celles qui perçoivent de la douleur, n'ont pas

cessé d'être questionnés. C'est maintenant devenu une obligation pour de nombreuses études d'obtenir préalablement à leur mise en œuvre l'autorisation d'un comité d'éthique auprès duquel on doit non seulement justifier leur intérêt, mais également souligner l'attention particulière qui sera portée au bien-être des animaux dans ces études.

Mon expérience de la neurophysiologie

J'ai réalisé mes « premiers pas » dans le domaine de la recherche en 1970 dans un laboratoire parisien de neurophysiologie, l'Institut Marey, dirigé par Alfred Fessard, professeur au Collège de France, au sein de l'équipe conduite par son épouse Denise Albe-Fessard, professeure à la Faculté des Sciences de Paris. Là, de nombreux chercheurs, parmi lesquels figuraient Jean-Marie Besson et Gisèle Guilbault, étudiaient la somesthésie, en exploraient les voies, les centres, les neuromédiateurs, et les dysfonctionnements, notamment les mécanismes nociceptifs susceptibles d'engendrer des douleurs. À l'époque, « le chat » était le modèle animal privilégié d'un grand nombre de laboratoires. J'ai donc

*Auteur correspondant : michel.lucien.kreutzer@gmail.com

appris comment l'opérer, et expérimenter sur ce que l'on nommait des « préparations » aiguës ou chroniques, selon la durée courte ou longue de l'étude. Précédemment, durant ma formation, les seules espèces sur lesquelles j'avais appris à réaliser des travaux de physiologie étaient des grenouilles, des souris, des rats et des lapins. J'ai découvert qu'il n'était « psychologiquement » pas facile d'expérimenter sur des animaux aussi familiers que les chats, la plupart des chercheurs en étaient bien conscients. Mais ce qui nous permettait de passer outre à nos états d'âme et à nos résistances peut se résumer ainsi : nous travaillions à améliorer le bien-être d'humains qui souffrent et vivent dans des conditions particulièrement difficiles, nous œuvrions au bien-être de nos semblables.

Il allait de soi que pour des raisons éthiques, il était exclu d'exposer nos semblables à des essais de recherche fondamentale. Il était donc admis que de telles expérimentations devaient d'abord être réalisées sur des animaux du fait des risques opératoires et des effets indésirables que peuvent provoquer de nouvelles substances pharmacologiques. Je me dois cependant de préciser, afin qu'il n'y ait pas d'ambiguïté, que les expériences conduites ne généraient pas de douleurs chez ces animaux. La stimulation utilisée était juste une légère gêne nociceptive provoquée au niveau d'un nerf sous cutané. L'objectif était d'identifier les voies et les mécanismes qui, à différents niveaux, périphérique, médullaire et cérébral, filtraient les messages nociceptifs, afin de pouvoir renforcer des inhibitions, et de diminuer les sensations qui, dans d'autres situations, provoquent des douleurs.

Durant mes études de biologie et de physiologie à la Faculté des Sciences de Paris, communément appelée « Jussieu », « le quai Saint Bernard » ou encore « la Halle aux vins », j'avais toujours été attiré par le fonctionnement complexe du système nerveux, véritable centre de commandement qui procède à notre perception du monde, nos actions, nos émotions, nos pensées, notre conscience. Mais passer de l'enseignement, de la théorie, des schémas explicatifs et de l'analyse des publications scientifiques à l'expérimentation elle-même sur des chats, constituait un grand saut dont je n'avais mesuré ni l'importance, ni ma capacité à l'assumer. Quand bien même j'avais déjà réalisé en travaux pratiques des opérations sur des animaux. Pourquoi un chat méritait-il plus de respect qu'un autre animal ? Était-il plus beau, plus intelligent ? Et pourquoi un être plus attractif, ou plus intelligent devait-il bénéficier d'un traitement de faveur ? On pouvait également renverser la question et se demander pourquoi un lapin, un rat ou une souris, ne suscitaient pas la même empathie qu'un chat. La réponse, que je considérais comme la plus satisfaisante, présumait que, cette espèce nous procurant de l'affection, c'est avec une certaine culpabilité que nous trahissions un contrat de confiance entre elle et nous. Aujourd'hui, bien d'autres espèces sont entrées dans nos espaces domestiques, et bénéficient de notre empathie au titre d'animaux de loisir. Mais, comme nous le verrons, les arguments affectifs n'épuisent pas les raisons de nos réticences à expérimenter sur les animaux.

Mais revenons à mon DEA, ma motivation pour l'expérimentation neurophysiologique s'avérant peu convaincante, j'ai quitté Marey après la soutenance du travail que j'y avais effectué pour obtenir ce diplôme.

Le choix de l'éthologie

Je ne partais pas vers l'inconnu, même si j'allais connaître une autre aventure. Il se trouve qu'à cette époque l'éthologue Rémy Chauvin avait quitté Strasbourg pour l'Île-de-France afin de créer un laboratoire d'étude du comportement animal ([Thierry & Kreutzer, 2021](#)). Il venait d'être nommé professeur au sein de la très « remuante » Faculté des Lettres et de Sciences Humaines et Sociales de Nanterre, pour y promouvoir un enseignement de psychophysiologie dans le département de psychologie dirigé par le psycho-clinicien Didier Anzieu. Chauvin m'a proposé d'y être chargé de cours dès la rentrée suivante, afin d'encadrer des travaux pratiques de psychophysiologie. Les divers types de travaux pratiques que nous organisions étaient très similaires à ceux que le psycho-physiologiste Vincent Bloch avait mis au point à la Faculté des Sciences de Paris puis à celle de Lille. À Nanterre, certaines pratiques d'enseignement impliquant l'utilisation d'un animal furent rapidement mises en question par nos étudiants. Devant leur vive répulsion, nous avons bien vite abandonné la « manip » sur le nerf de grenouille, qui nécessitait de « sacrifier » des batraciens pour étudier la propagation des influx nerveux. En revanche, l'étude de l'apprentissage dans un labyrinthe avec des rongeurs bénéficiait d'un tel intérêt que nous avons gardé très longtemps un élevage de souris.

Mais, pour nos étudiants, et les éthologues, le cadre de vie idéal pour les animaux était celui qu'offre la nature, là où on a l'habitude de dire qu'ils vivent « libres et sauvages ». Exister sans contrainte, voire nus au milieu de la nature, était un mode de vie magnifié et revendiqué par de nombreuses communautés durant les années 60. Ce goût, parfois encore vivace, pour une vie libre et spontanée est cependant curieux si l'on réfléchit à l'importance que la psychologie accorde aux sciences de l'éducation. Il reste que ces désirs de liberté ont dû jouer en faveur du succès rencontré alors par l'éthologie de Konrad Lorenz et de Niko Tinbergen qui seront « nobélisés » en 1973 ([Lorenz, \[1958\] 1974](#); [Tinbergen, \[1951\] 1980](#)). Ces auteurs expliquaient en effet que c'est en milieu naturel, et non au laboratoire, que le comportement animal doit être étudié, car il est le produit d'une adaptation évolutive, d'une sélection naturelle, au même titre que la morphologie et la physiologie. Ces principes s'opposaient à ceux des behavioristes pour qui le comportement était le résultat de réflexes conditionnés, d'apprentissages que l'on étudiait en laboratoire sur des animaux d'élevage dans des cages produisant des stimuli auxquels ils répondaient.

L'éthologie offrait une manière originale de comprendre scientifiquement les mécanismes du comportement des animaux dans le respect de leur vie de relation en milieu naturel. Il y avait là de quoi enchanter de jeunes chercheurs épris d'une nouvelle éthique d'observation et

d'expérimentation « douce », plus naturaliste que les précédentes. C'est donc sans hésitation que j'ai choisi d'étudier les vocalisations des oiseaux chanteurs. Rémy Chauvin, en son nouveau laboratoire, venait d'accueillir Jean-Claude Brémond, chercheur au CNRS, formé au laboratoire INRA d'acoustique animale de René-Guy Busnel à Jouy-en-Josas. Brémond venait de soutenir une thèse très remarquée sur la communication acoustique du rouge-gorge (Brémond, 1968). Il maîtrisait d'une part les nouvelles technologies de manipulation et de synthèse du son, permettant de modifier et de créer des signaux, et d'autre part de méthodes pour analyser et quantifier les réactions des oiseaux à la diffusion de ces signaux, regroupées sous la dénomination « réaction territoriale ». Cette dernière n'étant que la réponse habituelle d'un mâle quand un congénère s'introduit dans l'espace où il vit. Ces approches avaient l'avantage de fournir de nouveaux modèles naturalistes pour interroger la validité des théories éthologiques (Kreutzer, 2017).

Nos travaux ont rapidement permis de constater l'inanité de certaines conceptions des objectivistes Lorenz et Tinbergen, tels les déclencheurs et les mécanismes innés de reconnaissance. Nous constatons l'intérêt de plutôt souscrire aux idées du théoricien de la communication Shannon (1948) afin de comprendre la forme et les modes de communication acoustique. Nous avons adopté leur lot de concepts tels que codage, décodage, canal de transmission, redondance... J'ai compris que la recherche, et en grande partie son côté ludique, consiste parfois à prendre en défaut les conceptions communément admises, plutôt que de confirmer par une énième expérience ou observation ce qui est ressassé par tout le monde.

Expérimenter et créer des conditions favorables à l'observation

C'est durant la décennie 80 que Brémond et moi avons pris conscience de la gêne que pourrait occasionner aux oiseaux ces études si elles étaient réalisées à grande échelle. Les progrès de la miniaturisation du matériel acoustique de terrain permettaient à des entreprises d'offrir à tout un chacun la possibilité de diffuser des chants en nature afin d'observer les réactions territoriales d'oiseaux chanteurs. Lors de nos expérimentations, nous ne dérangions un individu pas plus de deux fois lors d'une saison de reproduction. Car leurrer un oiseau en contrefaisant l'intrusion d'un compétiteur sur son territoire ne va pas sans le stresser. Contrefaire les aléas de la vie en nature fait supporter à l'animal un lot de déplaisir, voire l'accentue si on le renouvelle trop souvent. Nous nous posons de nombreuses questions, qui restent d'actualité. En effet, si des milliers de personnes se livrent plusieurs fois par mois à ce genre de diffusion sur une pléthore d'individus, qu'advient-il de leur tranquillité ? Faut-il, au nom d'une éthique naturaliste, réserver ces pratiques aux seuls éthologues ? Et, si oui, qui accordera des droits ? Ou bien faut-il se placer résolument du côté de l'animal et lui accorder des droits le préservant de toute recherche

expérimentale ? Voici, bien avant l'heure des comités d'éthique, les interrogations auxquelles nous ne savions répondre.

Il existe bien d'autres pratiques qui étaient considérées autrefois comme anodines, et qui mériteraient d'être questionnées à la faveur de l'évolution de nos sensibilités quant aux égards que nous devons aux animaux. Par exemple, on sait qu'aujourd'hui les ornithologues s'interrogent sur les conséquences du baguage des oiseaux. Pratiques cependant indispensables si l'on désire suivre des individus afin d'en retracer l'histoire particulière. Heureusement, le Muséum National d'Histoire Naturelle réserve depuis longtemps cette activité à des personnes dûment autorisées, possédant une formation qui délivre un diplôme de bagueur.

Nous avons tous constaté que la littérature éthologique vante, à juste titre, les travaux pionniers de Kawamura (1959) et d'Imanishi (1961) ainsi que ceux de Jane Goodall (Goodall & van Lawick, 1967) qui ont permis de progresser en primatologie. Afin de pouvoir observer facilement les relations entre individus, les japonais attiraient les macaques sur une plage de l'île Koshima en leur fournissant des patates douces, et Jane Goodall plaçait des bananes en lisière de forêt à Gombe. Mais on ne prête pas attention au fait que ces méthodes d'observation contreviennent à une règle écologique très simple, affichée aujourd'hui dans tous nos parcs et jardins, à savoir qu'il est interdit de donner de la nourriture aux animaux. Il va de soi que ces interventions en nature modifient le mode de vie des animaux et que les interprétations des chercheurs doivent en tenir compte.

Si je souligne ces cas, avec un malin plaisir, c'est pour mieux montrer les ambiguïtés que recèle le terme d'expérimentation. Si on entend par là une situation créée par le chercheur pour permettre une observation, alors les études sur les macaques et les chimpanzés étaient bel et bien des expérimentations, mais si on réserve ce titre à des études qui auraient eu pour but de valider (ou invalider) des hypothèses issues d'un système théorique, alors elles n'en étaient pas vraiment.

L'éthologie de retour en laboratoire

L'évolution des questions posées en éthologie m'a conduit à revenir expérimenter en laboratoire vers la fin des années 80. Il s'agissait de comprendre les préférences acoustiques des femelles d'oiseaux chanteurs. Pendant très longtemps, les auteurs ont limité l'étude des fonctions du chant aux seules productions et activités des mâles. En Europe, ce sont essentiellement eux qui chantent, et leurs vocalisations sont supposées, notamment depuis Darwin, influencer la reproduction des femelles et leurs choix de partenaires. Mais hélas, lors de la diffusion de chants en nature elles ne réagissent que très rarement. Au début des années 1980 de nouvelles méthodes ont permis de mettre en évidence quels chants et quelles caractéristiques vocales avaient leurs préférences. Pour en comprendre les raisons sur le plan théorique et conceptuel, ce n'était plus à la

théorie de la communication de Shannon que nous devons nous référer mais à celle de la sélection sexuelle de Charles Darwin (1871) revisitée par Ronald Fisher (1930). Mais de tels tests nécessitaient de capturer les femelles en nature puis, sous implant d'œstradiol, de mesurer le nombre de postures de copulation qu'elles manifestaient à l'écoute des signaux que nous diffusions en l'absence d'un congénère. Le retour au laboratoire était une situation paradoxale pour un chercheur qui faisait de l'éthologie un moyen idéal pour éviter de soustraire les animaux à la nature. Pour des raisons éthiques, mais aussi techniques, nous avons abandonné les captures d'oiseaux sauvages et nous avons préféré étudier une espèce domestique, le canari. Il a été loisible de montrer que les vocalisations préférées étaient aussi celles qui demandaient le plus de vélocité de la syrinx, organe du chant chez les oscines (Suthers *et al.*, 2012), et que les femelles étaient actives et prenaient souvent l'initiative des appariements.

Aujourd'hui l'éthologie ne se différencie plus guère de la psychologie animale qui, de son côté, a toujours étudié des animaux dans des situations expérimentales contraignantes en laboratoire. Alliée aux neurosciences, elle s'interroge bien sûr également sur les mécanismes nerveux et endocriniens qui sous-tendent les comportements. Elle en appelle à la génétique pour spécifier les prédispositions et caractéristiques de certains individus et populations. Si cela n'est pas forcément nouveau, ces travaux interdisciplinaires sont aujourd'hui largement répandus. Un apport considérable de l'éthologie, depuis 1970, réside dans nombre d'observations et d'expérimentations qui ont ébranlé nos anciennes conceptions. On s'est éloigné à la fois du behaviorisme et des conceptions en termes d'instinct et d'intelligence jusqu'alors en vigueur. Il est aujourd'hui avéré que chez certaines espèces les individus sont capables de construire des représentations d'eux-mêmes et du monde physique et social dans lequel ils vivent. La vie de relation des animaux est ainsi apparue dans une complexité inédite, voisine de la nôtre (Kreutzer, 2017). Et, que loin de se livrer à des activités qui seraient seulement utiles pour survivre et se reproduire, les individus recherchent également ce qui est agréable (Kreutzer, 2021a)

De quelle éthique relève notre droit à expérimenter ?

Nos activités scientifiques en éthologie se trouvent aujourd'hui tiraillées entre plusieurs tendances contradictoires qui nuisent à l'établissement d'une ligne directrice simple et consensuelle. Il y a bien sûr l'évolution grandissante de notre empathie envers les différentes espèces animales. Prenons pour preuve la rareté des espèces qui sont encore qualifiées de nuisibles, ainsi le rat et le loup, hier nos ennemis héréditaires, que nous devons combattre et éradiquer, deviennent nos partenaires sur cette planète. Sensibilités auxquelles s'ajoutent deux principes, difficilement conciliables, qui se partagent notre éthique scientifique. À savoir une éthique de la

connaissance qui s'oppose à une éthique de l'action. L'éthique de la connaissance nous invite à toujours aller plus loin dans notre compréhension des mécanismes qui président au fonctionnement du vivant. Une curiosité qui nous incite à « dévoiler les leçons de la nature » auraient dit les philosophes des Lumières. Des vertus épistémiques au service du progrès de nos théories et concepts, dirions-nous plutôt aujourd'hui. Mais, à ces désirs-là s'oppose une éthique de l'action, qui réfrène les expérimentations que nous pourrions mettre en œuvre. Car elles ne sauraient contrevenir à des règles protégeant les animaux de la douleur, de la souffrance, et de la maltraitance, à défaut de préserver intégralement leur bien-être. On sait, de plus, par nombre de travaux, que les humains placent les animaux trop souvent dans des conditions qui menacent leur santé mentale (Kreutzer, 2021b). C'est de cet équilibre instable, de ce choix difficile à réaliser entre satisfaire nos connaissances et préserver l'animal de nos actions délétères pour sa vie, que les comités d'éthique doivent finalement légiférer. Mais quelles qualités et formations doivent avoir les individus qui les composent ? Doivent-ils sortir du sérail des scientifiques, rompus à l'entendement des contraintes de la recherche, ou appartenir à la société civile, sujette à une sensibilité commune formatée par les médias ? Et puis, ces comités ne déchargent-ils pas les chercheurs de leurs propres réflexions et de leurs responsabilités ? Voilà bien des enjeux qui guettent la recherche scientifique sur les animaux.

Conclusion

Pour cette présentation, j'ai choisi la forme du témoignage. Mon parcours, certes très banal, illustre cependant de quelle manière l'expérimentation s'est invitée dans mes travaux et interrogations alors même que je cherchais à l'éviter. Ces études et interrogations montrent que je ne suis qu'un « produit » de mon époque. Mais fait plus intéressant, et paradoxal, c'est que ce sont des expérimentations éthologiques qui ont permis ces cinquante dernières années de modifier notre conception de la vie mentale et affective des animaux. Au point d'aboutir à la création de comités d'éthique, voire pour les plus radicaux, à l'arrêt de toute forme d'expérimentation. Si nous n'avions dû expérimenter que sur des animaux consentants jamais nous ne serions parvenus à démontrer leur sentience. Quel paradoxe !

Afin de prolonger un peu plus le paradoxe, je terminerai sur l'usage et les applications des connaissances éthologiques qui étaient en vogue au XIX^e siècle. En effet, si l'éthologie est aujourd'hui régulièrement invoquée pour défendre les droits des animaux à user, au même titre que nous-mêmes, de cette planète, et qu'il est de notre devoir d'y veiller, force est aussi de constater que c'est là un rôle nouveau pour elle. Cela ne correspond nullement à la conception que le fondateur de la discipline se faisait de notre relation aux animaux. En effet, le terme « éthologie » apparaît pour la première fois, dans son sens moderne, sous la plume d'Isidore Geoffroy Saint-Hilaire en 1854.

Il annonce qu'il traitera dans un livre à venir de « Faits généraux, rapports et lois éthologiques : Relatifs aux instincts, aux mœurs et plus généralement aux manifestations vitales extérieures des êtres organisés » (Geoffroy Saint-Hilaire, 1854). Mais il n'aura pas le temps de l'écrire car il décède en 1861, à l'âge de 55 ans. En revanche, Geoffroy Saint-Hilaire aura su appliquer son savoir dans ces divers domaines de l'éthologie pour finalement réaliser son œuvre majeure, la création du jardin d'acclimatation du bois de Boulogne. Cet ambitieux projet d'un « jardin zoologique d'un ordre nouveau » réunissait des espèces animales venues de différentes zones géographiques pour offrir des bénéfices à l'Humanité. Il en décrit ainsi les objectifs : « Des espèces qui pourraient donner avec avantage leur force, leur chair, leur laine, leurs produits en tout genre, à l'agriculture, à l'industrie, au commerce, ou encore, utilité secondaire, mais très digne aussi qu'on s'y attache, qui peuvent aussi servir à nos délassements, à nos plaisirs, comme animaux d'ornements, de chasse, ou d'agrément à quelque titre que ce soit » (Geoffroy Saint-Hilaire, 1861).

On mesure combien en 150 ans nos mentalités ont évolué, et au rôle, diamétralement opposé à celui du fondateur de la discipline, qui est attendu de l'éthologie aujourd'hui.

Références

- Brémond, J.-C. (1968). Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). *Revue d'Écologie, Terre et Vie*, 2, 109-220.
- Darwin, C. (1871). The descent of man, and selection in relation to sex, John Murray, London.
- Fisher, R.A. (1930). The genetical theory of natural selection, Chapter 6, Oxford University Press.
- Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1854). Histoire naturelle générale des règnes organiques : principalement étudiée chez l'homme et les animaux, Librairie Victor Masson, Paris, Tome I, p. XXII.
- Geoffroy Saint-Hilaire, I. (1861). Acclimatation et domestication des animaux utiles, 4^e édition, Librairie agricole de la Maison Rustique, Paris, p. 514.
- Goodall, J., van Lawick, H. (1967). My friends, the wild chimpanzees, National Geographic Society, Vol. 4, Washington.
- Imanishi, K. (1961). The origin of the human family, a primatological approach. *Jpn J Ethnology*, 25, 119-130.
- Kawamura, S. (1959). The process of subculture propagation among Japanese macaques. *Primates*, 2, 43-60.
- Kreutzer, M. (2017). L'Éthologie. Que sais-je ?, PUF.
- Kreutzer, M. (2021a). Extension du concept d'hédonisme. Repenser les désirs et les satisfactions des animaux, in : É. Baratay (Ed.), L'animal désanthropisé, interroger et redéfinir les concepts, Éditions de la Sorbonne, pp. 119-131.
- Kreutzer, M. (2021b). Folies animales, Paris, Le Pommier.
- Lorenz, K. (1974). Évolution et modification du comportement. L'inné et l'acquis, Payot, Paris, [1958].
- Shannon, C.E. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27, 379-423 & 623-656.
- Suthers, R.A., Vallet, É., Kreutzer, M. (2012). Bilateral coordination and the motor basis of female preference for sexual signals in canary song. *J Exp Biol*, 215, 2950-2959.
- Thierry, B., Kreutzer, M. (2021). Témoignages sur la naissance d'une science, les développements de l'éthologie en France, Presses universitaires de Nanterre, Chapitre 10, pp. 155-175.
- Tinbergen, N. (1980). L'étude de l'instinct, Payot, Paris, [1951].