

LES CLASSIQUES DE L'ETHOLOGIE :

2. L'ANIMAL DANS SON MILIEU :

Rétrospective de l'oeuvre naturaliste et expérimentale
de Niko TINBERGEN (*)

Voilà un ouvrage capital pour l'étude de l'histoire des sciences et de l'évolution des idées, et pour la compréhension de ce qu'est l'éthologie moderne. L'éditeur a eu l'immense mérite, à un moment où TINBERGEN ne s'était pas encore vu attribuer le prix Nobel de Médecine, de rassembler et de rendre accessibles des travaux classiques qui ont eu une influence déterminante dans le développement de l'éthologie, qui en ont constitué autant d'étapes, mais qui étaient jusqu'alors dispersés dans la littérature. Il illustre ainsi magistralement l'évolution des idées de 1932 à 1972, comme la persistance et l'affinement des méthodes d'un homme qui a au plus haut point contribué au développement et à la diffusion de sa discipline. L'ensemble des travaux sélectionnés illustre très bien la complémentarité, prônée par TINBERGEN, entre l'observation, l'intuition qui la dirige et en découle, et l'expérimentation judicieuse et critique qui la vérifie. TINBERGEN insiste en effet sur l'importance, pour le cheminement de la pensée d'un éthologiste, du travail d'exploration et d'observation intuitive sans lesquelles on risque de perdre le contact avec les phénomènes naturels et de réduire son champ de vision. "Nous devons continuer à observer et décrire avant d'expérimenter et de généraliser (...) Nous devons nous interroger autant sur les fonctions et l'utilisation d'un comportement, sur sa valeur de survie, que sur sa causalité." L'éthologie doit donc nécessairement être autant naturaliste qu'expérimentale. Les deux interrogations majeures, face à un comportement, le pourquoi ? et le comment ?, sont entremêlées et l'éthologiste doit constamment aller de l'une à l'autre, sous la formulation "comment tel mécanisme assure-t-il le succès ?" L'ensemble du recueil nous révèle ainsi un TINBERGEN d'abord descripteur et comparateur minutieux; puis nous découvrons l'expérimentateur éclairé et talentueux; ces deux types de qualité, rarement réunis chez un seul homme, conduisent aux travaux de théorisation et conceptualisation; on débouche enfin sur la réflexion étendant à l'homme les fruits de la méthode comparative et de l'analyse fonctionnelle.

(*) TINBERGEN, N. UDZ 4313 A et B
The Animal in its World : Explorations of an Ethologist, 1932-1972.
Préface de Sir Peter MEDAWAR.
Vol. 1 : Field Studies; 343 p., 111 illustrations, 1972, + 800 F.B.
Vol. 2 : Laboratory Experiments and General Papers; 271 p., 158 ill.
1973, + 700 F.B. 14 x 22 cm; Publ. George Allen and Unwin, Londres

Le premier article du Volume I, regroupant les travaux de terrain - comparative studies of the behaviour of Gulls (Laridae) : a progress report - illustre bien ce qu'est l'approche comparative, sa force, ses limites (pp. 25-98, initialement publié in Behaviour, 1959, Vol. 15). Elle se situe dans la tradition de l'éthologie comparative dont les bases ont été établies par HEINROTH et LORENZ. Familiarisé d'abord avec le goëland argenté, auquel il avait consacré une monographie - The Herring Gull's World, 1953, Collins, Publ. - TINBERGEN a élargi son intérêt à l'ensemble de la famille des laridés dont, avec ses collaborateurs, il a étudié en détails quinze espèces sur les trente-cinq connues. Les comportements des laridés apparaissent d'emblée comme très stables au sein du groupe, au même titre que les attributs morphologiques et mécanismes physiologiques; on en déduit que les laridés actuels ont dérivé par adaptation radiative d'un ancêtre commun, et que les comportements ont évolué au cours de cette divergence en s'adaptant, comme les structures morphologiques, aux circonstances particulières des milieux d'élection de chaque espèce. La méthode consiste à comparer systématiquement dans le détail les attributs physiques et le comportement d'espèces proches parentes vivant dans une gamme variée d'habitats, de façon à établir dans quelle mesure ces comportements sont résistants à l'environnement (ce qui révèle l'unité du groupe) ou peuvent être modélés par lui (ce qui reflète sa diversité) par le jeu à la fois d'adaptations convergentes (similitudes chez des espèces différentes occupant des habitats semblables) et d'adaptation divergente (dissemblances d'espèces très proches occupant des habitats différents). L'étude porte non seulement sur la description et la comparaison des comportements à fonction de communication, les parades, mais aussi sur les motivations sous-jacentes et les circonstances d'apparition. Elle conduit à discuter l'évolution de ces parades, à s'interroger sur le mode de différenciation historique des espèces au sein du groupe, la spéciation. Elle montre bien la richesse et la force de l'éthologie comparative, puisque, dans le prolongement de la morphologie comparée, elle permet de tester dans quelle mesure le milieu peut influencer et modeler l'héritage structurel et comportemental commun à tous les laridés. Le cas le plus dramatique en est celui de la mouette tridactyle étudiée par CULLEN, seule espèce adaptée à nicher sur les falaises escarpées et qui, de ce fait, donne un cachet et fait un usage particuliers de son héritage toujours parfaitement reconnaissable pourtant de laridé. TINBERGEN n'a jamais douté que cette méthode soit susceptible d'être très riche et profitable si on l'applique avec la même rigueur à l'étude des comportements humains. La faiblesse de cette méthode comparative débouchant sur l'analyse de l'évolution réside dans le caractère nécessairement spéculatif de la reconstruction des changements historiques des comportements et de leur processus de ritualisation, car malheureusement il n'y a pas de fossiles comportementaux.

La section II - Field Experiments - a pour commun dénominateur de regrouper des travaux expérimentaux conduits dans l'environnement naturel des animaux.

Une première série d'articles porte sur les complexes de stimuli qui déclenchent et orientent les comportements.

Tout d'abord, trois articles publiés en allemand de 1932 à 1938 (Z. Vergleich. Physiologie) portent sur l'orientation de la guêpe fouis-seuse par rapport à ses proies (abeilles) et lors du retour au nid : On the orientation of the digger wasp Philanthus triangulum; I The homing (1932); II The hunting behaviour (1935); III Selection learning of landmarks (1938). TINBERGEN établit d'abord que le retour au nid est guidé

par une sorte de "mnémotaxie" par rapport à des repères visuels au sol, appris lors de la première exploration du lieu. Il détermine ensuite comment la guêpe choisit ses marques visuelles; il classe enfin l'importance relative des différents critères : grandeur, structure, hauteur, distance, disposition, etc. La guêpe s'attache à un ensemble complexe; la modification des repères amène la prise en compte de marques jusqu'alors secondaires. Le repérage est donc un phénomène global et progressif. La guêpe reconnaît ses proies par des critères olfactifs qui déclenchent la capture, mais ce sont des critères visuels qui orientent celle-ci; le contact établi, la proie est de nouveau vérifiée sur base olfactive; lors de l'enfouissement de la proie, la guêpe n'est plus sensible ni aux uns ni aux autres, et accepte n'importe quel insecte. La nature des stimuli importants se modifie donc dans la chaîne de réaction.

On est heureux de trouver ici le célèbre article The courtship of the grayling butterfly sur les critères déclenchant la poursuite sexuelle chez le papillon de jour *Eumenis (Satyrus) semele* (version originale en allemand, Z. Tierpsych. 1942) qui est une des meilleures illustrations de la méthode des leurres. A l'aide de figurines en papier, TINBERGEN et ses collaborateurs testent successivement les caractéristiques de couleurs, forme, taille, distances, et mouvements susceptibles de déclencher la poursuite. Les interactions de ces différents caractères sont mutuellement renforçants; une déficience de l'un peut être compensée par un autre; il y a donc, entre les récepteurs et les effecteurs, une station de poolage des stimulations, qui sont transmises comme un tout. Cette déduction est à l'origine du concept de super-normalité. Elle montre aussi que la situation stimulante est d'un ordre de complexité beaucoup plus grande que ce qui déclenche un simple réflexe. De plus, si la couleur (sinon son caractère plus foncé) n'a pas d'importance dans le déclenchement de la poursuite, le papillon se révèle par contre très sensible et réceptif au bleu et au jaune de bouts de papier ou de fleurs quand il est à la recherche de nourriture. Ces différences de sensibilité à la couleur selon la motivation (sexualité, faim) démontrent que ce que l'animal est en train de faire détermine ce à quoi il est sensible et réceptif à ce moment. Cet article montre fort bien comment TINBERGEN débouche sur des conceptualisations théoriques et comment, à partir de cette série d'expériences en nature, il parvient à développer et à raffermir son approche expérimentale par la méthode des leurres.

Les articles suivants portent sur les effets des comportements et donc sur la manière dont les comportements déterminent le succès de l'animal dans son milieu. L'idée de base est que l'étude des fonctions, de la valeur de survie, est abordable par la voie expérimentale. Egg shell removal by the black headed gull *Larus ridibundus* regroupe trois articles (initialement dans *Behaviour*, *Bird Study* et *British Birds*, de 1961 à 1967) portant sur la reconnaissance et l'élimination des coquilles d'oeufs du nid après l'éclosion des poussins chez la mouette rieuse.

I. A behaviour component of camouflage (*Behaviour*, 1963) envisage ce comportement comme une composante du camouflage; il aborde des questions telles que : Qu'est-ce qui déclenche le comportement ? Quelle est sa fonction ? Quelle est sa valeur de survie ? La coquille brisée peut-elle blesser le poussin, favoriser la multiplication des bactéries, attirer des prédateurs : corneilles et goélands argentés ? Une série de tests conduit à conclure que l'oiseau est enclin à éliminer tout objet proche susceptible de rendre la couvée trop visible;

si la coquille a une coloration cryptique, l'enlèvement de la coquille brisée et partiellement blanche réduit le risque de prédation. Le délai consenti par le parent pour éliminer la coquille vide est également adaptatif - en ce sens qu'il réduit la prédation intraspécifique dans la colonie; car les voisins ne cherchent à capturer les poussins fraîchement éclos que tant qu'ils ne sont pas encore secs ! Ce comportement particulier d'élimination légèrement différé des coquilles vides apparaît donc comme un compromis entre des pressions sélectives différentes sous forme de prédation intra et interspécifique.

II. The effects of experience on the response to colours (Bird Study, en collaboration avec H. KRUIJK et M. PAILLETTE, 1962) relate comment on fait couvrir à l'oiseau des oeufs de différentes couleurs pour déterminer ensuite si ceci influence sa réceptivité à des coquilles de même couleur; il y a effectivement augmentation de la réponse en faveur de coquilles de même couleur que l'oeuf incubé; cette réponse est conservée dans des tests ultérieurs, ce qui prouve qu'il n'y a pas seulement confrontation de ce qu'il y a dans et au bord du nid. Le comportement d'enlèvement des coquilles peut donc être modulé par l'expérience, mais les scores élevés pour les coquilles de couleur kaki et blanche, et faible pour les coquilles vertes, ne s'expliquent pas par cette expérience et sont prédéterminés.

III. How do Black-headed Gulls distinguish between eggs and egg shells (British Birds, 1962) montre que l'oiseau établit une distinction entre un oeuf ou une coquille vide placée sur le bord du nid : l'oeuf est roulé dans le nid et est incubé; la coquille est saisie et emportée. L'oiseau reconnaît la coquille à la brisure et à la couleur blanchâtre; son faible poids, une fois saisie, renforce le choix vers l'élimination. Le comportement à cet égard d'oiseaux inexpérimentés, par exemple n'ayant jamais couvé, ne se distingue pas de celui d'oiseaux expérimentés.

Cette série d'expériences sur l'élimination des coquilles d'oeufs est significative de l'approche fonctionnelle d'un problème comportemental. Elle apporte une démonstration expérimentale de l'évidence de la valeur de survie, en même temps que de l'absurdité de la distinction entre approche analytique et approche holistique, puisque celle-ci est tout aussi accessible à l'expérimentation et que cette distinction révèle un malentendu sur ce qui est expérimental et analytique !

Dans la même veine, Food hoarding by foxes (Vulpes vulpes), publié initialement en allemand en hommage à KOEHLER (Z. Tierpsychol. 1965), analyse comment les renards constituent en période d'abondance et exploitent en période de disette des réserves d'oeufs de mouettes rieuses dissimulées dans des caches dispersées dans les dunes. Les renards se souviennent des zones où ils ont déposé ces réserves et ils retrouvent à l'odorat l'emplacement exact de chaque cache. Il arrive que celles-ci soient pillées par des corneilles ou des hérissons. La discussion porte sur l'intérêt pour le renard "de ne pas mettre tous ses oeufs dans le même panier" et de multiplier et disperser ses caches. Cette idée de dispersion comme stratégie anti-prédatrice est davantage développée dans le dernier article de cette première série : An experiment on spacing-out as a defence against predations (Behaviour, 1967). Le camouflage comme stratégie anti-prédatrice repose sur l'immobilité, l'homochromie, la forme et l'attitude; l'hypothèse de départ est que la prédation s'exerçant sur une espèce, même du type camouflé, force celle-ci à vivre de manière dispersée. Le test consiste à offrir au prédateur - la corneille noire - appâtée par une proie-échantillon aisément détec-

table (un oeuf de poule à demi-camouflé par de la peinture) des lots d'oeufs entièrement camouflés dispersés selon différents schémas de densité. L'expérience montre que la prédation est plus forte sur les lots plus concentrés, et que la dispersion est donc une défense contre la prédation. TINBERGEN considère ce travail comme un de ses plus fructueux dans la mesure où sa conception émerge d'observations isolées - ce qu'il appelle l'observation créatrice - et parce que sa conduite force le chercheur à réfléchir à la fois en termes d'éthologie, d'écologie et de psychologie.

Le Volume II regroupe deux études célèbres sur la causalité et la fonction des comportements, sous la rubrique "expériences de laboratoire", ainsi que des articles moins connus et textes de conférences non publiés, s'échelonnant de 1965 à 1972, sous la rubrique "articles généraux".

Le premier article de la série expérimentale est le célèbre travail, réalisé en collaboration avec J. KUENEN, sur la réponse de quémardage chez les jeunes turdidés, merle et grive chanteuse (publié en allemand, *Z. Tierpsychol.*, 3 : 37-60, 1938). Il porte sur la dualité conceptuelle entre stimuli déclencheurs et stimuli directeurs, et montre notamment que la réceptivité sélective d'un jeune animal peut être très résistante et imperméable aux distorsions d'un environnement manipulé, mais aussi que le processus de liaison des réceptions sensorielles et des réponses motrices subit une maturation. Ces considérations débouchent sur la polémique quant à la dichotomie "Nature-Nurture" ou Inné-Apprentissage; TINBERGEN insiste, dans ses commentaires introductifs à la réédition, sur la nécessité d'une lecture attentive des documents originaux, car les polémiques d'école tendent à exagérer, accentuer et caricaturer les positions initiales et nuancées des chercheurs, sans égard pour le fait qu'ils étudient les uns et les autres des processus développementaux.

Le second article, sur les épines des épinoches et épinochettes comme moyens de défense contre les brochets et les perches (publié en anglais, *Behaviour*, 10 : 207-236, 1957) considère un élément morphologique - les épines dorsales - comme un élément d'un ensemble adaptatif complexe et intégré faisant intervenir aussi le mouvement, le choix de l'habitat, la coloration nuptiale et le comportement reproducteur. La prédation par les brochets et perches est étudiée au laboratoire sur des épinoches et épinochettes d'une part, sur des vairons, gardons, rotengles et carassins d'autre part; il apparaît clairement que les carassiers rejettent et apprennent à éviter les poissons pourvus d'épines; un brochet affamé toutefois peut apprendre à subsister au dépend de ceux-ci. L'épinoche est mieux protégée sous cet angle que l'épinochette. Toutefois, les deux espèces représentent des voies différentes dans la stratégie de défense antiprédatrice : l'épinoche, mieux protégée par ses trois grandes épines dorsales, peut s'aventurer dans des milieux plus ouverts, à l'écart de la végétation; les femelles circulent davantage; les colorations nuptiales sont plus visibles. Par contre, l'épinochette, moins protégée par ses dix petites pointes, compense ceci par un comportement plus cryptique dans la végétation, un moindre erratisme, des colorations nuptiales moins contrastées. Morphologie, comportement reproducteur, colorations nuptiales, choix de l'habitat sont donc différents éléments qui interviennent de manière complémentaire et modulée dans la survie de l'animal.

La série d'articles généraux regroupe des textes destinés à faire connaître l'éthologie en tant que branche de la biologie à des auditoires allant des collègues scientifiques - les moins réceptifs ! - au grand public, en passant par les étudiants en biologie. TINBERGEN met d'abord l'accent sur la spécificité de l'éthologie et de ses méthodes et choisit de développer des exemples - le camouflage, l'espacement dans le milieu, les stratégies antiprédatrices - montrant comment l'étude du comportement des animaux sur le terrain permet d'analyser comparativement et expérimentalement la sélection naturelle en action et de comprendre le processus en marche de l'évolution (Behaviour and natural selection, 1965).

Il développe ensuite une analyse de la forme, de la causalité et de la fonction des signaux d'apaisement dans les relations sociales et nuptiales des mouettes (on apeasement signals, paru en allemand Z. Tierpsychol., 16 : 651-665, 1959) comme exemple de la possibilité d'étudier les situations de motivation ambivalentes, si fréquentes dans le comportement animal et humain.

Le troisième article de cette série (ch. 15) est une lumineuse présentation des développements, de l'objet et des méthodes de l'éthologie (Ethology, 1969), de ses niveaux d'enquête (causalité, fonction, phylogenèse, ontogenèse), de ses relations avec les autres disciplines biologiques (physiologie, systématique, écologie). Il y conclut que les méthodes et concepts de l'éthologie comme branche de la biologie se sont révélés si fructueuses pour l'étude de la causalité et des fonctions adaptatives des comportements animaux qu'un champ naturel d'investigations s'ouvre à l'éthologie dans le domaine du comportement humain, dont on ne peut nier qu'il présente aujourd'hui de nombreux signes d'inadaptation et de mauvais fonctionnement. Aux yeux des biologistes, cela est imputable au fait que les développements sociaux et culturels ont été trop rapides pour être assimilés par une espèce qui demeure pour l'essentiel façonnée en fonction de son milieu originel, qui se trouve être présentement en état de distorsion par rapport à son milieu actuel, et dont il est vain de croire qu'on puisse la modeler indéfiniment par l'éducation dans le temps d'une vie; on peut la façonner, mais dans des limites fixées par un degré d'adaptabilité fini. Il est dès lors important d'analyser par l'approche éthologique dans quelle mesure certains comportements disharmonieux sont le reflet d'adaptations phylogénétiques qui se trouvent être considérées comme pathologiques dès qu'elles s'expriment dans un milieu - en rapide transformation - autre que celui qui a historiquement contribué à les modeler au cours de la phylogenèse. Ces idées sont davantage développées dans le texte inédit d'une conférence à Oxford (1964) : The search for animal roots of human behaviour, et surtout dans Functional ethology and the human science (Proc. Roy. Soc. London B, 182 : 385-410, 1972). TINBERGEN y souligne les différences - mais aussi la complémentarité, car l'une et l'autre tendent à améliorer l'adaptation - entre l'évolution génétique, qui s'étale dans le temps et s'ajuste au prix de multiples erreurs, par de petites modifications dont le rythme ne change guère d'une génération à l'autre, et l'évolution culturelle. La transmission d'informations et d'acquisitions par voie culturelle n'est pas un phénomène neuf; ce qui assure la spécificité de l'homme, c'est que la transmission culturelle est cumulative d'une génération à l'autre, et à ce titre, nous sommes les cobayes de cette évolution culturelle. Celle-ci est tellement rapide et sans cesse accélérée que notre structure génétique se révèle incapable de suivre le mouvement, car par notre culture et nos techniques, c'est l'environnement même auquel l'évolution génétique nous a adaptés que nous modifions ! La plupart de nos contemporains appellent cela le progrès !

Et pourtant, il est source de signes de plus en plus nombreux de dysfonctionnement. Pour apprécier ceux-ci, la méthode éthologique d'analyse de la valeur de survie des comportements adaptés au milieu - avec ses points forts et ses limites - peut se révéler utile. Mais son application au cas de l'homme implique qu'en dépit de la grande variabilité culturelle et des transformations profondes subies par l'environnement humain, nous soyons à même de remonter aux sources et de redéfinir ce que devait être le milieu originel et le comportement initial des premiers hommes, à l'époque immédiatement antérieure au démarrage et à l'accélération de l'évolution culturelle. On notera ici que l'anthropologie et l'ethnologie se sont davantage intéressées aux différences culturelles qu'à ce qui fait l'unité culturelle de l'homme, ce à quoi par contre s'intéresse un EIBL-EIBESFELDT. La transformation est saisissante, quand on compare les conditions de vie au sein des petits groupes de chasseurs-cueilleurs, et celles dans les vastes métropoles anonymes. La question fondamentale est donc de savoir si les contraintes nouvelles qu'implique cet habitat radicalement transformé à notre nature profonde excèdent ou non nos aptitudes à l'ajustement phénotypique. TINBERGEN cite trois cas où des contraintes de la vie moderne portant sur les relations mère-enfant, l'éducation et la socialisation provoquent des distorsions et révèlent des inadaptations. Il souligne la nécessité de multiplier les travaux sur les relations entre le bébé et la mère - souvent mises à mal ou réduites à leur plus simple expression - et sur la socialisation de l'enfant humain dans la ligne des recherches de BOWLBY. Il esquisse des réflexions sur le stress croissant imposé par le système d'éducation institutionnalisée, dans des écoles qui sont des casernes et des usines à bourrage de crâne; ils présentent deux défauts majeurs : ils suppriment quasiment chez l'enfant l'apprentissage exploratoire et provoquent de sa part des résistances puis le rejet de l'instruction par voie sociale. Il analyse enfin l'autisme ou syndrome de Kanner - une anomalie mentale aujourd'hui fréquente - caractérisé par un manque quasi total de socialisation de l'enfant, par l'évitement puis le rejet des autres personnes, par le développement moindre du langage et des autres facultés et aptitudes, altérations qui peuvent être durables pour la vie. TINBERGEN nous donne pp. 175-199 une version abrégée du travail original publié avec son épouse dans les suppléments au Z. Tierpsychol. (Early childhood autism : an ethological approach in Advances in Ethology, 10 : 1-53, 1972). L'approche consiste à étudier par la méthode éthologique comparative les motivations sous-jacentes aux expressions non verbales de l'émotion chez des enfants autistes et normaux. Il apparaît que les symptômes de l'autisme sont souvent présents sous une forme atténuée chez des enfants normaux; la distinction entre enfants autistes et normaux est nuancée et subtile. L'étude motivationnelle des uns et des autres montre l'existence d'états plus ou moins avancés de conflits entre l'anxiété et la frustration sociale; toujours, il y a opposition, non résolue, entre la peur de contacts et le besoin de contacts; les stimuli éveillant la peur ou la timidité sont généralisés à des stimuli non aversifs au départ, et même à ceux qui normalement suscitent l'approche. Le conflit entraîne d'une manière de plus en plus accentuée le rejet des contacts, et la résistance à la socialisation, donc une déficience de toutes les formes d'apprentissage par voie sociale, telles que, surtout, le comportement exploratoire et le langage. Les enfants timides par nature sont les plus susceptibles de devenir autistes, mais le déclenchement et l'accentuation de la tendance sont le fait de défauts de la vie sociale; c'est l'attitude des parents qui oriente vers la normalité, ou fait basculer l'enfant vers l'autisme, les deux extrêmes étant l'un et l'autre autorenforçants. L'autisme apparaît ainsi comme une anomalie mentale, induite par l'environnement

social, et résultant de déficiences de la vie familiale dans la société urbanisée. L'autisme, et sa fréquence actuelle, sont donc des signaux d'alarme des effets néfastes de certains aspects de l'évolution culturelle et sociale.

TINBERGEN justifie son intrusion dans ces domaines de l'étude de l'homme par le fait que l'avenir de celui-ci est trop important et inquiétant pour être laissé à la discrétion d'une seule catégorie de discipline - les sciences humaines - et par le fait qu'en sa qualité d'éthologiste comparatiste et fonctionnaliste, il est bien placé pour apprécier d'une part, combien sont fragiles les mécanismes assurant les valeurs de survie, et d'autre part, combien sont inquiétants les symptômes de distorsions et dysfonctionnements observables aujourd'hui chez l'homme. Pour nous adapter à notre milieu changeant, nous ne pouvons compter que sur notre adaptabilité phénotypique; or, celle-ci est limitée et, de plus, nos systèmes d'éducation n'en tirent pas tout le parti possible. Notre espoir et notre devoir est de restaurer un environnement convenable et de favoriser notre flexibilité.

Ce recueil, d'une grande richesse, qui nous montre au travers de ses travaux originaux un TINBERGEN à la fois observateur, expérimentateur et théoricien, doit être lu non seulement par tout étudiant du comportement animal, mais aussi par tout étudiant des sciences du comportement et de l'histoire des sciences.

J.CI. RUWET