

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 50 (1914-1915)
Heft: 186

Artikel: À propos des tropismes : recherches expérimentales sur le comportement des insectes vis-à-vis des facteurs de l'ambiance
Autor: Pictet, Arnold
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-269639>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

A PROPOS DES TROPISMES

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

sur le comportement des Insectes vis-à-vis des facteurs
de l'ambiance

PAR

Arnold PICTET, D^r ès-sciences.

I. INTRODUCTION

La notion des tropismes.

Lorque, jadis, on parlait des *mœurs* des animaux et qu'on accordait à ceux-ci la faculté de commettre des actes spontanés, intelligents et volontaires, cela semblait naturel et scientifiquement acceptable. On admettait qu'un animal, même de degré inférieur, éprouvât des sensations capables de le guider dans la recherche de sa nourriture, dans le choix des conditions favorables ou dans la fuite de celles qui pourraient lui être nuisibles, et si tel être venait à quitter l'ombre pour se rendre au soleil, ou si tel autre, au contraire, allait s'enfouir dans quelque réduit obscur, on envisageait le mobile de ces mouvements comme le résultat d'une préférence, d'un instinct, d'une initiative, c'est-à-dire d'actes conscients.

Bref, on jugeait des actions des animaux quelque peu comme de celles de l'homme.

Maintenant, la tendance de la science est de ramener tous les phénomènes biologiques aux lois qui régissent la matière inorganique; un animal, dont la substance vivante n'est en somme qu'une combinaison de divers

éléments de la matière inorganique, dépendra des lois générales de la physique et de la chimie, de la même façon que ces éléments en tant que corps inertes. D'après cette conception, les actes que nous envisagions comme étant de nature psychique devraient être envisagés comme des *mécanismes* et l'animal, sous le rapport de ses réactions, serait rapproché du végétal. C'est en quelque sorte le retour à la théorie de DESCARTES.

Ce sont, du reste, les données acquises par les botanistes concernant les réactions des plantes vis-à-vis des forces extérieures qui ont amené certains zoologistes à concevoir que des réactions de même nature pourraient provoquer des orientations et des mouvements déterminés chez les animaux. Lorsqu'une plante croît dans un milieu éclairé unilatéralement, elle s'incline dans la direction de la lumière ; un hydroïde fixé, éclairé de même unilatéralement, s'incurve du côté d'où provient la source lumineuse, et si, dans le cas du végétal, son inclinaison provient d'une inégalité d'action des radiations sur les deux côtés de la tige, entraînant une inégalité corrélative de croissance de chacun de ses côtés, on peut supposer que c'est un phénomène *de ce genre* qui doit intervenir pour motiver la courbure de l'hydroïde. Par analogie dans le comportement de deux organismes fixés vis-à-vis d'une même source d'excitation extérieure, on conclut à une similitude des phénomènes ayant entraîné ce comportement, sans songer à la différence de constitution intime qui existe entre ces deux organismes. Et c'est ainsi qu'est née, pour expliquer certains actes des animaux, la notion des *tropismes*, chère aux botanistes.

Cependant, tous les animaux ne sont pas fixés ; et pour être logique il faudrait admettre que ceux qui mènent une vie libre, et qui sont de beaucoup les plus nombreux, ne peuvent être exceptés, puisque leurs éléments constitutifs sont de même nature que chez les

autres, de l'ensemble des lois physico-chimiques qui régissent la matière. Ce que l'on envisage comme agissant chez les uns, il faut l'envisager comme pouvant avoir une action chez les autres. Dès lors, les mouvements des organismes libres, leurs orientations et leurs courbures, ainsi que la direction qu'ils prennent, du moment que ces actes sont en rapport avec une des forces de l'ambiance, devraient avoir pour origine l'action mécanique de cette force. Qu'un animal libre, éclairé à droite, évolue selon un angle de 45° pour se diriger vers la source lumineuse, on compare sa courbure à celle de la plante dans les mêmes conditions, et, toujours par analogie, on conclut à une action tropique de la lumière pour provoquer l'orientation de cet animal, sans tenir pour admissible que cette orientation ait une autre origine.

Et, de fait, l'analogie est frappante... du moins considérée du dehors. De même que la plante, l'animal — être construit selon un plan de symétrie — reçoit, avant son orientation, l'énergie lumineuse sur le côté droit beaucoup plus qu'à gauche ; il se trouve en conséquence placé dans des conditions où l'activité de l'une des moitiés de son corps pourrait être ralentie à l'avantage de l'activité de la moitié opposée, qui conserverait, elle, son degré d'action habituel. De cette inégalité de travail entre le côté gauche et le côté droit résulterait l'orientation observée. On comparera ce phénomène au mouvement de rotation qu'effectue un bateau à deux rames lorsque son conducteur n'actionne qu'un seul des avirons.

Et lorsque les organismes, tels ceux qui nagent et qui volent, sont en progression au moment où se présente l'action stimulante de la force extérieure, la courbure, jointe à l'élan acquis, déterminerait l'animal à décrire un arc de cercle qui l'amènerait, en définitive, à s'orienter dans la dépendance de la force en question. C'est

un arc de cercle également que décrira le bateau, s'il est déjà en mouvement lorsque le rameur cessera d'actionner un des avirons.

Il n'est nul besoin d'aller plus avant dans l'énoncé du principe des tropismes appliqué aux animaux pour montrer combien peu susceptible de s'adapter à la généralité des mouvements de ces êtres, est ce principe. Ensuite, il n'est pas physiologiquement prouvé qu'une action physico-chimique extérieure sur un seul côté d'un organisme animal entraîne une inégalité des activités (contractions musculaires, augmentation du volume cellulaire, réactions chimiques ou autre) par rapport à son plan de symétrie. Si de tels phénomènes ont pu être observés parfois, et encore faudrait-il être sûr que leur origine ne fût pas d'une autre nature, il y a lieu de considérer les cas beaucoup plus nombreux où ces phénomènes ne se sont jamais produits.

Il est parfaitement exact que, dans une ambiance où sont nombreuses les forces extérieures capables de se transformer, au sein d'un organisme, en énergie physique et chimique, un animal ait maintes fois, au cours de sa journée, à s'orienter vers l'une ou l'autre de ces forces. Mais est-ce à dire que ses mouvements en soient forcément dépendants ? Au contraire, il semble que si ses mouvements en dépendaient uniquement, vu le nombre des forces agissant de côté et d'autre, et ayant parfois des effets opposés, l'animal serait pour ainsi dire cloué sur place !

C'est précisément de cette analogie que l'on a voulu voir entre les réactions des animaux et celles des plantes vis-à-vis d'un excitant extérieur, analogie absolument factice dans la majorité des cas, qu'est résulté un certain nombre d'erreurs, dont nous envisagerons quelques-unes.

La notion de tropisme, pour les botanistes, tend à

expliquer toute orientation des tiges ou des racines par rapport à la lumière où à la pesanteur, ou à toute autre force physico-chimique, par une modification inégale des parois, ou par une croissance inégale des cellules de chaque côté du végétal, sous l'influence de l'excitant agissant unilatéralement, bien que l'on ne soit pas encore absolument au clair sur la façon dont est régie cette modification. Toujours est-il que, pour être sujette à un phénomène de tropisme, il faut qu'une plante soit *en croissance*, ou tout au moins que les parties d'elle-même qui observent une orientation déterminée soient en train de croître. Dans ces conditions, on peut concevoir que les cellules de l'un des côtés, par le fait d'un transport de l'énergie vitale sur ce côté, au détriment de l'autre, puissent acquérir une dimension plus grande, l'orientation se faisant lentement au fur et à mesure de la formation cellulaire; l'anatomie en fournit du reste la preuve.

Mais la plupart des animaux chez lesquels on a voulu voir des réactions comparables à des phénomènes de ce genre, sauf, peut-être, chez les polypes naissants des hydroïdes fixés, ne sont plus en croissance au moment de l'action de la force considérée; chez eux, l'orientation se fait immédiatement, rapidement, et ne peut nullement être expliquée de la même façon que chez les végétaux. Dès lors, cesse d'être complète, entre les plantes et les animaux, l'analogie qui avait amené à la conclusion de l'existence des tropismes chez ces derniers.

Il est vrai que d'autres motifs que la croissance cellulaire peuvent être envisagés comme capables de donner à l'un des côtés d'un animal qui se courbe momentanément, sans que celui-ci soit dans une phase de développement, une plus grande étendue qu'à l'autre côté. Mais c'est précisément dans l'explication à donner de la production de cette inégalité d'étendue entre le

côté concave et le côté convexe d'un animal qui observe une inclinaison sous l'influence d'une force extérieure, que nos connaissances de la physiologie animale restent muettes.

Que la lumière, par exemple, ait une action sur les cellules de la plante au travers de son épiderme, cela n'implique pas forcément qu'elle doive en avoir une semblable au travers de l'épiderme animal, constitué tout différemment. Que le tassement des particules denses de la cellule végétale vers la partie inférieure de celle-ci soit le mobile de l'orientation géotropique des racines, cela n'implique pas davantage qu'il doive en être ainsi pour expliquer une soi-disant orientation des animaux par rapport à la pesanteur. Et puis, en fait d'analogie, que devient l'existence du système nerveux ? Les botanistes vont-ils conclure que puisqu'il existe certains animaux qui se courbent comme les plantes, ces dernières sont douées d'un système semblable ? Du moment que l'on base une hypothèse sur une analogie, il serait nécessaire qu'elle soit plus complète qu'elle ne l'est en réalité entre les animaux et les végétaux.

Du reste, la présence du système nerveux a bien commencé par embarrasser ceux qui ont mis en avant la théorie des tropismes pour expliquer l'action directrice des mouvements des animaux, produite dans certains cas par une force extérieure ; et pour ce qui est seulement de l'énergie lumineuse, on admit d'emblée que les yeux sont le siège de la sensibilité héliotropique et que lorsqu'un œil reçoit plus de lumière que l'autre, il communique au côté qu'il commande une action qui n'a plus la même valeur qu'au côté opposé ; et de cette façon tout s'explique !

Malheureusement, tout ne s'explique pas forcément, car les sensations perçues par un seul œil se centralisent dans l'encéphale, ou dans le ganglion cérébroïde, l'un et

l'autre organe impair, qui répond à l'excitation reçue, le plus souvent, par des réactions bilatérales ; en effet, d'une manière générale, on remarque que les animaux borgnes se comportent comme ceux qui ne le sont pas.

Enfin, la théorie des tropismes, appliquée au comportement des animaux, ne concorde pas avec la multiplicité des modes qu'ils emploient pour s'orienter par rapport à un même stimulus. Les cas d'orientation déterminée, suivant chaque fois le même schema, et auxquels seuls la notion des tropismes telle qu'elle est conçue par les botanistes pourrait s'appliquer avec quelque chance de probabilité, sont excessivement rares, ainsi que nous le démontrerons au cours de ce travail.

C'est pourquoi cette théorie ne tarda pas à être déviée de sa conception première dans le but de la rendre plus conforme à la généralité des faits. Non seulement on admit, comme étant un tropisme, tout acte qui conduit un animal vers un centre producteur d'une énergie quelconque, ou bien qui l'en éloigne, ou bien même tout acte qui tend à orienter une partie de cet être vers le centre considéré, mais encore tout mouvement qui paraisse en rapport avec lui. Et comme la plupart des actes des animaux ne concordent pas toujours d'une manière exacte avec la théorie envisagée sous sa plus large conception, et que tel individu s'oriente parfaitement bien vers un stimulus, lors même qu'il en est impressionné aux deux côtés de son corps d'une façon égale, il fallut élargir encore la signification du terme *tropisme*, en admettant que ce phénomène concerne tout être qui est *assujetti à une force contre laquelle il ne peut résister*. Nos anciens, lorsqu'ils expliquaient l'ascension de l'eau dans le vide en disant : *Natura abhorret vacuum*, ne raisonnaient pas mieux !

Enfin, la théorie des tropismes ne satisfait pas non plus à ce que l'on observe la plupart du temps avec les

animaux considérés dans leur milieu naturel, ainsi qu'il résulte des recherches auxquelles nous nous sommes livré chez les insectes. Mais, avant de passer en revue ces recherches, il ne sera pas inutile, pour leur compréhension, d'établir un bref historique des travaux antérieurs touchant cette question, en prenant pour base l'influence de la lumière, la première des sources d'énergie qui ait été étudiée sous ce rapport, et en comparant les données des auteurs avec quelques observations personnelles.

Historique.

C'est à VERWORN et à LOEB que l'on doit la première notion des tropismes appliquée aux animaux. JACQUES LOEB (40, 41, 42 et 43) avait remarqué que des Hydroïdes fixés et des Annélides tubicoles, si tôt que placés dans des conditions expérimentales où la lumière les éclaire d'un seul côté, s'inclinent dans la direction de celle-ci ou manifestent des phénomènes de courbure ou d'orientation qui sont en relation avec elle : dès lors, il arriva à la conclusion d'une action directe des radiations lumineuses sur ces animaux, comparable à celle exercée sur les plantes. Poursuivant ses recherches, LOEB ne tarda pas à remarquer que les animaux libres, eux aussi, observent une orientation déterminée de leurs mouvements, ou donnent à leur corps une certaine direction qui, dans bien des cas, se trouvent être en rapport avec la direction des rayons lumineux ; une conclusion semblable à celle relative aux animaux fixés pouvait s'imposer. De ces faits, LOEB établit sa théorie de l'héliotropisme que nous pouvons résumer ainsi :

Dès qu'un animal libre se trouve dans un champ lumineux, s'il arrive que les radiations n'atteignent pas de façon égale les deux yeux ou les deux côtés du corps, il en résulte que le degré de tension des éléments contrac-

tiles — ou le degré de contraction des muscles — provenant de l'action physico-chimique exercée par la lumière sur les éléments sensoriels, n'est pas égale de chaque côté du corps ; de cette inégalité de tension ou de contraction résulte une courbure ou une torsion de l'animal, qui se trouve ainsi orienté dans la direction de la lumière — face ou à l'opposé de celle-ci, suivant le sens de la courbure produite. Le pôle oral, plus sensible que le reste de l'organisme, est souvent la partie du corps qui seule le dirige. Une fois l'orientation produite, le plan de symétrie de l'animal se trouvant amené dans une position selon laquelle les deux moitiés de son corps reçoivent une somme égale de radiations lumineuses, la courbure cesse et la direction suivie devient celle des *lignes de force* physico-chimiques, c'est-à-dire directement contre ou vers la source lumineuse ; il suffit alors à l'animal de progresser pour s'approcher ou s'éloigner de cette source. Si l'animal cherche à dévier de cette direction, cela lui est impossible, car l'inégalité d'éclairement qui résulte de cette déviation le ramène dans le sens des radiations lumineuses. L'élévation de la température ambiante, agissant comme catalysateur, accélère la vitesse de l'action héliotropique. Les phénomènes héliotropiques auraient donc un caractère machinal de processus proprement biologique ; ils seraient dus à la présence dans l'organisme — dans les yeux, dans les otolithes, ou dans certaines régions cutanées de la tête — de substances photosensibles.

Comme on le voit, l'animal devient une simple machine ; ce n'est plus un être doué d'intelligence et de volonté ; LOEB le ramène au niveau des plantes.

GEORGES BOHN (15) adopte tout à fait cette manière de voir ; pour lui, les yeux, ou tout au moins le pôle oral, sont les organes transmetteurs de la force physico-chimique au reste de l'organisme. Ainsi, un animal qui

arrive à la limite de l'ombre et de la lumière est souvent le siège d'une impulsion qui tend à lui faire faire demi-tour et qui a son point de départ dans une variation assez rapide de l'éclairement des yeux (10 et 11), ou qui dépend d'une action unilatérale sur les muscles, par l'intermédiaire du système nerveux, action excitatrice ou inhibitrice suivant le degré d'hydratation des tissus (5, 6 et 7). BOHN admet qu'il y aurait action tropique toutes les fois que la lumière provoque une orientation déterminée, qui aurait rarement lieu du reste directement par rapport à la source lumineuse elle-même, mais par rapport à des points de repères ou à des ombres portées (3 et 4).

Selon ED. RADL (61) l'organisme orienté phototropiquement est dans un état d'équilibre envers la lumière; cet équilibre consiste en ce que tous les muscles qui maintiennent l'orientation sont également tendus. Cependant, cet auteur fait ressortir (62) qu'il n'y a pas de différence entre le phototropisme des organismes inférieurs et l'acte de regarder chez les animaux supérieurs. Il y a, entre ces deux phénomènes, tous les intermédiaires possibles. Ainsi, chez certains insectes, la tête seule s'orientera, sans pour cela qu'il soit nécessaire que le reste du corps suive la même direction.

D'autre part, E.-H. HARPER (27) a montré également que la structure anatomique de l'animal influe d'une façon particulière sur son orientation et sur ses mouvements et que, dans le cas des larves de *Corethra*, la réponse aux excitations provenant d'une source lumineuse, se fait au moyen d'une trajectoire en zig-zag qui ne répond pas à la définition des tropismes.

Il n'est donc pas indifférent de considérer la morphologie des animaux dont on étudie les réactions, ainsi que leur ambiance, celle-ci se composant de plusieurs facteurs qui, en apportant le concours de forces nou-

velles, pourront certainement annuler et faire dévier l'action de la lumière.

C'est ainsi qu'ANNA DRZEWINA (21) a démontré que les *Clibanarius misanthropus* présentent un phototropisme positif de signe constant dans la Méditerranée, et de signe périodiquement variable dans l'Atlantique. Un rapport entre ces faits et la présence ou l'absence des oscillations de la marée paraît s'imposer. C'est encore ainsi que ROSE (63) a montré que l'élévation de la température peut également changer le signe de l'héliotropisme ; selon LOEB (42) elle en accélère les réactions contrairement au résultat des recherches de G.-H. PARKER (48). Celles-ci montrent, en effet, qu'en faisant passer les rayons solaires à travers une solution d'alun, qui les prive de leurs radiations calorifiques, les phénomènes d'orientation restent les mêmes. Ils ne sont donc pas sous la dépendance de ces radiations. Voilà déjà bien des contradictions observées dans l'action de la température, conjointement avec celle de la lumière.

Signalons encore, pour montrer qu'une force considérée intervient rarement seule, une observation de BOHN (12) qui indique que le vent agit fréquemment dans l'orientation des Papillons en rapport avec la direction des rayons du soleil. D'autre part, il y a lieu d'envisager que le Papillon est également guidé par la vue en percevant les contrastes d'éclairement. Nous voilà loin déjà de la conception rigoureusement mécanique des tropismes.

Nous avons remarqué chez les insectes que non seulement la vue peut modifier le sens de direction, mais le point d'appui qu'il prend sur le substratum avec ses griffes peut le modifier encore ; celles-ci offriront, à une orientation imposée, une résistance que ne pourront opposer les animaux qui nagent et ceux qui volent.

Pour ce qui est de ces derniers, les travaux de

E.-J. MAREY (45) ont établi la différence qui existe entre le vol des oiseaux et celui des insectes ; l'oiseau peut modifier à volonté l'angle sous lequel il fait vibrer son aile, tandis que l'insecte est dépourvu de cette faculté. Selon JOUSSET DE BELLESME (35) la fonction de direction du vol des insectes est déterminée par la position du corps (tête et thorax) qui fend l'air, cette position déterminant un équilibre par rapport au plan des ailes. De même HENRI PIÉRON (59) a montré comment intervient, dans le vol des insectes, le rapport entre la surface des ailes et le poids de l'individu.

Voici bien des conditions de structure et d'organisation des êtres qui sont susceptibles de nuire à l'action unilatérale des radiations lumineuses, et laissent entrevoir déjà quelques obstacles à l'application de la théorie des tropismes. On s'en rend compte, du reste, en observant, par exemple, un Papillon de jour, que l'on abandonne au fond d'une chambre, après l'avoir conservé enfermé dans une cage. Son premier mouvement sera de se diriger vers la fenêtre et, si celle-ci est ouverte, il s'envolera au dehors. Mais si elle est fermée, l'insecte, après avoir voleté quelque temps contre la vitre, reviendra dans le fond de la chambre pour y chercher une issue contre les parois et gagnera même, par la porte de communication, la chambre voisine, bien que cette dernière soit dans une demi obscurité. Ici, la vue et le vol sont seuls à diriger l'animal.

Pour ce qui est des animaux aquatiques, dont le milieu offre tout autant que pour le milieu terrestre des conditions secondaires qui pourront faire dévier le rôle de la lumière, on constate encore des obstacles à l'application de la théorie que nous étudions.

Prenons un cristalliseur contenant du plankton et plaçons-le auprès d'une fenêtre. Contre la paroi située vers celle-ci, où la lumière pénètre à travers le verre,

certains organismes viendront se rassembler, parmi lesquels les crustacés du genre *Cyclops*, tandis que contre la paroi du cristallin, opposée à la fenêtre, où les radiations lumineuses traversent l'épaisseur de l'eau, ce seront surtout des crustacés du genre *Cypris* qui y seront en grande quantité. Le sens des réactions semble donc être, à première vue, spécifique. Sur les parois latérales du cristallin, où l'intensité lumineuse atteint son minimum, on remarquera également des rassemblements d'organismes, qui comprendront encore quelques *Cyclops* et quelques *Cypris*. Et que trouverons nous, au centre du cristallin, où ont été placées des Algues et des Mousses ? Mais des *Cyclops* et des *Cypris*, nageant autour de ces végétaux, ou se tenant dans leur ombre.

Ainsi donc, un récipient offre quatre parties diversement éclairées, et chacune de ces quatre parties contient les mêmes organismes. Comment concilier cette observation avec la théorie des tropismes ?

Nous admettons que les crustacés qui se sont dirigés vers les parois situées du côté et à l'opposé de la fenêtre soient, respectivement, positivement et négativement héliotropiques. Pour ce qui est de ceux qui sont rassemblés sur les parois latérales, LOEB (42) en explique l'orientation au moyen de sa théorie de la *sensibilité différentielle*, suivant laquelle le passage d'un endroit plus éclairé à un endroit moins éclairé agit sur les animaux pour provoquer un arrêt de leurs mouvements ou un changement du sens de leur orientation. BOHN (17) admet également cette théorie, entre autres pour le comportement des chenilles d'*Euchelia jacobaeae*.

Quant aux crustacés qui quittent les parois du cristallin pour venir nager au centre de celui-ci, autour des Algues et des Mousses, leur changement de direction, selon LOEB, provient d'un phénomène qui est en rapport

avec leur nutrition et leur inanition et qu'il a observé à diverses reprises¹.

Cependant, les parois du cristallisoir dont nous venons de parler, sont absolument propres et indemnes de particules nutritives, et il apparaît que c'est à jeun que les crustacés changent le sens de leurs réactions pour venir vers les végétaux du centre.

Quoiqu'il en soit, nous devons constater que des organismes, après s'être orientés d'une certaine façon par rapport à l'excitant lumineux, s'en *désorientent*, sans qu'aucune des raisons que nous venons de mentionner puissent expliquer ce changement. Il ne saurait être question, dans le cas du Papillon qui quitte la fenêtre, comme dans celui du cristallisoir, de phénomènes de digestion, ni même de sensibilité différentielle, et le rapprochement de ces observations du fait que des Papillons de jour, ainsi que d'autres animaux diurnes, sont parfaitement susceptibles de voler et de se diriger dans l'obscurité, est bien fait pour mettre en évidence que la théorie des tropismes est loin de satisfaire à l'explication de toutes les conditions qui dirigent les mouvements des animaux.

Les auteurs sont du reste d'accord qu'il est excessivement rare de rencontrer des cas d'héliotropisme rigoureux, qui ne soient accompagnés de quelque autre phénomène nuisant à l'application exacte de la théorie. BOHN (15) avoue que dans ses nombreuses recherches sur le phototropisme, il ne lui est pas encore arrivé de rencontrer un animal qui présenterait un phototropisme de signe constant; il a montré encore (4) que l'orientation

¹ Quelques gouttes d'un acide jetées dans un récipient contenant de l'eau et des organismes changent le sens héliotropique de ceux-ci. D'autre part, des individus positivement héliotropiques à l'état d'inanition, deviennent négativement héliotropiques une fois qu'ils ont mangé, cette différence de réaction provenant de processus de la digestion, où la formation d'acides interviendrait.

a lieu rarement par rapport à la source lumineuse elle-même, mais par rapport à des points de repères ou à des ombres portées (3). Bref, on constate sans cesse des exceptions qui semblent devoir confirmer la règle, et pour les expliquer il faut faire intervenir d'autres théories, telles que celles de la sensibilité différentielle ou d'une habitude acquise (BOHN, 8 et 10), ou de l'oubli, ou de variations anatomiques dans le système nerveux. (PIÉRON, 58 et 60.)

Cependant, si au lieu de partir du principe que la lumière *doit avoir* une action excitatrice sur la direction de l'animal, nous envisageons la possibilité que celui-ci ait un intérêt à réagir vis-à-vis des radiations lumineuses, nous trouverons à ces exceptions des explications qui paraîtront plus naturelles.

Le retrait brusque des Annélides tubicoles dans leur tube, au moment du passage d'une légère ombre, observé par LOEB (42) et l'éparpillement rapide des chenilles d'*Euchelia jacobae* lorsqu'on vient à les éclairer brusquement après une station dans l'ombre, remarqué par BOHN (17), concordent absolument avec le comportement habituel d'animaux ressentant une frayeur; du reste, dans beaucoup de cas, les réactions des animaux vis-à-vis de la lumière sont identiques à celles observées dans n'importe quelle circonstance de leur vie où la lumière n'est pas en jeu.

Il va sans dire que l'énergie lumineuse n'est pas la seule source de force capable d'avoir une action tropique sur les animaux; au dire de certains auteurs, toutes les autres forces de l'ambiance, qu'il s'agisse de l'humidité, de la pesanteur, de la température, de substances chimiques, des courants produits par les vents et par l'eau, exerceraient une action capable de provoquer des orientations déterminées selon un mécanisme semblable à l'héliotropisme. Néanmoins, il est constant que ces

actions ne sont pas, davantage que pour la lumière, générales, et qu'elles rencontrent des exceptions en grande quantité.

Des réactions des animaux, et surtout des Protozoaires, HERBERT-S. JENNINGS a une conception bien différente de celle que nous avons étudiée jusqu'à présent, et qui semble mieux s'adapter aux données physiologiques acquises. Le fait essentiel, mis en évidence par les travaux de JENNINGS (29, 30, 31, 33 et 34) est l'existence de la méthode des essais successifs (*essais et erreurs*), des tâtonnements que fait un animal pour s'orienter d'une certaine façon par rapport à un excitant donné, et qu'il a rencontrés chez tous les organismes étudiés. Avant de prendre une orientation déterminée, l'animal occupe diverses positions successives qui, chacune, le placent en regard du stimulus, sous un angle qui est chaque fois différent. Il ne saurait donc être question d'une action uniquement unilatérale impressionnant l'animal sur un seul côté de son corps ou agissant sur un côté davantage que sur l'autre, mais d'une action successive sur les diverses parties. Voilà pour les Protozoaires.

Pour ce qui est des Métazoaires, et la théorie peut s'étendre aux Métazoaires supérieurs, le développement du système nerveux et la différenciation du corps permettent le plus souvent de localiser exactement la source de l'excitation et, par suite, d'éviter les essais.

Cette théorie implique naturellement la possibilité de distinguer les conditions favorables à l'organisme et d'éviter une erreur préjudiciable au maintien de son existence. Lorsque les essais ont été faits un certain nombre de fois, ils peuvent être omis et l'organisme présente du premier coup la réaction appropriée (adaptation). Cette conception des réactions des animaux vis-à-vis de l'un des facteurs de l'ambiance, envisage qu'elles

sont des actions intelligentes. Nous voyons que des phénomènes qui, chez les animaux supérieurs, constituent ce que l'on appelle des actes conscients, existent aux degrés les plus bas de l'échelle zoologique.

Ainsi qu'on a pu s'en apercevoir, la théorie des tropismes ne tient pas compte, pour expliquer le comportement des animaux en rapport avec une source d'excitation extérieure, des sensations que cette source peut éveiller en eux ; il faut se représenter l'animal comme étant un être quasi-insensible, chez lequel la volonté, les actes de nature psychique et d'instinct, dont l'histoire naturelle a révélé de si nombreux exemples, n'existent que comme accessoires. Comme l'a dit LOEB, «les animaux sont de véritables machines à tropismes».

C'est une conception que ceux qui ont coutume d'observer les animaux bien plus dans leur élément naturel que dans les milieux de laboratoire, ont cependant peine à accepter, car il faut d'autres raisons que celle d'un simple élément mécanique pour expliquer les faits extraordinairement complexes qui dirigent le comportement de ces êtres. En outre, cette conception crée entre l'homme et les autres représentants de l'échelle zoologique une barrière que ne peut admettre la méthode génétique qui, de même qu'elle envisage une filiation dans la descendance des animaux, en envisage une semblable dans leurs sensations. Comme YVES DELAGE¹ l'a fort bien fait remarquer, il y a au-dessous du système nerveux de l'homme celui des animaux avec un ganglion cérébroïde qui rappelle certaines conditions de l'encéphale humain. Il n'est donc pas scientifique de dire qu'au-dessous des fonctions psychiques de l'homme il n'y a rien, et il n'est pas prouvé qu'il soit impossible de reconnaître l'existence de perceptions de sensations et

¹ Voir *Bull. Inst. génér. Psychol.*, 5, 1905, p. 179.

d'états de conscience concomitants chez les animaux par l'étude de leurs réactions motrices.

Il nous semble donc que la méthode d'observation qui a amené à la notion des tropismes appliquée aux animaux n'a pas envisagé le problème avec toute l'impartialité désirable, en n'étudiant que le côté «tropisme» de la question ; il y a lieu maintenant de refaire un peu le travail en admettant la notion de conscience et de sensibilité comme jouant un rôle important dans le comportement des animaux.

C'est dans cet esprit que nous avons entrepris, avec des insectes, les recherches qui vont suivre ¹.

II. RÉACTIONS DES INSECTES VIS-A-VIS DE LA LUMIÈRE

A. Lumière solaire.

Il n'est pas douteux que la lumière du jour exerce une grande influence sur les organismes, dans leur développement comme aussi dans leur comportement général. Nombreux sont les animaux qui organisent leur vie en rapport avec elle, les uns la fuyant, les autres au contraire la recherchant, suivant que les habitudes de l'espèce sont de vivre caché ou non. C'est vraisemblablement du reste à une action de la lumière en combinaison avec un retour périodique de sommeil journalier, qu'est due la différenciation qui existe, au point de vue de leur comportement, entre les animaux diurnes et nocturnes.

¹ Ces recherches ont été entreprises à la suite du VI^e Congrès international de psychologie, à Genève, en 1909, où fut discutée la question des tropismes, et poursuivies jusqu'à maintenant. Leur étendue, jointe à des conditions indépendantes de notre volonté, ainsi qu'à la poursuite d'autres travaux, nous ont empêché de les publier plus tôt. Mais mieux vaut tard que jamais !

Prenons, par exemple, un Papillon diurne, que l'on a laissé endormi dans une boîte obscure, et plaçons-le au soleil sur une table : il ne tardera pas à battre les ailes et à s'envoler. Prenons, par contre, un Papillon nocturne, de la famille des Noctuelles, endormi dans les mêmes conditions, et plaçons-le, de même, au soleil ; il restera longtemps immobile sur place, malgré l'éclairement intense auquel il est soumis, et s'il vient à s'éveiller ce n'est nullement pour s'envoler, mais pour marcher sur la table et aller s'endormir à nouveau quelque part à l'ombre.

Nous constatons ainsi que deux individus, quoique voisins dans la classification zoologique, observent chacun un comportement différent par rapport à la lumière.

Cependant, il existe d'autres Papillons, tels les Sphinx et les Bombyx, qui volent aussi bien de jour que de nuit. Dans les mêmes conditions que précédemment, ceux-ci se comportent tantôt comme les diurnes et tantôt comme les Noctuelles.

Maintenant, nous plaçons des Lépidoptères, appartenant aux mêmes espèces que précédemment, séparément dans une grande boîte, hermétiquement close, enfermée elle-même dans une armoire, et nous constatons, d'après le bris occasionné aux ailes et le dépôt abondant de parcelles chitineuses qui se trouve au fond des boîtes où sont les diurnes et les Bombyx, que ces insectes se sont livrés à des vols violents, tandis que les Noctuelles sont restées absolument calmes, si l'on en juge d'après le degré parfait de conservation de leurs ailes.

Ainsi donc, nous avons attribué à une action de la lumière des actes qui se produisent quand même celle-ci fait défaut.

Cependant, dans bien des cas, les insectes se dirigent réellement vers la lumière du jour, ou organisent leur vol en rapport avec la direction des rayons lumineux.

Nous avons déjà signalé le cas des Papillons qui, lâchés au fond d'une chambre, commencent par se diriger vers la fenêtre, et on observera facilement, à l'état naturel, des cas d'orientation de ce genre. La direction prise est-elle le résultat d'une action tropique ou d'actes volontaires ? Demandons d'abord à l'expérimentation la solution de ce problème.

Insectes hibernants.

1. Expériences avec des chenilles de Porthesia chrysorrhæa.

Cette espèce passe l'hiver à l'état de jeunes chenilles dans un petit nid soyeux construit à l'intersection de deux branches.

I. DÉCEMBRE. Trois nids sont amenés dans la chambre chauffée et installés dans un cristalliseur ; ils sont ouverts et placés au soleil ; aucune chenille ne sort de son nid. Celui-ci reste ouvert plusieurs jours, au bout desquels les chenilles finissent par en refermer l'ouverture, depuis l'intérieur, avec de la soie.

II. JANVIER. Un des nids est de nouveau ouvert et placé près de la fenêtre. Nous sortons quelques chenilles, que nous disposons sur le nid avec des feuilles fraîches de Rosier. Aucune n'en consomme, malgré le long jeûne, qui dure depuis le début de l'hiver, mais toutes retournent dans le nid ; dans ce trajet de retour, les unes tournent le dos à la lumière, d'autres la reçoivent en face, d'autres encore latéralement.

III. FÉVRIER. Les deux autres nids sont à leur tour ouverts et placés près de la fenêtre, après avoir été entourés de feuilles de rosier. Quelques individus sortent, viennent se promener un instant sur les feuilles, *dont les unes sont éclairées et les autres dans l'ombre*, et rentrent sans en avoir entamé.

IV. MARS. Nous prenons trois nouveaux nids, qui ont passé l'hiver dans les conditions normales, et les plaçons

dans la chambre chauffée, chacun dans un cristalliseur, près d'une fenêtre. Au bout de deux ou trois jours, les chenilles sortent, se promènent tout autour du nid, *parcourant aussi bien le côté de celui-ci qui est éclairé, que le côté qui est à l'ombre*. Le soir, elles retournent dans leur habitation.

V. MARS. Nous entourons un soir les nids de feuilles de Rosier; les chenilles sortent dès le matin suivant et se mettent de suite à manger; *les unes vont directement aux feuilles qui sont éclairées, les autres vers celles qui sont à l'ombre*.

Ainsi donc, malgré l'intervention de conditions expérimentales d'élévation de température et de luminosité, les insectes n'ont pas modifié le comportement habituel de leur espèce pendant l'hivernage.

Nous avons répété ces expériences dans des conditions à peu près semblables, avec des larves de *Lasiocampa quercus*, de *Dendrolimus pini*, d'*Urapteryx sambucaria* et de *Macrothylacia rubi*, et nous avons pu constater encore que la reprise de l'activité au printemps n'est pas en rapport avec la direction de la lumière.

Nous devons comparer maintenant les résultats des expériences pratiquées avec *Porthesia chrysorrhæa* avec ceux, bien différents, que LOEB (42) a obtenus avec les chenilles de cette même espèce, également au sortir de leur hibernation. Voici, en résumé, l'expérience de LOEB:

Quelques chenilles de *Porthesia chrysorrhæa* sont prises au printemps, à jeun par conséquent, et placées dans une éprouvette dont un côté est orienté vers une fenêtre; toutes les chenilles se dirigent vers l'extrémité du tube qui est éclairée¹. Si l'on place un écran destiné à pro-

¹ ED. CLAPARÈDE (19) ayant placé des chenilles hivernantes de *Cnethocampa pityocampa* dans des éprouvettes placées mi-partie au soleil et mi-partie à l'ombre, constata que ces insectes se promènèrent constamment d'un bout à l'autre de ce tube, sans que la direction de la lumière ni le sens de l'inclinaison de l'éprouvette ait eu la moindre influence sur leur orientation.

jeter une ombre sur une moitié du tube, les chenilles viennent se rassembler à la limite de l'ombre et de la lumière. Enfin, lorsque des chenilles se sont immobilisées à l'extrémité de l'éprouvette qui est vers la lumière, si on introduit à une petite distance d'elles quelques feuilles de leur nourriture, elles n'y viennent pas. La conclusion qu'en tire LOEB est que l'assujettissement à la force lumineuse est tel que les bestioles ne peuvent quitter la partie la plus éclairée du tube pour venir en arrière assouvir une faim de plusieurs mois; elles meurent sur place.

LOEB tire de ses expériences encore une autre conclusion : Quand les chenilles de *Porthesia*, dit-il, sortent au printemps de l'espèce de nid dans lequel elles hivernent, leur héliotropisme positif, très accentué, les oriente vers l'extrémité des branches où se trouvent les bourgeons naissants. Puis, une fois qu'elles ont mangé, cet héliotropisme disparaît et, dès lors, rien ne s'oppose à ce que les chenilles aillent le long d'autres branches ou retournent à leur nid. Ici, l'héliotropisme joue un rôle capital pour la conservation de l'espèce.

Il n'est pas difficile de trouver où réside l'erreur d'interprétation qui a amené LOEB à des conclusions aussi différentes des nôtres.

D'abord ses chenilles sont enfermées dans un tube *long et étroit* ; en conséquence, toute orientation latérale leur est interdite par le fait de la limite fournie à leurs mouvements par l'exiguité de ce tube. En second lieu, les parois lisses de celui-ci constituent un substratum anormal, suffisant pour amener une désorganisation dans les mouvements habituels de ces insectes. Enfin, les chenilles sont expérimentées à une période de diapause où elles ne prennent pas encore de nourriture.

Dans nos recherches, au contraire, les larves restent dans des conditions de milieu qui, à l'exception de l'élé-

vation de la température, se rapprochent de la normale. Liberté leur est donnée de s'orienter dans tous les sens et de rester en contact avec leur nid, ce qui est important. Aussi, dans ces conditions, nous voyons que la lumière n'exerce aucune action directrice, n'intervient nullement dans l'équilibre de conservation de leur existence, et ne les empêche pas de rentrer se cacher, si tel est le mode normal de l'espèce à pareille époque de l'année.

Comparons maintenant nos expériences avec ce qui se passe à l'état naturel, et nous remarquerons :

I. Aucune force extérieure ne peut amener les chenilles à sortir de leur nid à une époque où, si elles en sortaient à l'état naturel, elles périraient. La reconstruction du nid, dans les conditions expérimentales, est bien le résultat d'actes conscients en rapport avec la situation anormale créée.

II et III. Le refus de prendre de la nourriture en janvier et février, provient de ce que, dans la nature, la nourriture n'existe pas à cette époque de l'année; il s'agit là d'un comportement héréditaire.

IV. En mars, le sommeil hivernal a été suffisamment long pour avoir interrompu la diapause et pour que l'élévation de la température ait placé les chenilles dans un élément comparable à celui du printemps, avec cette différence que dans nos expériences la nourriture fait volontairement défaut; nos élèves se livrent alors à une exploration des alentours qui n'est pas en rapport avec la lumière, mais avec la nécessité de se comporter comme se comporte l'espèce au printemps (recherche de nourriture).

V. Lorsque l'exploration, quelques jours après, a amené les chenilles à découvrir des feuilles, dont les unes sont éclairées et les autres à l'ombre, leur vie active reprend comme normalement.

A l'état naturel, il arrive souvent en mars ou avril, ainsi que nous l'avons constaté (50 et 51), qu'une élévation de la température se présente avant le retour de la végétation; la chaleur fait alors sortir les insectes de leur cachette; mais, ne trouvant pas de nourriture, ils y rentrent pour une période de quelques jours, au bout desquels ils ressortent de nouveau, et ainsi de suite jusqu'au moment où ils ont trouvé de quoi apaiser leur faim. Ce comportement résulte de phénomènes adaptatifs et héréditaires où la sélection naturelle a joué son rôle¹; il est guidé par une *sensation* de chaud et de froid en concordance avec le sommet hivernal, ainsi que nous le verrons plus loin, en étudiant les réactions des insectes vis-à-vis de la température et par une recherche nécessaire de la nourriture et de conditions favorables.

Cette recherche de conditions favorables a été constatée au cours de toutes les expériences que nous avons pratiquées dans le but d'étudier l'hibernation des insectes et jamais nous n'avons remarqué qu'elle fût le résultat d'un tropisme. Lorsque les larves ont passé l'hiver en plein air, dans de grandes cages couvertes d'une toile métallique, on les voit sortir de leur cachette déjà plusieurs jours avant l'ouverture des bourgeons; elles se livrent à une véritable exploration des parois de leur cage et du substratum, qui les conduit aussi bien dans les parties éclairées qu'à l'ombre. *La même exploration a été constatée dans les cas où la cage se trouvait recouverte d'un couvercle imperméable à la lumière.*

Insectes de la génération estivale.

Les insectes appartenant aux générations d'été observent souvent une direction qui est en rapport avec celle des rayons lumineux; un cas fréquent est celui où l'ani-

¹ Voir A. Pictet 53 et 54.

mal, endormi à l'ombre, quitte celle-ci pour venir se nourrir au soleil ou en pleine lumière. Il semblerait qu'une action héliotropique, en corrélation avec l'état d'inanition, soit le mobile de cette orientation. Les expériences suivantes vont nous montrer qu'il n'en est rien.

2. *Expériences avec des chenilles de Vanessa urticae et Vanessa io.*

Nous utilisons une grande éleveuse en toile métallique de 60 cm. de côté à la base et de 80 cm. de hauteur, qui est placée à côté d'une fenêtre.

I. Un gros bouquet d'Orties trempant dans un flacon à large col emplit complètement l'éleveuse de façon que les feuilles en touchent les quatre parois ainsi que le plafond. Nous introduisons une cinquantaine de chenilles qui se rendent immédiatement contre la paroi qui est située du côté de la fenêtre. Elles commencent par consommer les feuilles qui sont à côté d'elles; ensuite elles s'enfoncent dans le feuillage et viennent terminer leur repas vers la paroi de la cage qui est à l'opposé de la lumière. Une fois qu'elles ont consommé les feuilles, elles se promènent avec activité dans toutes les parties de la cage et sur les branches, sans observer de direction déterminée par rapport à la lumière.

Cette première partie de l'expérience concorde avec l'observation de LOEB sur des chenilles de *Porthesia chrysorrhoea*. Mais poursuivons nos recherches.

II. Une trentaine de chenilles se sont assemblées en un paquet compact, contre la paroi éclairée, en vue de la mue¹; celle-ci dure deux jours, à la suite desquels ces individus peuvent être considérés comme étant à jeun.

¹ Ces chenilles dans leur jeune âge, ont coutume de se rassembler en un paquet serré les unes contre les autres, pour muer; mais il est rare qu'elles choisissent, comme ici, un endroit éclairé.

Nous plaçons des Orties contre la paroi opposée à la fenêtre, de façon qu'un vide d'au moins 20 centimètres existe entre les feuilles et les chenilles. Ces dernières ne tardent pas à atteindre les feuilles, les unes par le plafond, d'autres par le plancher, d'autres encore par les parois latérales.

III. Des chenilles sont laissées deux jours sans nourriture; après s'être rassemblées quelques instants sur la paroi éclairée, elles parcourent la cage vide dans tous les sens et cela pendant toute la durée de l'expérience, *nuit et jour*.

IV. Des chenilles sont laissées sans nourriture pendant trois jours, au bout desquels elles sont lâchées sur une table dont la moitié est éclairée par le soleil et dont l'autre moitié est dans l'ombre portée d'un volet. Des feuilles d'Orties sont disposées sur toutes les parties de la table; les chenilles vont *directement* aux feuilles les plus rapprochées d'elles, que ces feuilles soient au soleil ou à l'ombre.

V. Même expérience, mais sans placer de feuilles sur la table. Les chenilles se répandent dans toutes les directions, gagnent indifféremment l'ombre ou la lumière, montent le long de la fenêtre ou vont sous la table, gagnent le plafond de la chambre ou le plancher.

VI. Des chenilles sont rassemblées contre une des parois d'une grande boîte en tôle, placée elle-même dans une armoire. La nourriture est déposée contre la paroi opposée à celle où se tient le rassemblement. Les larves atteignent leur nourriture malgré l'obscurité.

VII. Même expérience avec des chenilles en train de muer; même résultat.

VIII. (Avec de très jeunes chenilles, encore dans leur nid soyeux ¹.) Le nid est disposé dans un récipient cylin-

¹ A l'état naturel les jeunes chenilles de ces espèces tissent des toiles de soie qu'elles fixent aux rameaux avoisinant le nid, dans le but de faciliter leur éparpillement.

drique en verre, placé lui-même auprès d'une fenêtre; quelques rameaux d'Orties sont introduits autour du nid; les larves tissent les toiles habituelles sur tout le pourtour intérieur du récipient, côté à l'ombre et côté à la lumière.

Les expériences que nous venons de signaler sont le résumé d'un grand nombre de séries, pratiquées pendant plusieurs années; elles montrent que l'héliotropisme n'intervient pas pour diriger le comportement des chenilles. Si ces insectes ont une tendance à s'orienter vers la lumière, lorsque les conditions le permettent, rien ne s'oppose à ce qu'elles aillent chercher l'ambiance favorable dans les milieux à l'ombre dès que cela devient nécessaire. Il est vrai qu'il arrive fréquemment que leurs mouvements les amènent à se trouver parfois dans la direction des rayons lumineux; mais cette direction ne les assujettit en aucune façon. L'état d'inanition ne les assujettit pas davantage à la force physico-chimique de la lumière; au contraire, cet état leur donne une plus grande activité, dans tous les sens.

Il y a lieu en conséquence d'admettre que le comportement des chenilles dans ces dernières expériences est dirigé par des actes conscients en rapport avec la recherche de la nourriture; il est admissible que l'odorat joue le principal rôle dans cette recherche.

Le vol des Insectes diurnes.

On sait que l'habitude de beaucoup de ces insectes est de ne voler et de ne butiner qu'au soleil. C'est, en effet, un fait bien connu des entomologistes que par les journées de pluie ou simplement lorsque le ciel est couvert de nuages, aucun Papillon diurne ne vole, à moins qu'il ne soit dérangé de l'endroit où il s'est caché. Faut-il voir, dans cette habitude de ne mener une vie active qu'au soleil, le résultat de phénomènes d'héliotropisme? La

question ayant été traitée par LÆB et par BOHN, nous nous y arrêterons quelque peu.

M. L. LALOY (38) et RADL ont fait remarquer à juste titre que si les insectes étaient positivement héliotropiques rien ne les empêcherait de voler constamment vers le soleil ou vers la lune. La réponse est, d'après LÆB (42) que la plupart des insectes héliotropiques possèdent en même temps une excitabilité chimique très prononcée qui les ramène vers la terre. Mais, s'il leur arrivait de s'élever à une certaine hauteur, l'abaissement de la température dans les régions élevées de l'atmosphère ne tarderait pas à éteindre leur excitabilité héliotropique. Il peut enfin y avoir intervention d'autres facteurs encore inconnus.

L'excitabilité chimique à laquelle il est fait allusion est vraisemblablement la même que celle qui pousse les insectes à venir butiner sur les fleurs, ou à rechercher un peu d'humidité sur le sol. Ce sujet a été étudié très à fond et expérimentalement par nombre d'auteurs, dont en particulier F. PLATEAU, G. BONNIER et PÉREZ, qui concluent à l'intervention de la vue, de l'odorat, du sens antennaire, autrement dit de fonctions d'ordre psychique. En admettant que les insectes, dans leur vol ascendant vers le soleil, soient soumis à une action héliotropique — ce qui n'est pas prouvé — c'est tout au moins grâce à l'intervention de leurs organes des sens, c'est-à-dire volontairement, qu'ils pourraient échapper à cette action. C'est toujours un point qu'il est bon d'établir.

Pour ce qui est du rôle de l'abaissement de la température dans les hautes sphères de l'atmosphère, comme provoquant, le cas échéant, le retour des insectes vers le sol, son intervention nous paraît peu probable. Dans les hautes Alpes, par exemple, volent parfaitement les mêmes espèces que dans la plaine. A 2500 m. on rencontre en pleine activité autour des névés et lorsque souffle un

vent frais, des Papillons de diverses espèces; ce qui montre que la fonction du vol peut s'effectuer malgré le froid. Les Papillons hivernants volent en automne et au printemps par une température beaucoup plus basse que celle que subissent les mêmes espèces de la génération d'été. Nous en avons vu plusieurs s'ébattre en avril, au mont Salève, alors que le sol était encore couvert de neige. Ces exemples montrent que les insectes peuvent progresser dans les airs malgré un abaissement de température.

P. BACHMETJEV (2) donne une explication du vol des Papillons en rapport avec la température qui montre comment ces Insectes peuvent voler malgré un abaissement de celle-ci. C'est l'élévation de la chaleur solaire jusqu'à une certaine limite qui communique aux muscles alaires le degré d'excitabilité voulu pour assurer leur fonctionnement; mais une fois ce fonctionnement acquis, c'est la température propre de l'animal qui monte et remplace la chaleur solaire si celle-ci vient à diminuer. Certaines espèces sont organisées de façon à exiger pour la fonction du vol une chaleur supérieure à d'autres; ce sont les Papillons diurnes, aussi se tiennent-ils de préférence au soleil, tandis que les nocturnes exigent une température moindre; c'est ce qui explique pourquoi les diurnes peuvent encore voler un certain temps à l'ombre. Les expériences de BACHMETJEV concluent encore à l'inefficacité de la lumière.

Etudions maintenant quelques particularités du vol des insectes diurnes, dans leur élément naturel, et dans leur comportement en pleine lumière.

Vols ascendants et descendants.

Si l'on observe le vol des Insectes diurnes à l'état libre, on remarque que, d'une manière générale, ils volent à peu près horizontalement se dirigeant de fleurs en fleurs. Ce-

pendant il peut se faire qu'un insecte ait à effectuer des vols verticaux, le conduisant parfois jusqu'à une certaine hauteur. Nous signalerons quelques observations au sujet de ces vols.

I. Un obstacle, tel qu'un arbre, un mur, une maison, se trouve sur le passage d'un Papillon en train de voler horizontalement; l'animal le franchit et redescend de l'autre côté. Or, l'ascension se fait tout aussi bien par le côté de l'obstacle qui est exposé au soleil que par celui qui se trouve dans l'ombre.

II. Lorsqu'un oiseau poursuit un insecte, ce dernier effectue un vol ascendant, très élevé, dans le but d'échapper à l'attaque. Il en est parfois de même pour échapper à l'atteinte par un collectionneur.

III. Pour bien des espèces, l'accouplement se fait dans les airs; on voit la femelle s'élever souvent très haut et le mâle la rejoindre. Il arrive aussi que plusieurs individus d'une même espèce se poursuivent en vols verticaux, tourbillonnant et atteignant une assez grande hauteur.

On peut aussi constater des vols descendants chez beaucoup d'espèces, ainsi chez les Papillons des genres *Limenitis*, *Thecla* et d'autres, qui se tiennent généralement au sommet des arbres et des arbustes et qui en descendent pour venir sur le sol, butiner sur les fleurs ou rechercher quelque humidité, sans qu'on puisse remarquer que cette descente et l'ascension du retour, soient régies par la direction de la lumière.

Dans certains cas on constate que l'insecte a un intérêt ou une habitude à voler toujours droit devant lui, sans qu'aucune force extérieure ne puisse amener une modification quelconque dans sa progression en ligne directe. Les mâles de *Lasiocampa quercus* se comportent un peu de cette façon lorsqu'ils volent à la recherche d'une femelle; on les voit parcourir de longues distances, presque sans dévier de la ligne droite. Il en est

de même des espèces qui se livrent à des migrations d'un pays dans un autre. Nous avons pu observer en 1906 un *passage* de *Vanessa cardui*, qui dura plusieurs jours, comprenant un nombre fabuleux d'individus¹. Ces insectes progressaient durant toute la journée dans une direction exactement sud-nord, franchissant tous les obstacles, même les plus élevés². Or, pendant la matinée, ils gravissaient des obstacles par le côté éclairé, et l'après-midi par le côté à l'ombre.

Dans aucun des cas signalés, comme dans beaucoup d'autres que nous avons observés, il n'a été constaté que des vols ascendants et descendants soient en rapport avec la direction des rayons solaires; leur mobile, au contraire, apparaît comme étant régi par des actes volontaires suscités par la nécessité, la frayeur, l'intérêt, l'habitude, la recherche de la femelle, etc.

Passage de la lumière à l'ombre.

Nous devons aborder maintenant un sujet auquel il a été fait maintes fois allusion dans les ouvrages de certains auteurs, c'est celui du passage d'un animal de l'ombre à la lumière ou *vice-versa*.

Déjà LOEB et BOHN avaient remarqué qu'un tel passage était susceptible de renverser le sens de la réaction, de même que la brusque apparition d'une ombre portée, si faible soit-elle, sur un organisme en pleine lumière, amenait chez celui-ci des réactions excessivement vives. En outre, on sait que certains animaux effectuent une rotation de 180° sur eux-mêmes dès qu'ils entrent en contact avec la limite de séparation entre l'ombre et la lumière. BOHN (10) signale un exemple de ce genre chez un insecte, l'*Acanthia lectularia* et attribue cette rotation à une variation assez rapide de l'éclairement des yeux;

¹ Voir: Bulletin Soc. Lépidoptérol. Genève, vol. I, 1906, p. 180-182.

² Le vol traversa le Salève et le Jura.

cet insecte, menant normalement une vie cachée, cette rotation le ramène forcément dans son milieu naturel s'il vient à le quitter.

Nombreux sont les cas où des insectes, dans leur vol horizontal, aient à traverser une zone d'ombre portée, produite par un arbre, une maison ou tout autre objet vertical. Nous avons observé sous ce rapport des *Pieris rapae* et *brassicae*, ainsi que des *Epinephela janira* et nous avons constaté à plusieurs reprises que, pour traverser cette zone, le Papillon ne *modifie pas sa direction* (ce qui devrait être s'il était héliotropique), mais seulement la nature de son vol ; sa progression, dans la zone ombrée, est, en effet, plus saccadée et souvent plus rapide qu'au soleil. Or, le vol saccadé, dans cette circonstance, est identique à celui qu'observe tel Papillon qui a été effrayé, par exemple, par un collectionneur maladroit ou par un oiseau, et qui s'enfuit rapidement.

On peut constater également, dans les bois où le soleil marque une série de zones ombrées, alternant avec des zones éclairées, que la direction du vol horizontal des insectes n'est pas forcément modifiée en passant d'une zone à l'autre. Certes, on en trouvera qui volent un peu en zig-zag ; mais il sera facile de reconnaître que ce mode de progression en zig-zag est motivé davantage pour venir se poser sur une feuille éclairée, et pour éviter les troncs d'arbres, que par la présence des multiples limites entre l'ombre et le soleil. Du reste, si l'on compare, par exemple, le vol des *Erebia* dans un bois ou dans une prairie en plein éclaircissement, on verra que ce vol est identique dans les deux cas. En outre, on trouvera un grand nombre d'individus qui volent dans les bois en ligne à peu près droite tant qu'ils ne sont pas arrêtés par un obstacle ou par la présence d'une fleur, sur laquelle ils viendront chercher leur nourriture.

Dans celles de nos expériences qui ont eu pour but

d'étudier le vol des insectes vers les lumières artificielles, et que nous relaterons plus loin, il nous a été donné de confirmer plusieurs fois que la limite entre l'ombre et la lumière n'exerce aucune influence sur la direction suivie par l'insecte lorsqu'il traverse cette limite. La plupart de ces expériences ont été pratiquées avec une lampe à incandescence, munie d'un réflecteur ; celui-ci détermine en conséquence une ombre portée ; deux ou trois fois, il est arrivé que l'animal ait effectué, dans son vol, un arc de cercle, au moment de franchir cette ombre portée ; mais nous avons toujours pu montrer que cet arc de cercle n'était pas en rapport avec la limite entre l'ombre et la lumière. Du reste, les insectes qui vont visiter une lampe sont toujours dans l'ombre au moment de leur départ et ceux qui quittent le centre lumineux après l'avoir visité, rentrent dans l'ombre également ; or, dans les deux cas, on observe que la direction est souvent rectiligne.

Cessation du vol le soir.

On est également porté à attribuer à des phénomènes d'héliotropisme la cessation du vol des insectes diurnes, lorsque vient le crépuscule. Il est de fait que, lorsque le soleil est masqué par un nuage ou, le soir, lorsqu'il disparaît à l'horizon, ces insectes, et surtout les Papillons Rhopalocères, ne tardent pas à aller se cacher dans les buissons ou contre les tiges des Graminées ou les troncs d'arbres. Cependant, l'activité de ces insectes et leurs visites aux fleurs continuent un certain temps encore après la disparition de l'astre. Une relation entre la cessation du vol et l'obscurité naissante semblerait s'imposer.

L'observation suivante montre que la cessation du vol le soir ne provient pas d'une diminution de l'intensité

lumineuse, mais d'un retour périodique à un état de fatigue nécessitant le repos. Ce retour, pour chaque espèce, se présente à une époque à peu près déterminée de la journée, indépendamment des conditions de luminosité, certaines espèces allant se cacher plus tôt que d'autres.

Considérons deux espèces, *Lycæna icarus* et *optilete*, que nous avons observées dans la montagne, aux environs de Randa. Dans une certaine prairie, par le fait des sommets avoisinants, le soleil disparaît en août à 6 heures du soir ; cependant, les *Lycæna* qui s'y trouvent vont se cacher avant cette heure, c'est-à-dire alors que le soleil luit encore. Dans une autre prairie, l'astre disparaît déjà vers 4 h. $\frac{1}{2}$ derrière un sommet (le Weisshorn) ; là, les *Lycæna* continuent à voler dans l'ombre. Il est juste de reconnaître que quelques individus fuyent la limite de l'ombre à mesure qu'elle avance, de façon à prolonger au soleil le temps qui leur reste avant le moment du repos. Néanmoins, un certain nombre restent sur place et poursuivent leur activité dans l'ombre.

Vol en plein soleil.

Nous avons déjà signalé le cas des Papillons de jour qui volent dans l'obscurité et celui où, lâchés dans le fond d'une chambre, et après avoir volé vers la fenêtre fermée, ils quittent celle-ci pour aller chercher une issue dans la chambre voisine.

Voici encore quelques observations qui illustrent que le vol de ces insectes n'est pas dépendant de la direction des rayons lumineux.

3. Expériences avec des Papillons de *Vanessa urticæ* et *io*, de *Pieris rapæ* et *brassicæ*.

Ces insectes sont enfermés quelque temps dans une boîte obscure, peu après leur éclosion (ils sont

en conséquence à jeun), puis ils sont lâchés en plein air.

I. La boîte est ouverte au soleil : les Papillons viennent alors se placer en marchant contre les parois de la boîte et s'arrêtent sur le pourtour de celle-ci, à l'endroit où ils se trouvaient lors de l'ouverture du couvercle ; leur position, par rapport au soleil, est donc quelconque ; les uns sont en face de lui, d'autres lui tournent le dos, d'autres enfin sont placés latéralement par rapport à cet astre. Ensuite, chaque individu s'envole *droit devant lui*, en suivant la direction de l'axe de son corps.

II. La boîte est ouverte par temps couvert et par la pluie : le comportement est le même.

III. La boîte est ouverte par temps ensoleillé, mais à l'ombre d'un mur : les insectes se comportent comme en I, sans que leur direction soit modifiée par la limite de l'ombre, lorsqu'ils la franchissent.

IV. La boîte est ouverte au soleil, mais dans le voisinage immédiat d'un arbre. Les insectes ne dévient de leur direction primitive que pour se rendre à cet arbre.

V. On prend un Papillon dans la main et on le lance violemment dans une direction quelconque ; il continue à voler quelque temps dans la direction qui lui a été imposée quelle qu'elle soit par rapport à celle des rayons du soleil et n'en dévie que pour se rendre vers un arbre ou vers un buisson.

(Dans ces deux derniers cas, l'orientation est guidée par la recherche d'un substratum).

Du reste, si les insectes devaient forcément suivre une direction en rapport avec celle des rayons du soleil (par exemple à l'opposé de cet astre) nous les verrions voler invariablement le matin dans le sens du levant au couchant, et l'après-midi dans le sens du couchant au levant, cette dernière direction les ramenant, il est vrai, à leur point de départ. Ce n'est pourtant pas le cas.

D'une manière générale, on constate, au contraire, que les individus ne s'écartent pas tellement du lieu où ils sont nés, et qu'après avoir progressé un instant dans une certaine direction, ils reviennent dans le voisinage de leur lieu d'élection. Lorsque certaines espèces, comme les *Vanessa cardui*, se livrent en masse à de grandes migrations qui durent plusieurs jours, elles volent constamment dans une direction sud-nord, sans en dévier un instant, franchissant tous les obstacles plutôt que de les contourner : elles ont, par conséquent, le soleil derrière elles pendant la matinée, et devant elles pendant l'après-midi.

Il nous reste à examiner encore le comportement des insectes lorsqu'ils butinent sur une fleur. C'est un fait assez répandu qu'un Papillon de jour qui se pose sur un plan horizontal, éclairé par le soleil, se place de façon que sa tête soit disposée à l'opposé de cet astre, et que son corps soit parallèle à la direction des rayons lumineux. BOHN (12, 13 et 14) a voulu voir dans ce phénomène un cas d'héliotropisme ; il a constaté que, pour prendre la position voulue, les Papillons tournent sur eux-mêmes en se plaçant successivement suivant les divers azimuts. Quand la tête se trouve à l'opposé du soleil, les battements des ailes étant très énergiques, l'impulsion devient considérable et l'animal s'éloigne de l'astre. Lorsque le vent souffle, le Papillon s'oriente contre celui-ci, puis les battements d'ailes étant fonction de l'éclairement des yeux, ils sont plus énergiques d'un côté que de l'autre, ce qui replace l'insecte dans le sens des rayons lumineux.

Si ce comportement est le résultat d'une action tropique de la lumière, il y a lieu de noter que cette action est bien loin d'être générale, car on constate de nombreuses exceptions à cette observation.

Ainsi, lorsque le soleil est haut à l'horizon, l'orientation des insectes sur les fleurs est quelconque, et ceux-ci

ne se placent pas la tête en bas. Lorsque deux individus se trouvent sur la même fleur, on les voit parfois tourner constamment sur eux-mêmes et s'arrêter dans n'importe quelle position par rapport à la direction de la lumière ; c'est ce qui a lieu également lorsqu'un mâle recherche une femelle posée. En détachant délicatement la tige d'une fleur sur laquelle se trouve un Papillon, on peut faire tourner celle-ci dans tous les sens, sans amener une modification dans l'orientation de l'animal, que l'on pourra maintenir face au soleil, si on place la fleur convenablement. Enfin, nous avons observé nombre d'espèces (*Lycæna*, *Pieris*, *Papilio*, etc.) qui se meuvent tout autour de la surface d'une fleur sans s'inquiéter d'où provient l'éclairement.

Nous remarquerons que le comportement des insectes lorsque le soleil est haut dans l'horizon est le plus souvent le même que lorsque ses rayons sont obliques. Or, une orientation déterminée, produite par héliotropisme, ne pourrait s'observer que par l'obliquité des rayons solaires, condition nécessaire pour que le corps, qui est normalement situé horizontalement, puisse être placé dans la direction de ces rayons. Mais, des orientations quelconques s'observent dans les deux cas.

En outre, le battement des ailes ne semble pas être fonction de l'éclairement des yeux. Il suffit d'enlever ceux-ci à un Papillon pour s'en rendre compte. Il suffit encore d'observer un mâle auprès d'une femelle ; celui-ci agite ses ailes quand bien même il est à l'ombre de celle-là ou quand bien même ils se trouvent l'un et l'autre dans une zone ombrée. Nous avons vu que la fonction du vol, c'est-à-dire le battement des ailes, dépend de l'élévation de la température du corps, qui peut se produire indépendamment de la direction des rayons lumineux. Le vol des Papillons de jour, du reste, s'effectue parfaitement en l'absence des rayons solaires, comme

dans l'obscurité complète, ainsi que nous l'avons déjà constaté.

Pour clore ce sujet, signalons encore un exemple :

Un Papillon de jour, le *Thecla rubi*, a pour habitude de se poser sur le dessus d'une feuille horizontale, les ailes dressées verticalement sur le dos, celles de gauche appuyées contre celles de droite. Si on s'approche d'une feuille supportant un de ces insectes, il se place face à l'observateur, de manière que son corps prenne une orientation perpendiculaire au visage de celui-ci. Si l'on se déplace autour de la feuille, l'animal tourne sur lui-même afin de conserver son corps constamment perpendiculaire au visage. De cette façon, en variant successivement la position que l'on occupe par rapport à la feuille, on peut faire prendre au Papillon toutes les orientations que l'on veut. On pourrait envisager ce manège comme étant le résultat d'une action tropique de la lumière réfléchie par le visage ; mais si un second observateur vient se placer à côté du premier, l'insecte s'oriente plusieurs fois de l'un à l'autre avec agitation, *puis finit par s'envoler*. Il n'est donc pas assujéti à la lumière puisqu'il peut s'en *désassujettir* quand il veut ; sa fuite doit donc être envisagée comme un acte volontaire, commandée vraisemblablement par un sentiment de frayeur.

Comportement des Papillons hivernants.

Nous avons vu que lorsqu'on place sur une table, au soleil, un Papillon de jour, appartenant à la génération d'été, qui a été laissé quelque temps dans une boîte obscure, *il s'envole aussitôt*. Dans des conditions identiques, le comportement n'est plus le même lorsqu'on s'adresse à des individus qui sont sous l'influence du sommeil hivernal au moment de l'expérience.

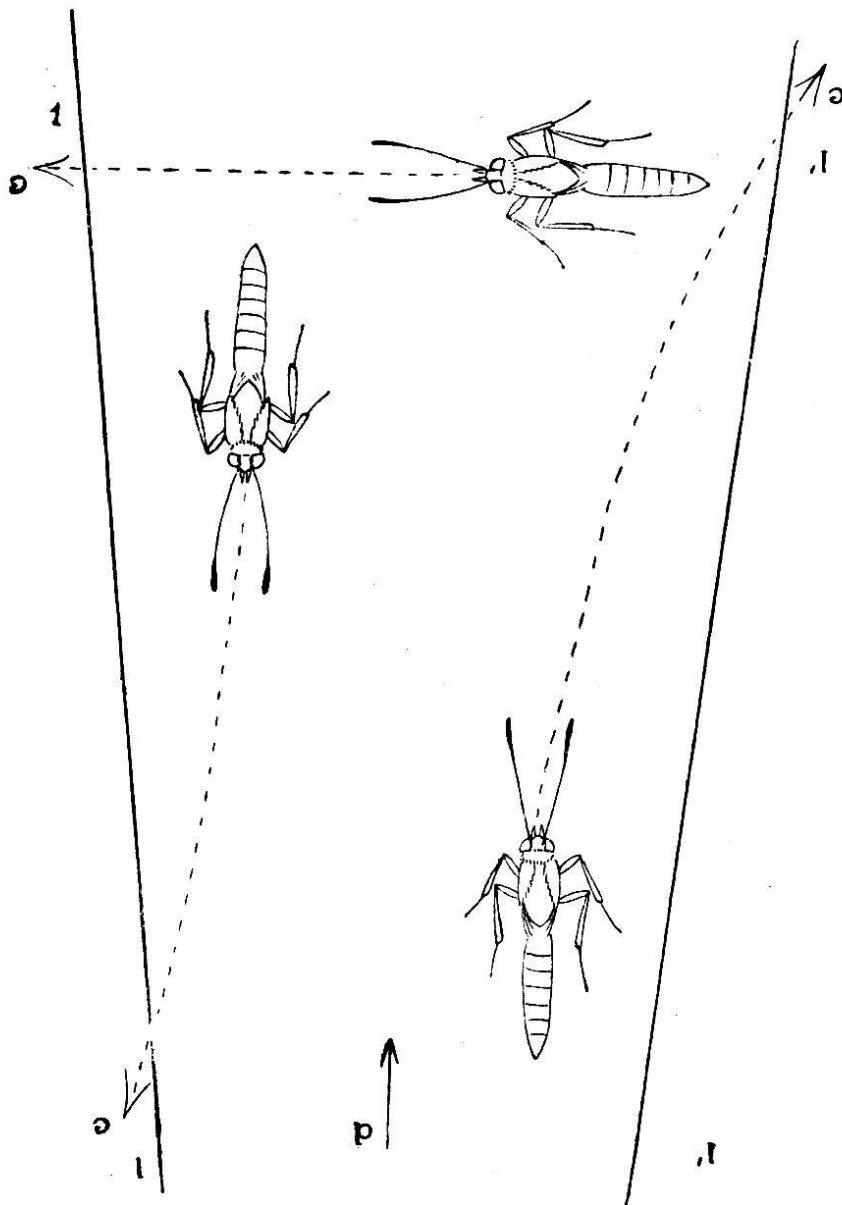


Fig. 1. — Papillons de *Vanessa io* en sommeil hivernal, placés dans un faisceau de lumière solaire donnant sur un plan horizontal. d, direction de la lumière solaire ; ll, l'l' limite entre l'ombre et la lumière, c, direction suivie par les Papillons qui quittent la zone éclairée préjudiciable en marchant devant eux quelle que soit la position qu'ils occupent par rapport à la direction des rayons.

4. Expériences avec des Papillons de *Vanessa io*, de la génération d'hiver¹.

I. Six individus, endormis dehors par 10°, sont placés dans la chambre chauffée, sur le plancher, dans une zone

¹ En position de repos, les ailes de ces Papillons sont dressées verticalement sur le dos.

éclairée par les rayons du soleil entrant par une fenêtre ; la position qui leur est donnée par rapport à la direction des rayons lumineux est quelconque. Au bout d'un certain temps, ils *abaissent* leurs ailes horizontalement et les laissent ainsi sans les relever.

II. Sept individus, endormis dehors par 5°, sont placés dans les mêmes conditions.

Deux individus se comportent comme en I.

Cinq individus quittent au bout d'un certain temps la surface éclairée en *marchant* vers l'ombre.

III. Trois individus, endormis par 3°, sont encore placés dans les mêmes conditions, un latéralement par rapport à la direction des rayons lumineux, un autre face au soleil, un troisième la tête à l'opposé de cet astre. Au bout de dix minutes environ, ils abaissent leurs ailes horizontalement et, sans les relever, marchent lentement *devant eux* jusqu'à ce qu'ils aient dépassé la limite de séparation entre la lumière et l'ombre ; alors ils s'immobilisent ; les deux derniers, par le fait de l'orientation qui leur a été donnée, doivent décrire un léger arc de cercle pour atteindre la zone ombrée. (Fig. 1.)

Nous retiendrons tout d'abord de ces expériences qu'il existe une corrélation entre le comportement observé par les insectes et le degré plus ou moins avancé de leur sommeil hivernal. Ceux qui le subissent par 10°, et chez lesquels on peut considérer ce sommeil comme étant encore incomplet, acceptent l'influence des rayons solaires ; ils se comportent, en conséquence, un peu comme les *Vanessa io* de la génération estivale. Pour ce qui est des individus qui sont endormis par une température plus basse, et par conséquent dans un état léthargique plus avancé, deux acceptent encore de rester au soleil, tandis que les autres le fuient. Nous observons ainsi deux modes de réaction parfaitement différents.

L'éloignement de la zone éclairée, ni l'abaissement horizontal des ailes, ne sont le résultat d'une action tropique de la lumière, puisque la direction suivie par les insectes ne répond pas aux conditions exigées par la théorie des tropismes ; en effet, *ces deux phénomènes se produisent quel que soit la position du Papillon par rapport à la direction des radiations lumineuses*. D'autre part, en admettant que le comportement des Papillons d'été soit régi par une action héliotropique, cette action devrait forcément déclancher chez ceux d'hiver les mêmes réactions, l'état de sommeil, dans ce cas particulier, n'étant pas une condition suffisante pour éliminer le tropisme ; elle élimine seulement *l'action du vol*.

Au contraire, si nous comparons le comportement observé par les représentants de chacune des deux générations avec ce qui se passe à l'état naturel, il nous sera donné de comprendre le mobile qui dirige l'insecte. Pour les Papillons d'été, le soleil, de même que la chaleur qu'il procure, constitue l'élément naturel, indispensable au vol, c'est-à-dire au maintien de l'existence. Tandis que pour ceux d'hiver, du fait des conditions requises par l'hibernation, l'élément naturel est l'ombre. Et pour atteindre ces conditions favorables, chacun, bien qu'appartenant à une même espèce, se conduit d'une façon appropriée aux circonstances en observant des réactions respectivement différentes vis-à-vis de la lumière.

Nous assistons donc, une fois encore, à une recherche volontaire du milieu indispensable, guidée par des phénomènes ataviques ou un instinct héréditaire, en concordance avec la périodicité des saisons et pour laquelle l'action tropique de la lumière n'est pas à considérer.

On se rend compte également de cette différence entre les réactions des Papillons d'été et de ceux d'hiver, en pratiquant encore l'expérience suivante :

Des Papillons de *Vanessa io*, par exemple, de la géné-

ration d'été, placés dans une caisse, à l'abri de la lumière, cherchent à fuir, malgré l'obscurité, et s'abiment les ailes, ainsi que nous l'avons vu. Au contraire, des *Vanessa io*, de la génération d'hiver, placés dans les mêmes conditions d'obscurité, y restent immobiles, sans se détériorer.

B. Lumière artificielle.

Insectes diurnes.

La lumière artificielle n'impressionne pas toujours les insectes diurnes. Ainsi, lorsque dans une chambre obscure plusieurs d'entre eux sont immobiles sous une cloche, l'éclairage électrique allumé brusquement dans leur voisinage ne leur fait faire aucun mouvement qui indique qu'ils ont perçu ce brusque éclairement. D'autre part, on peut laisser un Papillon diurne endormi au-dessous de l'ampoule d'une lampe électrique, ou dans le voisinage de celle-ci, sans que cela interrompe son sommeil et ait la moindre action sur lui pour provoquer des battements d'ailes ou des mouvements d'orientation.

Cependant, les Papillons de jour que l'on force à voler le soir, dans une chambre éclairée, commencent par se diriger vers la lumière; ensuite ils la contournent deux ou trois fois, s'en écartent, s'en rapprochent à nouveau et finissent par s'en éloigner définitivement pour aller s'immobiliser dans quelque endroit obscur.

En résumé, ils se comportent comme les insectes nocturnes dont nous étudierons le vol à la fin de ce chapitre. Nous avons gardé pendant plusieurs heures, *en liberté* sur une table au dessous d'une lampe d'éclairage, suspendue au plafond, diverses espèces de Papillons diurnes, sans qu'ils aient cherché à fuir cette intense lumière, tout à fait anormale pour eux. Chaque fois que nous les dérangions, ils voletaient légèrement, se déplaçaient à

droite ou à gauche, et retombaient ensuite dans leur immobilité.

Nous devons encore une fois faire remarquer qu'une réaction vis-à-vis de la lumière n'a lieu que lorsque l'insecte est éveillé. Bien que paraissant naturelle, cette constatation montre que le comportement de l'animal lorsqu'il vient visiter la source de lumière, est volontaire et qu'il n'est pas assujéti à la force extérieure ; car, s'il y avait assujettissement, c'est-à-dire action directe sur le système musculaire, comme le veut la théorie des tropismes, cet assujettissement se manifesterait tout aussi bien chez les individus endormis, le sommeil n'étant pas une condition suffisante pour empêcher une action mécanique directe sur les muscles, ou même indirectement par l'intermédiaire du système nerveux.

Insectes nocturnes.

Pour ce qui est des Insectes nocturnes, on sait qu'au contraire la lumière artificielle exerce une certaine influence sur leur comportement.

Plusieurs auteurs ont étudié cette influence. JOSEPH PERRAUD (49) et JOHN JULLIEN (36) ont établi que c'est la lumière blanche qui exerce la plus grande attraction sur les Papillons et que la lumière diffuse est plus captivante que la lumière vive. PERRAUD, en faisant tomber les rayons du spectre dans une chambre obscure où étaient enfermés des Papillons de *Cochylis* et des Pyrales, observa un groupement curieux de ces insectes, la majorité se trouvant dans le jaune, le vert, l'orangé, une assez grande quantité dans le rouge, un petit nombre dans le bleu, quelques-uns seulement dans le violet. En remplaçant les radiations spectrales par autant de lumières représentant la même couleur et de la valeur

initiale d'une bougie, on remarque nettement une plus grande action de la lumière blanche.

Cette observation a une grande importance au sujet de l'étude de l'héliotropisme. Nous comprenons que la lumière blanche diffuse soit la plus captivante, puisque c'est celle du jour à laquelle sont habitués les organismes. Or, nous verrons plus loin que lorsqu'un Papillon est placé entre une lampe électrique, d'une grande puissance lumineuse, et une fenêtre ouverte (expériences faites en plein jour), il se dirige presque invariablement vers la lumière naturelle. Cependant, le pouvoir lumineux de la lampe est bien plus fort.

Le vol des Papillons de nuit autour des lampes.

Jadis on avait remarqué que les Papillons qui viennent vers la flamme d'une bougie s'y brûlent les ailes et que cette brûlure ne les empêche pas de revenir aussitôt vers cet excitant néfaste. On en tirait la conclusion que *l'attraction* produite par les rayons lumineux devait être bien forte puisque la douleur ressentie était impuissante à éloigner l'insecte du danger.

Nous devons toutefois faire remarquer que la question de douleur, dans le cas particulier, ne semble pas devoir entrer en ligne de compte, car les ailes des Lépidoptères sont à peine innervées. Ainsi, la section d'une aile, ou tout au moins la section d'une partie de celle-ci, pratiquée chez un individu au repos, n'entraîne aucun mouvement qui indique qu'il ressent une douleur. Cette constatation enlève donc bien de sa valeur à l'idée d'une attraction inévitable de l'insecte vers la lumière et en donne davantage à celle qui tendrait à admettre la volonté comme mobile de la visite des lampes. Au surplus, toute sensation de brûlure a été éliminée des expériences que nous allons relater, puisque nous avons utilisé,

pour l'étude du vol des Lépidoptères, des lampes à incandescence et un phare à acétylène de motocyclette

En second lieu, il est exagéré d'admettre que les insectes, dans leur ensemble, se dirigent vers la lumière ; en réalité, ce n'est qu'un petit nombre d'entre eux, comparé à la masse des individus qui vivent dans le voisinage des lampes, qui viennent voler autour de celles-ci. On s'en rend compte facilement en explorant les arbres et les bosquets qui, par exemple dans les jardins publics, entourent les phares électriques et qui contiennent, par rapport à ceux que l'on voit évoluer autour de ces phares, une quantité très considérable d'insectes. Les collectionneurs, lorsqu'ils placent dans une prairie une lampe à acétylène pour capturer les espèces nocturnes, constatent également ce fait, car un grand nombre d'individus restent absolument indifférents à la lumière, même lorsqu'elle est projetée sur eux. Du reste, les observations suivantes démontrent également que cette indifférence est très répandue.

I. Une lampe à incandescence de 10 bougies est suspendue au milieu d'une chambre dont la fenêtre est ouverte ; nous nous plaçons dehors et observons qu'un grand nombre d'insectes volent dans la prairie et autour des arbustes qui sont situés devant la fenêtre ; très peu pénètrent dans la chambre (1 à 5 suivant les jours).

II. Nous plaçons dans l'intérieur de la chambre un phare à acétylène projetant ses rayons au travers de la fenêtre ouverte ; nous considérons les insectes dont le vol les rapproche de celle-ci ; beaucoup franchissent la zone éclairée sans s'y arrêter ; quelques-uns s'y arrêtent un instant et poursuivent leur chemin ; peu pénètrent dans la chambre.

III. Nous capturons quelques individus qui sont restés indifférents et nous constatons qu'ils appartiennent aux mêmes espèces que ceux qui ont pénétré dans la chambre.

IV. Dans une boîte à couvercle vitré se trouvent des Lépidoptères nocturnes au repos. Nous plaçons cette boîte au-dessous d'une lampe de 10 bougies suspendue au plafond et munie d'un abat-jour conique. Pendant les deux heures et demie que la lampe est allumée, aucun de ces Insectes ne fait le moindre mouvement. (Cette expérience a été vérifiée un grand nombre de fois).

Ainsi l'attraction des insectes nocturnes par les lumières artificielles — si attraction il y a — *n'est pas générale, mais constitue une exception*, qui est suffisante à elle seule pour laisser subsister un doute sur l'efficacité tropique de la lumière ; on doit en effet admettre que pour être réel, un phénomène ne peut souffrir autant d'exceptions que dans le cas qui nous occupe.

Maintenant, recherchons, d'après les expériences que nous avons entreprises relativement au vol des Papillons autour des lampes, si ce vol résulte d'actes conscients ou de tropismes.

Ces expériences comprennent 258 essais avec 37 espèces, appartenant surtout aux Noctuelles et aux Géomètres et dont voici la liste :

Espèces ayant servi aux expériences sur le vol des Lépidoptères autour des lampes.

<i>Lasiocampa quercus</i> Lin.	<i>Agrotis plecta</i> Lin.
<i>Moma orion</i> Esp.	» <i>ocellina</i> Hb.
<i>Cilix glaucata</i> Sc.	<i>Caradrina quadripunctata</i>
<i>Bryophila muralis</i> Forst.	Fab.
» <i>perla</i> Fab.	<i>Mamestra brassicae</i> Lin.
<i>Platypteryx binaria</i> Hufu.	<i>Plusia gamma</i> Lin.
<i>Acronycta rumicis</i> Lin.	» <i>chrysitis</i> Lin.
<i>Neuronia popularis</i> Fab.	<i>Brotolomia meticulosa</i> Lin.
<i>Hadena strigilis</i> Cl.	<i>Hypena rostralis</i> Lin.
<i>Agrotis janthina</i> Lin.	» <i>proboscidalis</i> Lin.
» <i>exclamationis</i> Lin.	<i>Ortholitha plumbaria</i> Fab.

<i>Cleogene lutearia</i> Fab.	<i>Cidaria bilineata</i> Lin.
<i>Phasiane clathrata</i> Lin.	» <i>ocellata</i> Lin.
<i>Timandra amata</i> Lin.	» <i>tristata</i> Lin.
<i>Venilia macularia</i> Lin.	» <i>fulvata</i> Lin.
<i>Rumia luteolata</i> Lin.	» <i>verberata</i> Lin.
<i>Urapteryx sambucaria</i> Lin.	» <i>lugubrata</i> Lin.
<i>Abraxas grossulariata</i> Lin.	» <i>sociata</i> BKH.
<i>Cidaria sagittata</i> F.	» <i>vitalbata</i> Hb.

Il serait superflu de relater dans leur ensemble toutes ces expériences. Elles montrent tout d'abord que la méthode employée par les Lépidoptères nocturnes pour se rendre à la source de lumière varie dans une large mesure, non seulement suivant les espèces considérées, mais aussi selon les individus d'une même espèce. Aussi devons-nous nous limiter à la seule indication de ceux des résultats qui se sont vérifiés pour un certain nombre d'individus de plusieurs espèces.

Un premier résultat, et celui-ci est le seul qui se soit vérifié d'une façon absolument générale, est que le Papillon expérimenté, à quelle espèce qu'il appartienne et quel que soit le mode qu'il ait employé pour se rendre à la lumière, finit toujours par quitter celle-ci au bout d'un instant pour aller se cacher dans quelque recoin obscur. Le temps pendant lequel l'insecte visite la lampe varie passablement, mais il n'est jamais bien long. En agissant de cette façon l'insecte montre déjà suffisamment qu'il aurait au moins la faculté d'échapper à l'action mécanique du tropisme, si c'était une pareille action qui eût motivé son vol vers la lumière.

Nous résumerons ces expériences par séries comprenant un ensemble de résultats de même nature.

Dispositif A.

Une lampe à incandescence de 10 bougies munie d'un réflecteur conique est placée de façon que les rayons

qu'elle projette soient dirigés contre une des parois de la chambre; une bonne partie du plafond se trouve aussi éclairée par le faisceau lumineux. Le Papillon de nuit est récolté dans la campagne pendant la journée et placé dans une petite boîte obscure où il reste endormi jusqu'au moment de l'expérience.

Série 1.

I. La boîte est disposée en face, au même niveau et à trois mètres de distance du foyer lumineux, puis elle est ouverte. Le Papillon commence par monter sur le cou-

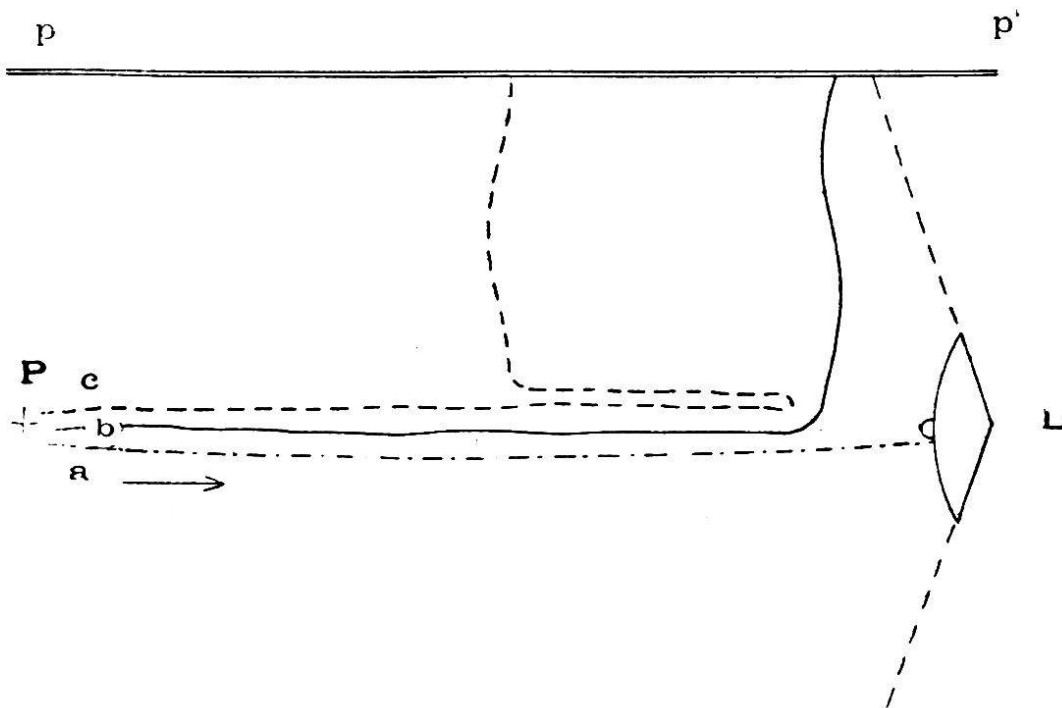


Fig. 2. — pp' plafond. L, centre lumineux, P, point de départ. a à c trois types de trajectoire. En b et c l'insecte commence bien par se diriger vers la lumière, mais il la fuit avant de l'atteindre, La flèche indique le sens de la direction de l'insecte.

vercle et nous plaçons l'insecte face à la lampe. Au bout de quelques secondes, il prend son vol et se dirige lentement, en une ligne horizontale, directement vers le foyer; au moment d'atteindre celui-ci, à environ 40 centimètres,

il prend brusquement une direction verticale et va droit au plafond, qui est lui-même éclairé. *Expérience vérifiée 32 fois, avec 15 individus appartenant à 12 espèces.* (Fig. 2 b.)

Il semble à première vue que ces expériences militent en faveur de la théorie de l'héliotropisme. En effet, il faut au système musculaire des ailes du Papillon, pour être influencé par les rayons lumineux, un certain temps; c'est celui pendant lequel l'animal vole horizontalement; à 40 centimètres du foyer, l'action mécanique se ferait alors sentir et obligerait l'insecte à décrire un angle droit qui, avec la force acquise, le conduirait au plafond. Mais, dans sa progression horizontale vers la lampe, de même que dans son ascension au plafond, les deux côtés de l'insecte (puisqu'il se présente face à la lumière) de même que ses deux yeux, sont également éclairés et reçoivent la même somme de force lumineuse; il ne saurait donc y avoir d'inégalité d'action de la part des rayons lumineux. Si l'on admettait d'autre part qu'il y eut production d'une sorte de paralysie musculaire, le Papillon tomberait sur le sol au lieu de monter au plafond; or cette chute ne s'est présentée que dans un seul cas. D'autre part, à supposer que la lumière produise une accélération de l'activité musculaire, cela n'explique pas pourquoi l'insecte monte au plafond.

Nous devons considérer que, dans cette série d'expériences, l'insecte monte droit au plafond qui est lui-même éclairé; si l'on tient compte, ainsi que l'ont montré PERRAUD et JULLIEN, que la lumière diffuse exerce une influence plus intense que la lumière vive, le vol vertical serait ainsi produit par une action plus forte s'imposant à la suite d'une action moindre¹.

¹ Nous montrerons plus loin que lorsqu'un Papillon est placé entre la lumière artificielle et celle du jour, il s'oriente, même par temps couvert, vers cette dernière; qui est moins vive mais qui constitue l'élément naturel susceptible de guider son choix.

II. Nous modifions en conséquence légèrement le dispositif primitif en plaçant sur le haut du réflecteur un écran horizontal qui laisse le plafond dans l'obscurité.

Le Papillon, lâché dans les mêmes conditions qu'en I, se comporte de même et se dirige verticalement au plafond obscur. (*Expérience vérifiée 22 fois avec 12 individus, appartenant à 7 espèces.*)

Le degré d'éclairement du plafond n'intervient donc pas pour motiver le vol vertical.

Série 2 (Dispositif A).

I. Le Papillon, après avoir terminé son vol horizontal, revient sur lui-même sur une partie du chemin parcouru avant de monter au plafond. *Expérience vérifiée 8 fois avec 8 individus appartenant à 3 espèces* (fig. 2, c).

II. Le Papillon franchit la distance qui le sépare du point de départ au foyer lumineux en une ligne horizontale comme précédemment ; mais son vol est entrecoupé de 3 ou 4 arrêts d'hésitation, où il effectue de petits vols planés en dessus et en dessous de la ligne directe, tout en conservant sa position face à l'excitant ; ensuite il monte au plafond, ou bien il fuit la lumière. *Expérience vérifiée 13 fois avec 7 individus appartenant à 4 espèces* (fig. 3, a et b).

III. Le Papillon monte au plafond 3 ou 4 fois avant de se rendre à la lumière. *5 fois avec 3 individus d'une espèce* (fig. 4, a).

IV. Le Papillon, après être sorti de la boîte, y rentre immédiatement ou bien va se cacher derrière elle. Ou bien il monte directement au plafond, même quand celui-ci est dans l'ombre, sans aller vers la lumière. Dans d'autres cas il se dirige tout de suite sous un meuble ou derrière un rideau. *15 fois avec 8 individus de 5 espèces.*

V. Le Papillon monte en ligne oblique au plafond et

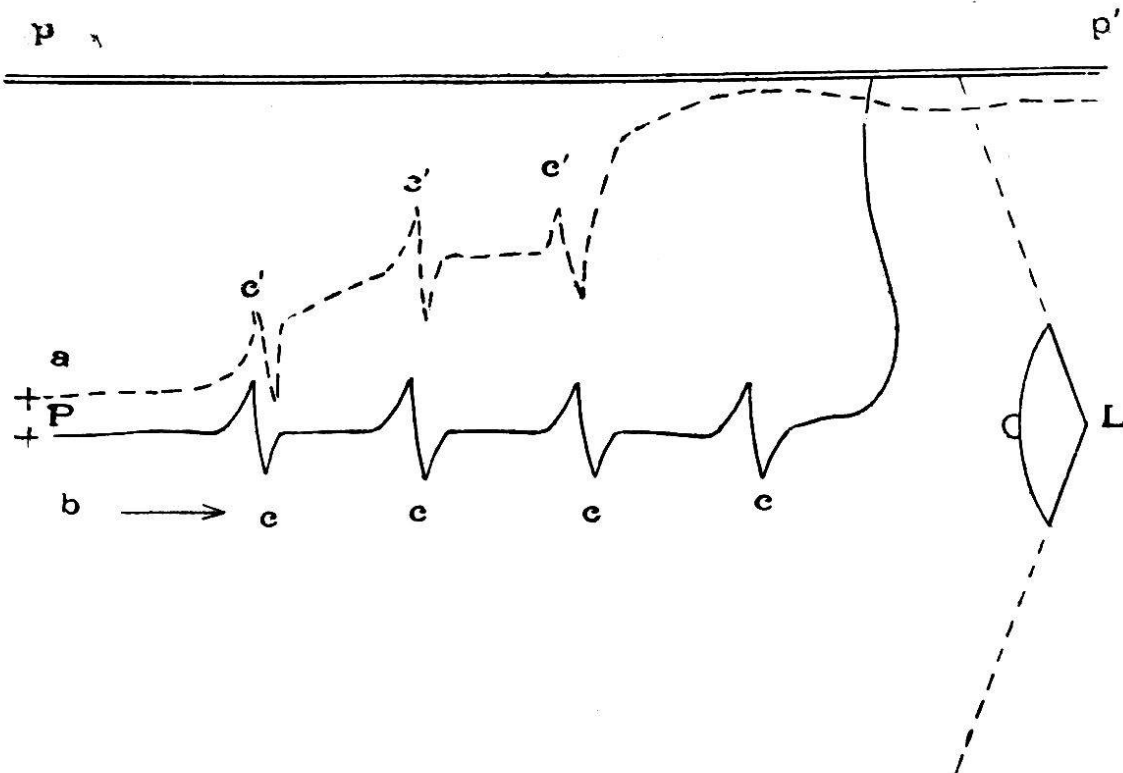


Fig. 3. — L'insecte se dirige vers le centre lumineux en entrecoupant son vol de quelques arrêts momentanés d'hésitation c, c' ; ensuite il fuit la lumière.

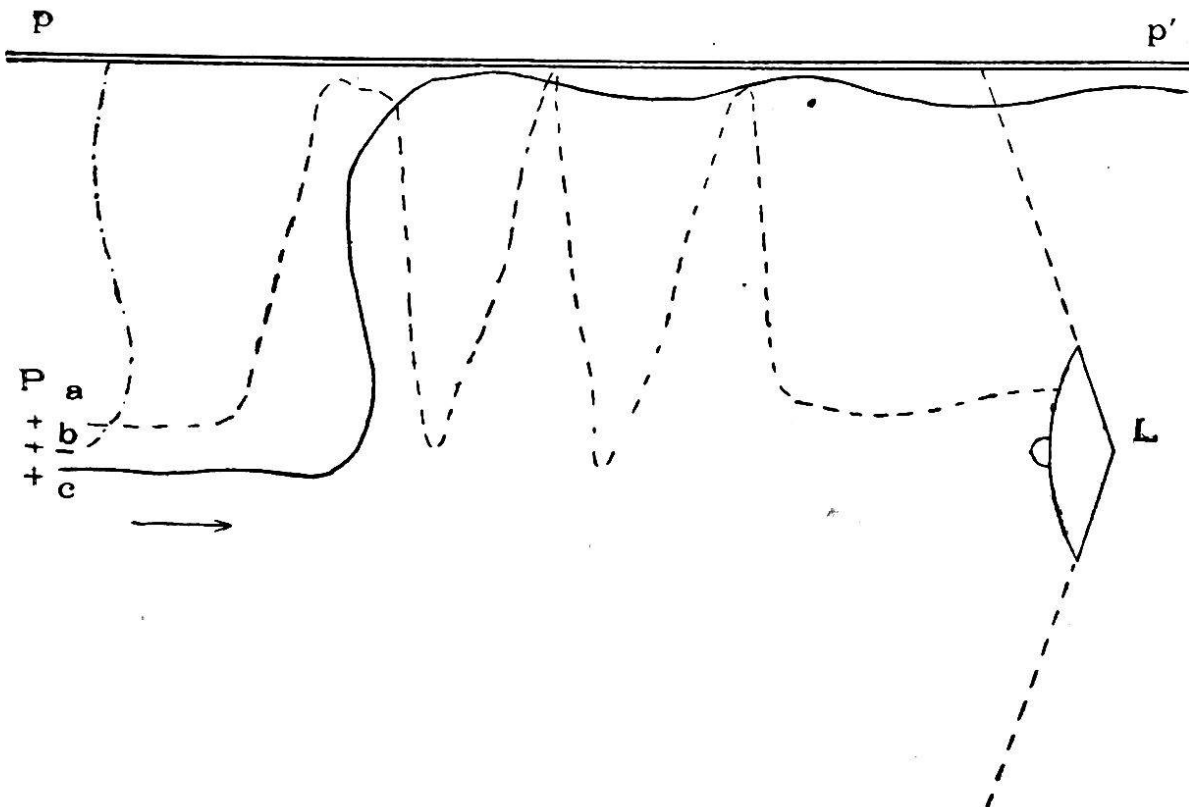


Fig. 4. — a, l'insecte monte deux ou trois fois au plafond avant d'aller visiter la lumière. b et c, deux cas d'indifférence.

vole ensuite dans tous les sens dans la chambre, sans s'inquiéter de la lampe. *30 fois avec 25 individus de 12 espèces.*

Les modes de réaction observés dans la série 2 constituent encore une contradiction à la théorie de l'héliotropisme car, dans aucun des cas de cette série, l'animal ne s'est trouvé placé dans une position qui satisfasse aux conditions exigées par cette théorie. La raison qui l'amène à visiter la lampe doit donc être cherchée ailleurs que dans une action tropique de la lumière.

Nous retiendrons comme présentant un intérêt particulier le mode observé en II, suivant lequel le Papillon entre coupe le trajet qui l'amène vers la lumière de trois ou quatre arrêts momentanés qui semblent être des arrêts d'hésitation. Nous remarquerons aussi le mode I, où l'insecte revient sur lui-même, en tournant par conséquent le dos à l'excitant après l'avoir eu en face pendant la première moitié du parcours. Enfin, il y a encore lieu de noter que, dans les mêmes conditions, un certain nombre d'individus restent indifférents à la lumière (fig. 4, *b* et *c*).

Série 3¹. (Dispositif A.)

I. Après avoir quitté son point de départ, le Papillon va droit à l'ampoule sur laquelle il se pose et où il reste un certain moment malgré l'élévation de la température qui s'en dégage. Ensuite il gagne le réflecteur, *côté éclairé ou côté dans l'ombre*, puis il s'envole vers un coin obscur de la chambre (fig. 5 *a* et *b*). Dans quelques cas, il vole en tournant autour de l'ampoule, ou autour du réflecteur,

¹ Nous ne pouvons relater tous les modes employés par les Papillons pour aller à la lampe ; cela nous mènerait trop loin sans apporter un intérêt nouveau à l'étude que nous poursuivons.

et se pose deux ou trois fois sur celui-ci avant de s'en aller. *18 fois avec 18 individus de 5 espèces.*

II. Après avoir quitté son point de départ, l'insecte va droit au bord du réflecteur où il se pose; dans quelques cas il va droit au cordon qui suspend la lampe et qui est dans l'ombre. Ensuite il se comporte comme en I. *6 fois avec 4 individus de 3 espèces.*

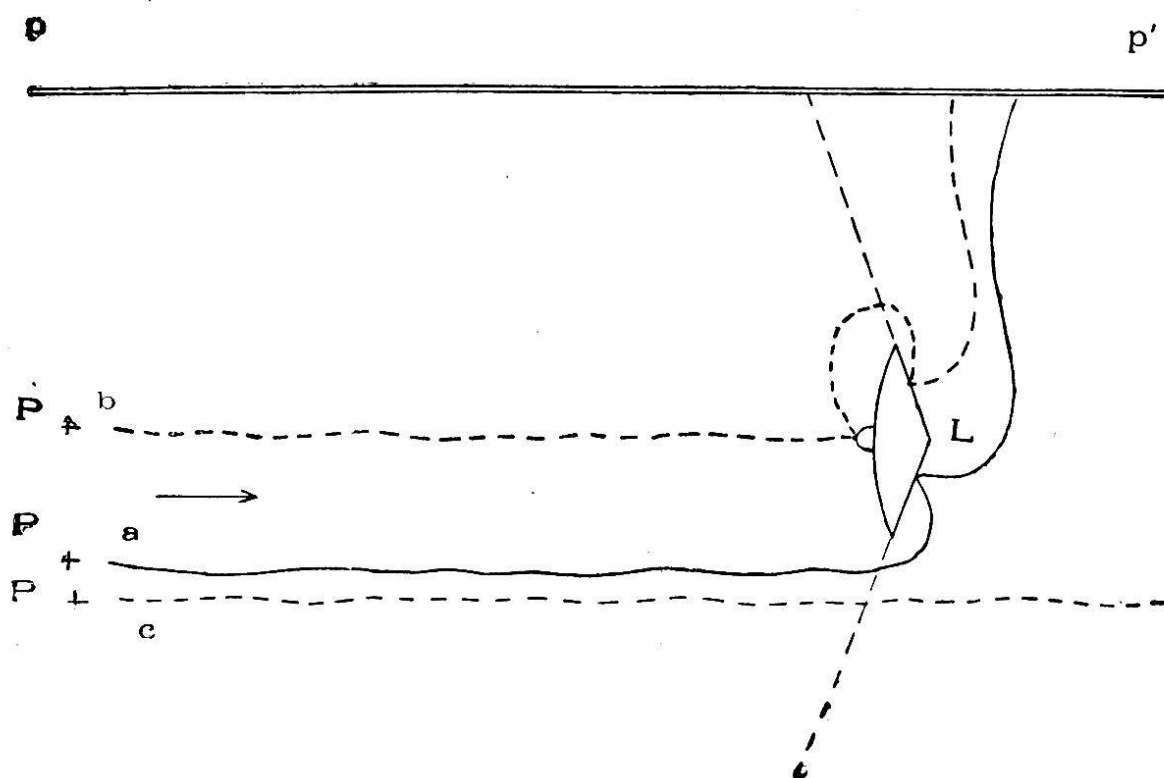


Fig. 5. — a et b, deux types de trajectoire employés par les insectes pour aller visiter le centre lumineux. c, type de trajectoire démontrant l'indifférence de l'insecte. La limite entre l'ombre et la lumière ne modifie pas la direction suivie.

III. L'animal quitte le point de départ et traverse toute la chambre en passant par *dessous la lampe*. *4 fois avec 4 espèces* (fig 5 c).

Au n° I, nous pourrions supposer que l'intervention de l'élévation de la température puisse changer le sens de la réaction. Mais le comportement observé en II infirme cette supposition. En consultant la fig. 5 a, on remarquera que l'arc de cercle décrit par l'animal pour

venir se poser sur le réflecteur commence à la limite de l'ombre produite par celui-ci; cela semble conforme à un des faits mis en évidence par BOHN. Il y a lieu cependant de voir dans ce cas particulier une simple coïncidence, car, dans la trajectoire figurée en *b*, l'arc de cercle débute avant la limite de l'ombre. Du reste, les autres comportements observés dans cette série et principalement celui décrit en III (fig. 5 *c*), montrent que la limite de l'ombre n'a pas d'influence sur la direction prise par l'insecte.

Série 4.

Dans les séries 1, 2 et 3, nous avons toujours lâché le Papillon de façon qu'au départ il soit déjà tourné du côté de l'excitant; il lui était en conséquence plus facile de suivre la direction donnée à l'axe de son corps et celle-ci l'amenait en droite ligne vers la source lumineuse.

Il nous reste à voir maintenant comment l'insecte s'orientera, une fois qu'il aura été placé, au départ, soit latéralement ou obliquement par rapport à la lumière, soit en ayant sa tête située à l'opposé de celle-ci.

Les expériences entreprises dans ce but ne donnèrent cependant pas de résultats vraiment positifs, tant a varié, dans une large mesure, le comportement des divers individus soumis à ces recherches. Ceux qui, au moment du départ, ont été placés latéralement ont, pour la plupart, volé droit devant eux, un petit nombre seulement ayant effectué une rotation sur eux-mêmes pour aller à la lumière. Quant à ceux qui sont orientés de façon à avoir la tête à l'opposé du centre lumineux au moment où ils sortent de la boîte, la majorité progresse également en avant et peu nombreux sont ceux qui se tournent de 180° pour venir visiter la lampe.

Ces divers modes de réactions et surtout celui de l'animal qui, placé latéralement, s'envole sans s'inquiéter

de la lumière bien que sous l'action unilatérale de ses rayons, sont encore suffisants pour infirmer la théorie de l'héliotropisme.

Dispositif B.

Nous employons une lampe de 10 bougies suspendue au plafond et munie d'un réflecteur conique qui envoie

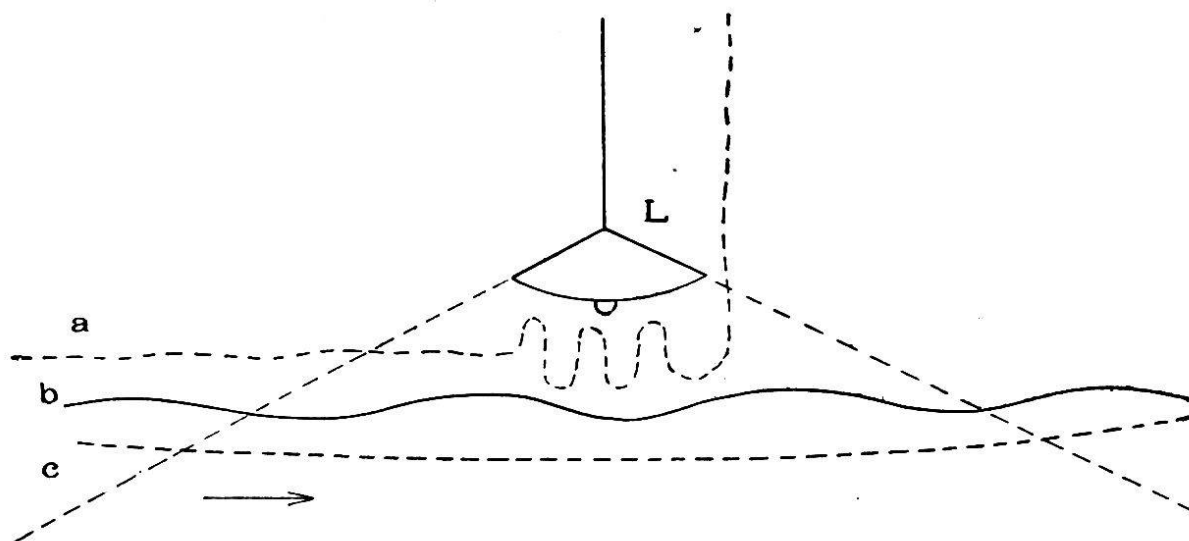


Fig. 6. — Trois types de trajectoire suivis par les insectes qui passent au dessous d'une lampe munie d'un réflecteur ; en a, quelques arrêts momentanés d'hésitation. La limite entre l'ombre et la lumière ne modifie pas la direction suivie.

un faisceau lumineux sur le plancher, en laissant la plus grande partie de la chambre dans l'ombre. Le Papillon est lâché exactement *au dessous* de l'ampoule, à deux mètres environ de distance (fig. 7).

Série 5.

I. Il monte à la lumière en traçant un vol spiralé dont le diamètre de spire est à peu près égal à celui du réflecteur. Il se pose ensuite soit sur l'ampoule, soit sur le côté inférieur du réflecteur, soit sur le dessus de celui-ci, qui est dans l'ombre. Dans plusieurs cas, il dévie de

la lampe et va au plafond. *22 fois avec 14 individus de 11 espèces.*

II. Il monte en droite ligne vers la lampe; ensuite modes divers comme en I. *5 fois avec 3 individus de 2 espèces* (fig. 7 b).

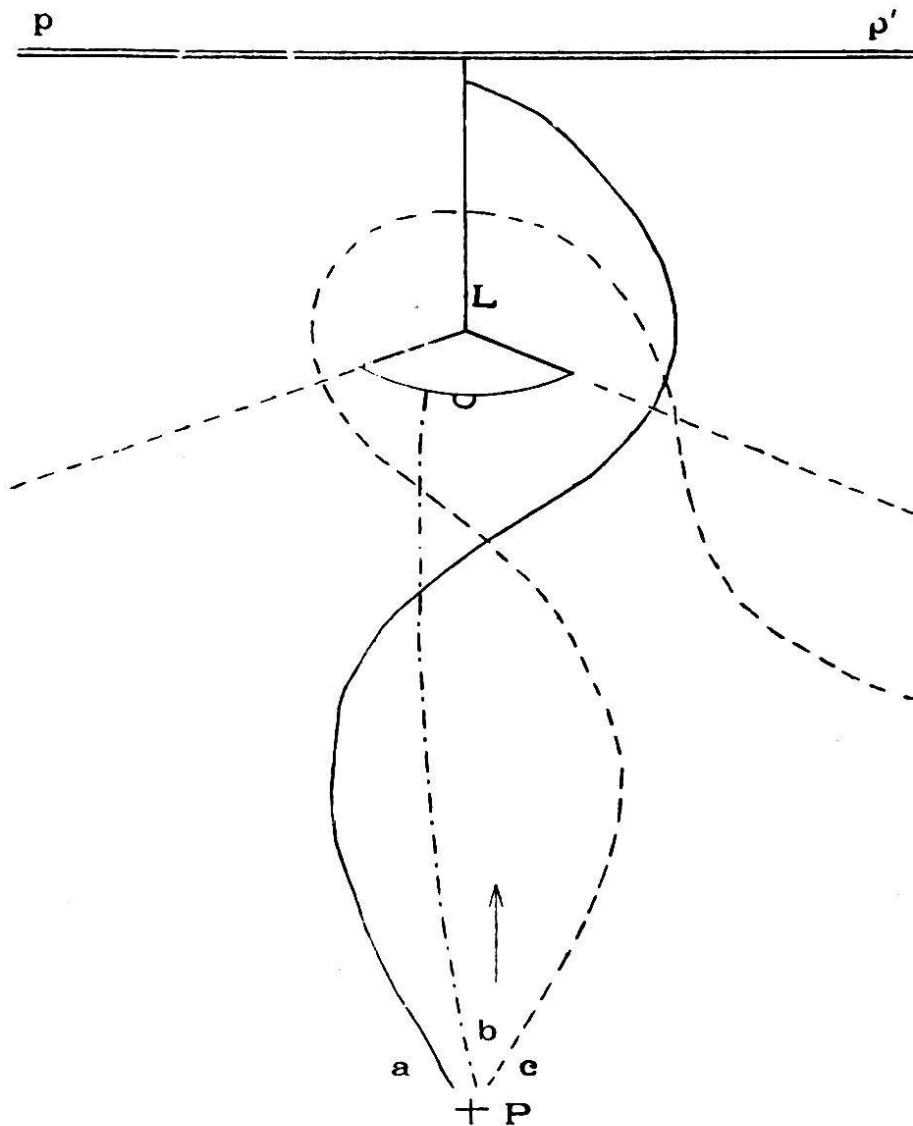


Fig. 7. — Trois types de trajectoire observés par les insectes une fois qu'ils sont lâchés au dessous du centre lumineux. La trajectoire c conduit l'insecte, après qu'il a contourné la lampe, droit vers la fenêtre ouverte.

III. Il monte directement à la lampe, décrit plusieurs cercles autour de l'ampoule; ensuite il s'en va. *3 fois avec 2 individus d'une espèce.*

IV. Il vole tout de suite le long du plancher pour aller se cacher, ou bien il va obliquement au plafond sans

s'inquiéter de la lampe. *6 fois avec 4 individus de 2 espèces.*

Le vol spiralé observé en I peut, à la rigueur, être envisagé comme résultant d'une action tropique de la lumière. En effet, le côté du Papillon qui est situé à l'extérieur de la spire reçoit un peu moins de lumière que le côté intérieur. Mais les autres modes de cette série ne concordent plus avec les conditions requises par la théorie de l'héliotropisme ; il convient en conséquence de rechercher une autre explication.

*Série 6. Dispositif B (lampe suspendue au plafond),
(fig. 6).*

Le Papillon est lâché dans la partie de la chambre qui est dans l'ombre, à peu près au niveau de la lampe.

I (fig. 6 c). Il traverse la chambre en décrivant une trajectoire à peu près rectiligne passant au dessous de la lampe ; puis il va se cacher contre la paroi opposée.

II (fig. 6 b). Il se comporte comme en I, mais en décrivant une trajectoire légèrement sinueuse.

III (fig. 6 a). Une fois arrivé dans la zone éclairée, au dessous de l'ampoule, il effectue quelques vols planés, hésitants, puis franchit la limite entre l'ombre et la lumière et monte droit au plafond.

Dans cette série il est arrivé souvent que le Papillon ait visité la lampe, soit en se posant sur l'ampoule, soit en s'arrêtant sur le réflecteur, côté éclairé et côté à l'ombre. Parfois il tourne autour du centre lumineux pendant quelque temps, puis s'en va. *12 fois avec 11 individus de 5 espèces.*

Les expériences de cette série montrent principalement que l'insecte peut franchir deux fois de suite une limite entre l'ombre et la lumière sans que cela le fasse dévier de la direction qu'il suit. Le mode III démontre encore que l'animal hésite sur le comportement qu'il doit observer pendant qu'il est dans la zone éclairée ; ce mode semble indiquer la frayeur.

Série 7.

Nous devons étudier maintenant le comportement des Papillons une fois qu'ils sont lâchés à l'ombre d'un écran vertical placé entre le point de départ et le centre lumineux.

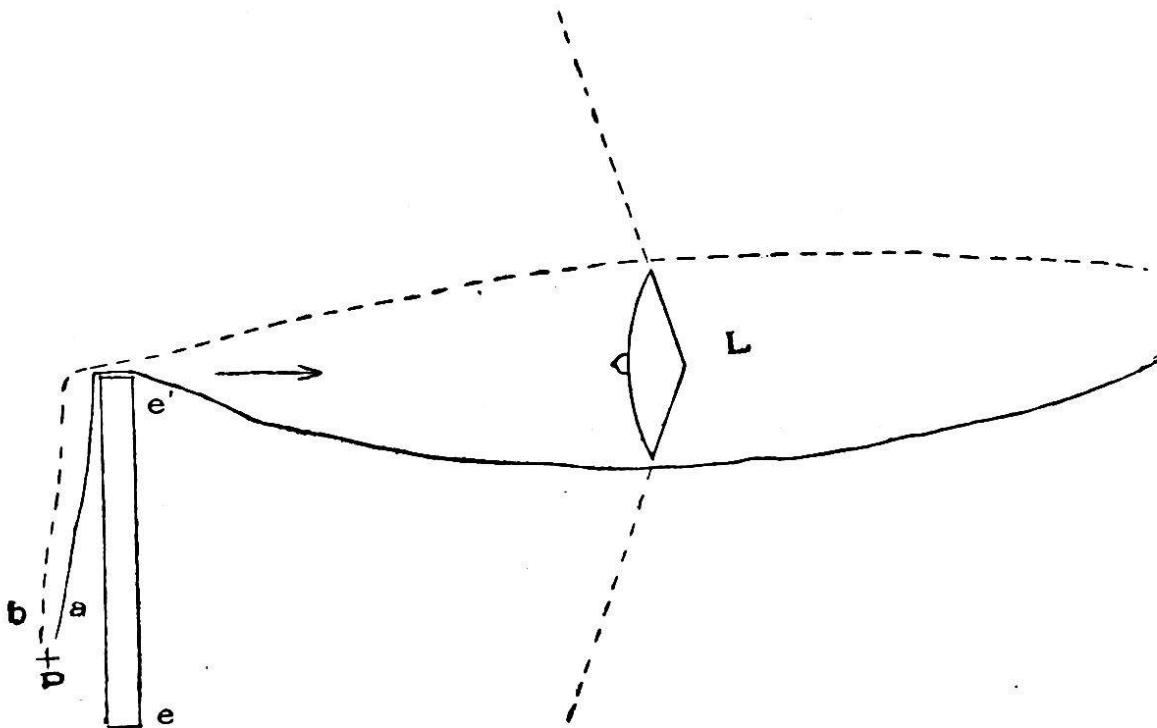


Fig. 8. — ee' , écran. P, départ à l'ombre. Deux cas d'indifférence.

Dispositif A, modifié de la façon suivante :

La lampe est placée au milieu de la chambre et projette son faisceau lumineux sur l'écran (fig. 8); derrière celui-ci se trouve une fenêtre ouverte. Le point de départ est suffisamment près de l'écran pour que le Papillon soit dans l'ombre au moment où il est lâché.

1A. Papillon placé avec la tête dirigée contre l'écran.

I (fig. 8, *a* et *b*). Il vole par dessus l'écran et suit alors une trajectoire passant dessous ou dessus la lampe; cette trajectoire l'amène contre la paroi opposée, qui est dans l'ombre. 5 fois avec 3 individus de 2 espèces.

II. Il vole jusqu'au sommet de l'écran et se dirige ensuite au plafond. *3 fois avec 3 espèces.*

1B. *Papillon placé la tête à l'opposé de l'écran.*

III. Il se dirige droit vers la fenêtre et s'enfuit dehors. *8 fois avec 5 individus de 4 espèces.*

1c. *On enlève l'écran ; Papillon placé dans diverses positions.*

IV. Trois fois sur quatre il gagne la fenêtre.

Série 8. Dispositif B (lampe suspendue au milieu de la chambre).

Le Papillon est lâché au fond de la chambre ; la fenêtre, en face est ouverte ; il décrit une trajectoire qui le conduit directement à la fenêtre, en passant par dessous la lampe ou par dessus celle-ci (fig. 9, *a* et *b*). Quelquefois il passe à droite ou à gauche. *8 fois avec 5 individus de 4 espèces.*

Série 9 (en plein air).

Une lampe est placée à 1 m. 50 d'un buisson. Les Papillons sont soumis, dans cette série, à la plupart des expériences relatées jusqu'à présent. *Dans la majorité des cas, c'est le buisson qui a exercé une attraction et non pas la lumière.*

Les séries 7, 8 et 9 montrent que l'insecte *choisit* la direction à suivre et que ce choix l'amène souvent vers des conditions ambiantes favorables et naturelles, indépendamment de la lumière. La série 9 offre un grand intérêt au point de vue de l'héliotropisme ; en effet, la plupart du temps, le Papillon était éclairé unilatérale-

ment, ce qui ne l'a pas empêché d'aller au buisson. D'après la théorie des tropismes, il aurait dû aller à la lampe.

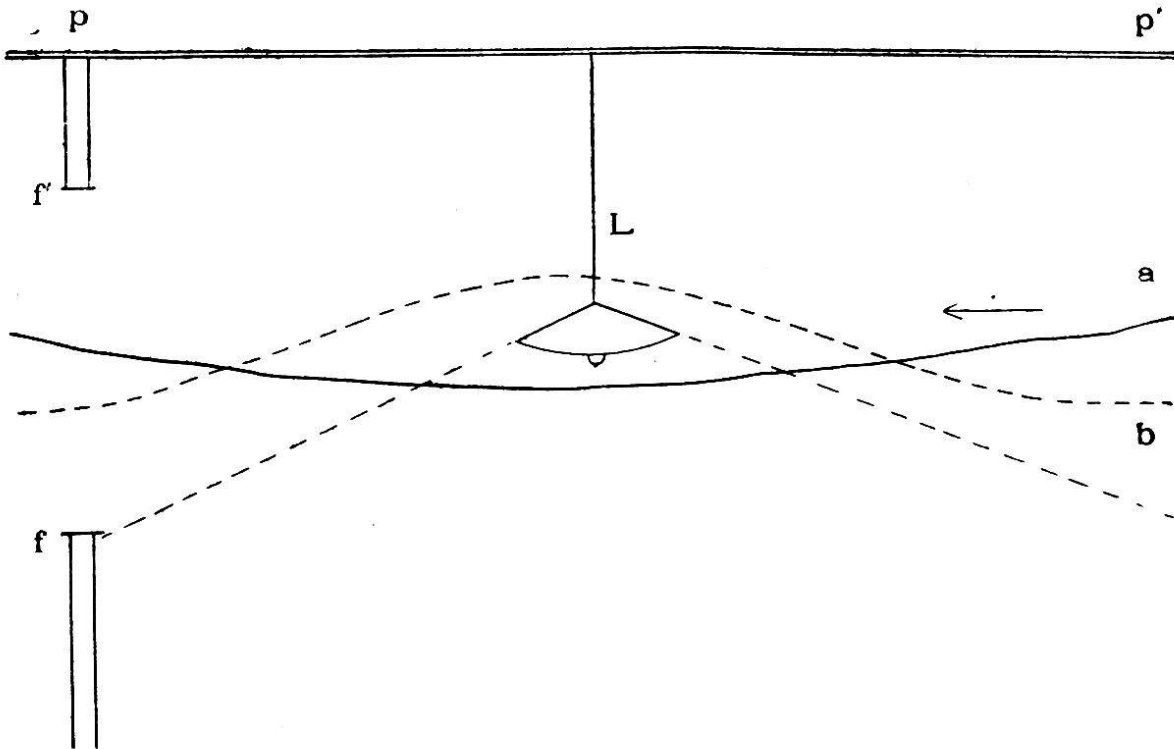


Fig. 9. — f, f', fenêtre ouverte. L'insecte choisit presque toujours l'issue par la fenêtre, en évitant le centre lumineux.

Série 10. (Dispositif B, mais en plein jour).

Au milieu de la chambre est suspendue une lampe qu'on allume; la fenêtre est ouverte. Le Papillon est lâché au fond de la chambre, près de la paroi qui est à l'opposé de la fenêtre; il traverse toute la chambre en décrivant une trajectoire qui le conduit, *par dessous la lampe*, jusque vers la fenêtre, par laquelle il s'échappe. **3 fois avec 3 individus d'une espèce** (fig. 9, a).

Ici l'insecte nocturne n'hésite pas à se diriger directement vers les conditions naturelles, bien que, pour les atteindre, il doive voler vers la lumière du jour, sans être détourné de sa route par l'éclairage puissant d'une lampe à incandescence.

Série 11.

Nous mentionnerons seulement les expériences de cette série qui consistent, au moyen d'un dispositif fort simple, à projeter sur le plafond un cercle éclairé, le reste de la chambre restant dans l'obscurité.

I. Les Papillons sont lâchés dans la chambre; dans leur vol au plafond il arrive à plusieurs d'entre eux de franchir le cercle éclairé sans s'y arrêter.

II. Dans d'autres cas nous plaçons les insectes dans l'intérieur du cercle; après avoir volé un instant à l'intérieur de la zone éclairée, ils la quittent facilement.

Série 12 (deux foyers lumineux).

Nous avons aussi institué un certain nombre d'expériences avec deux foyers lumineux d'égale puissance placés à 1 m. 50 l'un de l'autre. Il est évident que si le vol vers la lumière est le résultat d'un tropisme, l'insecte, placé en face et à égale distance des deux foyers, se trouvera orienté directement entre eux, par le fait de l'action égale produite sur chacun de ses côtés. Or, ce cas ne s'est vérifié que trois fois (*3 individus appartenant à 2 espèces*). Tandis qu'au contraire les cas où l'animal se dirige vers l'un des foyers sans s'inquiéter de l'autre, sont beaucoup plus fréquents (*25 fois avec 7 individus appartenant à 3 espèces*). Il arrive aussi que l'animal, après avoir volé autour de l'un des foyers pendant un instant, se dirige vers l'autre, autour duquel il vole, pour revenir au premier (*10 fois avec 8 individus appartenant à 4 espèces*).

Lorsqu'un des foyers est plus lumineux que l'autre (5 et 10 bougies, ou l'un des foyers couvert d'un abat-jour de papier mince), trois fois le Papillon s'est dirigé en premier lieu vers le plus intense et trois fois vers le moins

lumineux. Enfin, en présence de trois lampes d'égale force placées en triangle, l'animal se comporte de la même que façon quand il y en a deux et effectue des vols concentriques, successivement autour de chacune d'elles.

Série 13.

Nous avons encore effectué la plupart des expériences relatées jusqu'à maintenant avec une ampoule de 10 bougies *sans réflecteur*. Les résultats ont été sensiblement les mêmes.

Série 14. Observations sur le vol des Papillons autour des phares électriques dans les jardins publics.

Nous considérons 4 cas principaux :

I. Un mur blanc se trouve dans le voisinage immédiat du phare, fortement éclairé par lui. Les Papillons effectuent des vols autour du globe, s'en éloignent, s'en rapprochent de nouveau; ils finissent par venir se poser contre le mur; là, c'est leur dos qui est éclairé. Nous remarquons que quelques Papillons se sont posés assez exactement en face du phare et qu'ils sont en conséquence éclairés bilatéralement; ceux-ci retournent aussi bien à la lumière que ceux qui sont allés se poser à droite ou à gauche, et dont un côté reçoit plus de radiations que l'autre.

Plusieurs Papillons s'endorment contre le mur. Nous en réveillons un certain nombre; bien qu'éclairés plus fortement d'un côté que de l'autre, ils marchent le long du mur pour aller se cacher à l'ombre, ou bien ils se laissent choir sur le sol où ils s'immobilisent.

Il y a lieu de remarquer que les Papillons qui se rendent au mur ont souvent à cotoyer le phare; ils sont alors éclairés unilatéralement et répondent ainsi aux

conditions requises par la loi des tropismes... Mais ils passent outre. Au contraire, les insectes qui sont placés sur le mur, exactement en face du phare, ne répondent pas à ces conditions. Or ce sont précisément ces derniers qui vont vers la lumière !

II. A la place du mur, c'est un bosquet qui se trouve dans le voisinage du phare. On constate sans cesse des passages du phare au bosquet et inversement.

III. Le phare se trouve entre un mur et un bosquet. Les passages de l'un à l'autre, en contournant le phare, sont excessivement nombreux. Les Papillons qui sont chassés du mur vont presque toujours au bosquet.

IV. Le phare se trouve entre deux bosquets. Les passages de l'un à l'autre sans passer par le phare sont plus nombreux encore.

Voilà encore quelques exemples qui montrent que le Papillon choisit la route à suivre, indépendamment de la direction des rayons lumineux, pour gagner son milieu naturel ; à l'état libre, ce choix est encore plus manifeste que dans les expériences. Nous retiendrons principalement le fait que l'animal, au repos en pleine lumière, gagne presque toujours le bosquet pour s'y cacher, lorsqu'on l'a effrayé.

Série 15.

Une chambre est fortement éclairée ; nous nous plaçons à la fenêtre et regardons au dehors ; nous voyons ainsi venir les Papillons qui se rendent vers la lumière ; ceux-ci, à quelques centimètres de l'observateur, font demi-tour et gagnent la campagne (*avec 5 individus d'espèces indéterminées*).

Voici des insectes qui accourent vers un foyer lumineux ; au moment de l'atteindre, ils aperçoivent une figure humaine qui semble les contrarier, et ils fuient bien

qu'en pleine lumière. On peut admettre, comme ayant provoqué la fuite, un autre mobile que la contrariété; toujours est-il que cette observation prouve que le vol vers la lumière, dans ce cas, n'est pas dû à des phénomènes de tropisme.

Série 16.

Nous avons répété la plupart de nos expériences, plusieurs fois de suite dans la même soirée, et parfois plusieurs soirs consécutivement, *avec le même individu*. Les trois ou quatre premières fois, son comportement appartient à l'un ou à l'autre des modes observés. Ensuite, le Papillon *cesse d'aller à la lumière* et va de suite se cacher à l'ombre.

Après avoir répété l'expérience 8 ou 10 fois, l'animal se laisse souvent choir sur le plancher où il s'immobilise; dans quelques cas il refuse absolument de quitter la boîte où il se trouve.

Cette série met en évidence deux faits : c'est, en premier lieu, que le Papillon acquiert une connaissance de la lumière une fois qu'il l'a déjà visitée et qu'il lui devient indifférent. Ensuite, c'est que, fatigué par le renouvellement de l'expérience, il ne réagit plus. Ces deux faits illustrent en conséquence le rôle qu'il y a lieu d'accorder à la conscience dans le comportement de ces organismes en rapport avec la lumière artificielle.

Observation. Dans quelques cas nous avons remarqué que le vol au plafond, lorsque celui-ci est éclairé, est beaucoup plus rapide et saccadé que dans l'ombre.

BOHN voit dans ce phénomène la preuve que la lumière active l'action des muscles des ailes par l'intermédiaire des yeux. Cette hypothèse est contraire cependant aux faits observés dans beaucoup de nos expériences, où le vol en pleine lumière s'est trouvé être à plusieurs reprises ralenti.

Conclusions relatives aux faits énoncés dans ce chapitre.

A mesure que nous décrivions nos expériences et nos observations, nous avons indiqué les principales conclusions qu'il convient d'en déduire ; il ne sera donc pas nécessaire de revenir en détail sur ces conclusions.

Elles sont tout d'abord que les insectes ne s'orientent pas vers la lumière, naturelle et artificielle, sous l'influence de la force physico-chimique exercée par les radiations lumineuses, mais grâce à des actes volontaires et conscients, appropriés aux diverses conditions du milieu, et guidés par des excitations de leur système sensoriel, ou par des habitudes spécifiques acquises en concordance avec le retour périodique des saisons et avec la différence qui existe au point de vue de la lumière entre le jour et la nuit. Ces sensations et ces habitudes héréditaires ont sans cesse à diriger les insectes en rapport avec la lumière, les uns la recherchant comme nécessaire, les autres l'acceptant, d'autres encore devant la fuir. Or, dans aucun des cas observés, il ne s'est trouvé que, dans leur orientation, les mouvements des insectes répondissent aux conditions exigées par la théorie de l'héliotropisme.

Souvenons-nous des expériences pratiquées avec des espèces bivoltines ; les individus de la génération d'été, dans certaines conditions expérimentales, s'orientent nettement vers la lumière solaire, qui est indispensable au maintien de leur existence et à la fonction de reproduction. Au contraire, les individus de la génération d'hiver, *qui appartiennent, par conséquent, à la même espèce*, fuient la lumière du soleil qui leur est nettement préjudiciable ; en effet, pour supporter l'hiver, l'obscurité et l'immobilité sont requises. Or, les individus d'hiver, réveillés de leur sommeil léthargique et soumis

aux mêmes expériences que ceux d'été, se comportent tout différemment qu'eux et fuyent la lumière le plus vite qu'ils peuvent¹. Admettons, pour expliquer les réactions des premiers, une action héliotropique ; mais pourquoi cette action deviendrait-elle négative en ce qui concerne les derniers ? Sur un même organisme, on ne peut guère accepter qu'un même excitant ait deux actions différentes. Il est plus logique d'admettre, ainsi que le démontrent nos expériences, que c'est une habitude atavique, instinctive (l'instinct est, selon VOGT, l'intelligence fixée par hérédité) où la sélection naturelle, jointe à la périodicité des saisons, a joué un rôle².

C'est surtout dans l'étude du vol des Papillons autour des lampes que l'on peut constater la réalité de ces actes volontaires et conscients. Ainsi, dans son vol vers l'excitant, l'individu observe fréquemment des arrêts momentanés, que nous envisageons parfaitement comme étant des *arrêts d'hésitation*, comparables aux tâtonnements de JENNINGS, et qui sont incompatibles avec la théorie de LOEB. Ainsi encore, nous remarquons des changements de direction, des retours au point de départ, des refus absolus de se diriger vers l'excitant lumineux après l'avoir déjà visité (phénomènes également comparables à beaucoup de ceux observés par JENNINGS), une indifférence complète de certains individus d'une espèce, dont d'autres individus ont fréquenté la lampe ; et, toujours, dans tous les cas, le retour volontaire vers l'ombre, élément naturel de ces animaux ; ce sont autant de comportements divers qui ne sont pas en harmonie avec la théorie des tropismes.

Les observations qui illustrent le mieux l'intérêt et la

¹ Ces mêmes insectes, après avoir fui la lumière en automne, recherchent le soleil dès que le printemps est arrivé. Ils affectent donc deux modes opposés suivant l'époque de l'année.

² Voir A. PICTET, 51, 53 et 54.

recherche des conditions favorables comme mobiles du comportement des Papillons en rapport avec la lumière artificielle, sont celles qui ont été faites en plein air ; elles montrent que, dans la majorité des cas, lorsque tel individu a à choisir entre une lampe et un bosquet, c'est à ce dernier qu'il donne la préférence ; de même que lorsque l'insecte se trouve entre une fenêtre ouverte et un centre lumineux, la plupart du temps il n'hésite pas à choisir l'issue qui lui rend la liberté.

Les expériences où les Papillons sont lâchés vis-à-vis de deux ou trois sources de lumière d'égale puissance, et même de puissance différente, ainsi que celles où, bien que placés latéralement par rapport à l'excitant, ils ne s'orientent pas vers celui-ci, ou bien celles encore où ils quittent la lampe après l'avoir visitée, montrent aussi que le mobile directeur n'est pas le tropisme.

Un seul cas pourrait à la rigueur dépendre de phénomènes explicables par la théorie de LOEB ; c'est celui où l'insecte, lâché juste au dessous de la lampe, munie de son réflecteur, se dirige vers l'ampoule en un vol spiralé ascendant, dont le diamètre de spire est à peu près égal à celui du réflecteur ; en effet, pendant ce vol, le côté intérieur de l'animal est légèrement plus éclairé que l'autre. Mais, outre que la différence de luminosité reçue par les deux moitiés du corps est excessivement faible, l'insecte montre dans plusieurs cas qu'il peut échapper à la lumière, dans d'autres cas qu'il peut terminer son voyage en ligne droite ou même l'effectuer en entier en ligne directe, sans oublier toutes les fois où il ne s'oriente pas du tout par rapport au centre lumineux.

Ces cas sont autant d'exemples qui caractérisent, par le fait de leur diversité, la volonté d'action des insectes et leurs états de conscience, et nous rappellerons à ce propos que la multiplicité des modes de réactions de ces animaux vis-à-vis de l'excitant lumineux est le pre-

mier phénomène que nous ayons constaté au cours de nos expériences.

D'autre part, nous avons vu que lorsqu'un même individu a visité la lampe plusieurs fois de suite dans une soirée, ou plusieurs soirs consécutivement, il finit par refuser, même si on l'y pousse, à prendre une direction vers elle; parfois il rentre dans la boîte où il est maintenu, ou bien il se laisse choir sur le sol. Nous pouvons envisager ces comportements comme le résultat d'une fatigue et d'un retour au sommeil journalier, ainsi que comme une habitude de la lumière, acquise par répétition et qui laisse l'animal indifférent après qu'il en a suffisamment connaissance; ce serait une sorte d'adaptation comparable aux « essais et erreurs » de JENNINGS, lorsque l'organisme évite l'erreur en supprimant l'essai. Quoi qu'il en soit, ces exemples dénotent encore la volonté d'action.

Enfin, nous avons constaté que le vol des insectes vers les lumières artificielles constitue une exception par rapport à la masse de ces êtres qui vivent habituellement dans le voisinage de ces lumières sans aller les visiter, et nous avons voulu nous rendre compte si cette indifférence provient d'une accoutumance au milieu lumineux. Pour cela, nous sommes allés à plusieurs reprises rechercher des Papillons nocturnes dans des localités très éloignées des centres habités, comme par exemple à une certaine altitude dans les Alpes, là où l'on peut avoir la certitude que ces insectes, ni leurs ascendants, n'ont jamais été en contact avec la lumière artificielle; nous avons alors réédité avec eux quelques-unes des expériences que nous venons de relater. Or il est manifeste que ces individus, une fois placés en présence de l'excitant lumineux, se sont comportés vis-à-vis de lui avec beaucoup plus de régularité et de suite et sans manifester autant d'indifférence que ceux qui

vivent habituellement près des habitations, bien que les uns et les autres appartiennent aux mêmes espèces.

Dès lors, l'hypothèse que les insectes finissent par s'habituer à la lumière artificielle lorsqu'ils vivent dans son voisinage, et par lui devenir ensuite indifférents, est confirmée et elle fournit une nouvelle preuve que le comportement de ces animaux en rapport avec l'excitant lumineux, loin d'être régi par des phénomènes de tropisme, a pour mobile des actes volontaires, des actes d'instinct, des états de conscience, que nous comparerions volontiers à une simple *curiosité* si nous étions autorisé à aller aussi loin dans une comparaison entre ces animaux et l'homme.

III. RÉACTIONS DES INSECTES VIS-A-VIS DE LA TEMPÉRATURE

Sensibilité des Insectes à l'élévation et à l'abaissement de la température.

Les insectes, dans leur ontogénie et leurs métamorphoses, sont surtout sensibles aux variations brusques de température, vis-à-vis desquelles la réaction, dans bien des cas, et surtout pour les individus en diapause hivernale, peut se traduire par une accélération de développement beaucoup plus rapide que vis-à-vis d'une élévation graduelle et uniforme de la température ambiante.

Or, ce que nous constatons pour le développement ontogénique, nous le remarquons également pour le comportement de la plupart des espèces dans leur vie habituelle ; les insectes ont une tendance à être davantage influencés par une variation brusque de l'excitant thermique que par une élévation ou un abaissement graduels de celui-ci. C'est ce qu'ont observé, entre autres, BOHN (17), STANDFUSS (64) et pour d'autres ani-

maux, MENDELSSOHN (47) ; c'est ce que nous avons constaté également au cours de nombreuses observations (50 et 51).

Ainsi, un insecte, récolté dehors *au soleil* et placé de suite dans une étuve à 33°, ne manifeste pas de mouvement qui indique qu'il soit influencé par cette température ; cela est naturel, du reste, puisqu'il passe en somme d'un milieu chaud dans un autre milieu chaud. Mais si le même insecte a été récolté *à l'ombre*, il manifestera par des mouvements des pattes, des antennes et des ailes qu'il perçoit la chaleur de 33°, dès qu'il a été introduit dans l'étuve.

Avec les générations de printemps et d'automne, il est encore plus facile, cela va sans dire, d'observer ce phénomène qu'avec les générations estivales. Par exemple, prenons dehors, au printemps, des larves de *Pieris rapae* et plaçons-les, quelque temps avant de les introduire dans l'étuve, d'abord dans le laboratoire, puis à une certaine distance au dessus de l'étuve, puis enfin à l'intérieur de celle-ci ; cette opération peut se faire sans amener de réaction, tandis qu'une réaction intense se produira si le passage se fait brusquement du dehors au dedans de l'étuve.

Pour ce qui est du passage du chaud au froid, les réactions sont, de même, très conséquentes en brusquant la transition, tandis qu'elles sont nulles, ou à peu près, en la graduant.

Les insectes manifestent donc une grande sensibilité à l'égard de l'élévation et de l'abaissement de la température, qui se traduit souvent par des déplacements, mais plus souvent encore par de simples mouvements sur place des pattes, des antennes, des ailes.

Ces mouvements réactionnels sont-ils réellement le résultat d'une *sensation* perçue, ou bien sont-ils produits par une action tropique de la chaleur ? Sont-ils dus au fait que l'animal, ressentant une forte impression de

chaud, cherche à éviter cette impression, ou bien la température, agissant directement sur le système musculaire, provoque-t-elle ces mouvements sans que l'insecte puisse s'en dispenser ? On comprendra, après ce qui vient d'être dit de la théorie des tropismes, tout l'intérêt que présente la solution de cette question ; car, si ces mouvements de réaction sont le résultat d'une sensation ils sont ou des réflexes ou simplement volontaires ; autrement dit, ils ne répondent pas à la définition de la théorie de LOEB.

Nous allons, en conséquence, essayer, avant d'entreprendre l'étude des réactions des insectes vis-à-vis de la température, de nous rendre compte de l'origine de ces mouvements.

En dehors de toute expérimentation, ce n'est guère que par une comparaison avec nous mêmes que nous pourrions admettre que les insectes *sentent* une différence de chaleur. Beaucoup d'auteurs, et en particulier BOHN (9), bien que ne niant pas aux animaux les phénomènes psychologiques, et admettant même qu'ils jouent un grand rôle dans leur vie, préfèrent s'en tenir à l'observation de faits positifs. Cependant, ce n'est pas une raison pour abandonner toute recherche tendant à démontrer l'existence d'actions dirigées par des phénomènes psychologiques¹.

¹ La tendance actuelle de la science est un peu trop de voir dans les réactions des animaux, et principalement des Protozoaires et des Méta-zoaires inférieurs, vis-à-vis de l'excitant thermique, un effet mécanique de l'énergie calorifique, plutôt que des manifestations d'une sensation. Les courbures des Protozoaires, par exemple, qui amènent ces animaux à s'orienter positivement ou négativement par rapport à la source de chaleur, seraient, selon les uns, ainsi que nous l'avons vu, le résultat d'une inégalité d'action sur les deux moitiés du corps. FAURÉ-FREMIET (23) attribue ces courbures à une action de la chaleur sur le protoplasma, soit en accélérant ou en ralentissant les processus généraux du métabolisme, soit en déterminant une plus ou moins grande activité des matières albuminoïdes se trouvant dans le côté du corps qui reçoit l'excitation. La dilatation unilatérale du protoplasma pourrait également être envisagée.

Sans aller bien loin, on trouvera, dans les expériences que nous venons de relater, une première preuve que les réactions des insectes sont régies uniquement par leur sensibilité à la température. Nous avons constaté, en effet, qu'un insecte placé dans une étuve à 33°, ne réagit que si le passage du froid au chaud se fait sans transition ; autrement il ne réagit pas. Or, si la réaction provenait non d'une sensation mais d'un phénomène tropique, elle se présenterait dans les deux cas, car ce serait la chaleur de 33° qui en serait la cause, et cette chaleur existe aussi bien lors du passage brusque que du passage avec transition. Tandis qu'en passant successivement d'une température moindre à une température légèrement supérieure, l'animal arrive dans l'étuve sans avoir été influencé, par gradations successives de petites augmentations de chaleur dont chacune est trop faible pour l'impressionner¹. La réaction est donc bien motivée par une sensation de chaud.

Nous devons, en second lieu, faire remarquer que les mouvements réactionnels qu'affectent les insectes lors du passage brusque du froid au chaud, ou inversement du chaud au froid, ne présentent aucune régularité quelconque ; ils varient dans une large mesure non seulement suivant les espèces ou suivant qu'il s'agit d'une larve, d'une nymphe ou d'un adulte, mais encore suivant les individus considérés. Ces variations proviennent des états et des variétés physiologiques, nombreux chez toutes les espèces animales ; ainsi que H. PIÉRON (58) l'a fait observer en ce qui concerne l'Actinie, elles sont peut-être la traduction de variations anatomiques

¹ BOHN (8) signale des exemples où le comportement d'insectes dans certaines occasions serait le résultat d'*habitudes musculaires* ; nous ne pensons pas que cette hypothèse doive être prise en considération dans le cas qui nous occupe. Signalons que F.-W. CARPENTER (18) conclut de ses expériences avec les Mouches du genre *Drosophyla* à une sensation de chaud et de froid éprouvée par ces insectes.

du système nerveux. Quoi qu'il en soit, il y a lieu de constater cette irrégularité que nous retrouverons dans presque toutes nos expériences, et qui montre, tout au moins, l'insuffisance de la théorie des tropismes pour expliquer ces réactions.

Une troisième preuve que les réactions des insectes vis-à-vis de la température sont bien le résultat d'une sensation éprouvée par eux, résulte des expériences suivantes, entreprises en vue d'étudier le comportement habituel de divers insectes dans certaines conditions spéciales :

Comportement des larves (chenilles de Lasiocampa quercus, Macrothylacia rubi, Ocneria dispar, Psilura monacha, Dendrolimus pini, Mamestra brassicae ; larves de Diptères, Exorista affinis).

I. Ces larves sont dans l'immobilité ; au moyen d'une pince, nous effectuons sur elles une pression bilatérale ; ou bien nous les piquons avec une aiguille, ou bien encore nous leur coupons une patte.

Principales réactions : 1. Rétraction de un ou plusieurs segments. 2. L'animal quitte le substratum avec sa paire de pattes anales, allonge la partie postérieure de son corps et reprend le substratum un peu plus en arrière. 3. Enroulement sur lui-même de la partie antérieure du corps. 4. Enroulement complet en anneau. 5. Redressement de la tête et des deux ou trois premiers segments. 6. Marche en avant. 7. L'animal fait demi-tour sur lui-même et vient placer sa tête à l'endroit où se trouvaient, précédemment, ses pattes anales.

II. Les mêmes espèces, élevées dans une chambre chauffée, sont placées subitement dehors par 1 ou 2 degrés. Les réactions sont les mêmes.

Lasiocampa quercus adopte principalement les modes 1, 2 et 3 ; *Macrothylacia rubi* ne subit que la réaction

n° 4. *Dendrolimus pini*, *Ocneria dispar* et *Psilura monacha*, 1, 2, 3, 4 et 6. *Mamestra brassicae*, 3, 6 et 7 ; larves de Diptères, 1, 5, 6, 7.

III. Les mêmes espèces sont placées sur un dispositif spécial, où elles reçoivent la chaleur unilatéralement, ou bien dans une étuve à 40°.

Les réactions sont encore absolument les mêmes.

*Comportement des chrysalides*¹.

I. Les chrysalides d'un très grand nombre d'espèces sont pincées ou piquées ; elles réagissent en mouvant leur abdomen selon le mode spécifique.

II. Placées brusquement du chaud au froid, ou du froid au chaud, ou bien chauffées fortement unilatéralement, elles réagissent comme en I.

Comportement des insectes parfaits.

I. Des Papillons de Rhopalocères (*Vanessa io* et *urticae* *Papilio machaon*, *Pieris rapae* et *brassicae*, etc.) et de Noctuelles (*Plusia gamma*, *Mamestra brassicae*), se trouvent en plusieurs exemplaires dans une cage, au repos. On donne un coup sec à la cage ; la plupart des insectes effectuent aussitôt un battement d'ailes (1).

On pince le thorax ou on le pique : la plupart redressent les antennes (2), meuvent les pattes (3). On sectionne une antenne² : la réaction se traduit par plusieurs battements d'ailes, accompagnés d'un mouvement de l'abdomen (4). Souvent l'insecte quitte la place en mar-

¹ Les chrysalides, par le fait de leur structure morphologique, ne peuvent mouvoir que leur abdomen, auquel elles impriment soit un mouvement de rotation complet, soit une orientation latérale. Les expériences les concernant ne sont en conséquence pas très concluantes, puisque les chrysalides ne peuvent réagir que d'une seule manière.

² Il arrive parfois que l'ablation d'une antenne ne produise aucune réaction : c'est lorsqu'elle a été faite entre deux segments.

chant maladroitement et en perdant momentanément l'équilibre (5).

II. Les mêmes espèces sont placées subitement dans l'étuve, ou chauffées fortement unilatéralement ; elles se comportent de la même façon que nous venons de voir, les *Vanessa io* et *urticae*, principalement avec les modes de réaction 1 à 5, les *Plusia gamma* et *Mamestra brassicae* 1 et 3, les autres 1, 4 et 5.

III. Le passage du chaud au froid n'a pu être étudié qu'avec *Vanessa io* ; le comportement, dans ce cas, appartient aux modes 1 et 3.

Les pratiques que nous avons fait subir aux insectes sont de celles que l'on peut considérer comme leur produisant une sensation ; celle-ci se traduit par certains mouvements qui sont volontaires ou le résultat de réflexes ; l'abaissement des ailes au moment même du choc donné à la cage est bien la caractéristique d'un réflexe ; les réactions contre une piqure ou une blessure, de même que la fuite, caractérisent bien la sensation perçue. Or, le fait que les insectes effectuent les mêmes réactions lorsqu'ils sont pincés, piqués ou blessés, et lorsqu'ils sont simplement soumis à l'influence de la température, montre que, dans ce dernier cas, ces mouvements ne doivent pas être attribués à une action thermotropique, mais à une *sensation de chaleur*.

Réactions des Insectes d'été et des Insectes hivernants.

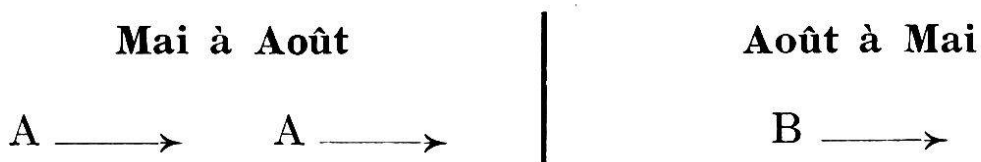
L'action de la température, à un degré égal, n'est pas la même suivant que l'on considère des insectes appartenant aux générations estivales et hivernantes. Les premiers ont un intérêt capital à rechercher la chaleur, les autres à la fuir, et de l'état calorifique auquel ils sont astreints peut dépendre la survivance de l'espèce,

ainsi que nous l'avons démontré précédemment (51, 53 et 54) :

La sélection naturelle, en concurrence avec le retour périodique de l'hiver, pendant lequel toute nourriture végétale fait défaut, ont établi pour chaque espèce un système de développement dont la durée est régularisée par une diapause hivernale ; le stade ontogénique où l'insecte est capable de supporter l'hiver est invariablement le même pour une espèce donnée, et il ne peut y avoir de survivance que pour ceux qui atteignent la mauvaise saison au stade prescrit. Cette loi est générale et ne souffre guère d'exception que pour quelques espèces dont les larves se nourrissent de plantes vivaces.

Il en est résulté une adaptation aux conditions de température propres aux saisons où évoluent les insectes et qui a créé pour eux un intérêt à rechercher la chaleur ou bien à la fuir, suivant qu'ils subiront tout leur développement pendant l'été, ou bien suivant que leur évolution sera coupée par une période de diapause hivernale. Prenons un exemple :

Vanessa io a trois générations annuelles ; deux (A) se développent entièrement pendant la belle saison et la troisième (B) hiverne à l'état de Papillon, ce qui nous donne une alternance de générations pouvant s'exprimer ainsi :



B est seul capable de supporter l'abaissement de la température dont ses parents et grand-parents n'ont jamais éprouvé la sensation, et qui sont incapables, eux de résister au froid ; il existera donc forcément, dans leur comportement par rapport à la température, des

différences capitales entre A et B. Les expériences suivantes en donneront une idée :

1. Expériences avec des Papillons de Vanessa io, urticae et atalanta.

I. Des Papillons appartenant à la génération estivale sont maintenus dans une glacière (5° environ), sans nourriture. *Ils meurent au bout de cinq à huit jours.*

II. Des Papillons, appartenant à la génération hivernante, sont maintenus dehors pendant tout l'hiver, sans nourriture. *Ils restent en vie jusqu'au printemps.*

III. Des Papillons, appartenant à la génération hivernante, sont maintenus dans la chambre chauffée, sans nourriture. *Ils meurent au bout de cinq à huit jours.*

Ainsi, la survivance de l'espèce dépend de la température ; c'est la chaleur qui permettra à ceux d'été de voler et de trouver les conditions favorables ; pour ceux d'hiver, elle serait nuisible, car elle les forcerait à mener une vie active à une saison où la nourriture fait défaut et où l'immobilité est de rigueur. La recherche des conditions thermiques nécessaires aux représentants de chaque génération devient donc d'un intérêt biologique capital. Nous avons pu constater cette recherche au cours de toutes nos expériences ayant eu pour but l'étude de l'hibernation des Lépidoptères, aussi bien à l'état de larve que d'insecte parfait.

Cela étant établi, les insectes sont-ils capables de manifester, par les mouvements habituels qu'ils font lorsqu'ils perçoivent une sensation, qu'ils se rendent compte des conditions défavorables de température dans lesquelles ils se trouvent ? Autrement dit, la recherche des éléments favorables est-elle le résultat d'actes conscients dirigés par la volonté, ou bien d'actes inconscients

guidés par l'action tropique de la température ? C'est encore à l'expérimentation que nous demanderons la solution du problème :

2. Expériences avec des Papillons de Vanessa io et urticae.

I. *Papillons d'été.* Ils sont placés sur la paroi supérieure d'une étuve dégageant une chaleur de 25°. Pas de réaction : les insectes restent immobiles sur l'étuve.

II. *Papillons en hibernation.* Ils sont placés dans les mêmes conditions ; ils réagissent immédiatement contre la chaleur en effectuant les mouvements habituels qui sont l'indication d'une sensation perçue (piqûre, blessure, etc.). Ensuite, ils s'acheminent maladroitement vers le bord de l'étuve, tombent sur le plancher où ils s'immobilisent.

III. *Papillons d'été.* Ils sont placés dans une glacière (8° environ) ; leur comportement est le même que celui des Papillons d'hiver placés sur l'étuve, c'est-à-dire qu'ils cherchent à fuir.

IV. *Papillons en hibernation.* Ils sont placés dans les mêmes conditions de température qu'en III (dehors en automne) ; leur immobilité est complète.

Nous concluons tout d'abord de ces expériences que des individus de même espèce ne réagissent vis-à-vis de la température que *dans les conditions requises par leur ontogénie*. En second lieu, la *fuite* à laquelle se livrent les Papillons hivernants pour quitter l'étuve ne saurait être considérée comme un tropisme, par la raison que l'excitant thermique agit à la fois sur toutes les parties du corps ; en effet, en admettant l'influence mécanique de la chaleur, l'animal serait immobilisé sur place par le fait qu'il en subirait l'action à la fois de tous les côtés. Or il s'en va. Cependant, on pourra objecter que le

Papillon d'été, lui, ne s'en va pas. Est-il donc seul thermotrope? Aussi pour élucider ce dernier point allons-nous élever la température de l'étuve jusqu'à 42° pour y placer des Papillons d'été; dans ces conditions nouvelles, bien que chauffé de tous les côtés à la fois, l'animal effectue d'emblée les mouvements habituels indicateurs de la sensation perçue et, de plus, il cherche à sortir de cette fournaise en se dirigeant vers la porte vitrée de l'étuve.

Pour ce qui est des Papillons d'hiver placés au froid, on pourrait penser que leur immobilité provient de l'action de l'abaissement de la température, paralysant leurs mouvements; mais cela n'est pas le cas, puisque les Papillons d'été, dans les mêmes conditions de froid, sont capables d'effectuer les réactions qui démontrent leur sensibilité. Au surplus, l'expérience suivante nous apprendra que l'immobilité des hivernants n'est pas produite, au début de l'hiver, par des phénomènes de paralysie musculaire, mais par une habitude héréditaire exigée par la nécessité d'observer certaines conditions de réclusion sans lesquelles l'insecte ne peut supporter le long jeûne hivernal ¹.

3. *Expérience avec des Papillons hivernants de Vanessa io.*

Dispositif. Un radiateur se trouve contre la paroi du laboratoire au dessous d'une fenêtre, laquelle est ouverte. Au sommet du radiateur nous plaçons l'extrémité d'un

¹ Il se peut que la paralysie se produise au cours de l'hiver lorsque les froids deviennent intenses; mais, lorsque l'insecte commence à s'immobiliser au commencement de l'automne, l'abaissement de la température n'est pas encore suffisant pour la produire. Nous avons du reste démontré précédemment (50, 51 et 54), pour un grand nombre d'espèces, que l'immobilité des Lépidoptères, indispensable à la diapause, n'est pas forcément produite par l'abaissement de la température; elle peut aussi bien se produire en chambre chauffée à l'époque normale où ce phénomène se passe à l'état naturel. Les insectes, d'une manière générale, commencent à hiverner avant le début du froid, de même qu'ils reprennent la vie active au printemps par une température plus basse que celle où ils l'avaient cessée en automne.

plan incliné (une mince planchette) dont le milieu s'appuie sur le bord de la fenêtre et qui se prolonge de deux mètres au dehors. Il résulte de ce dispositif que le bas du plan incliné est chauffé à 25° et que son sommet, émergeant au dehors, reçoit la température ambiante qui est de 8°; du radiateur au sommet du plan, la température va en décroissant; elle est de 10° environ, *point thermique où débute le sommeil hivernal*, à peu près au niveau de la fenêtre.

Placés sur le radiateur à la base du plan (la position donnée à l'individu n'importe pas), les Papillons le gravissent jusqu'à ce qu'ils en aient atteint le sommet où ils s'immobilisent ¹.

Pour gravir le plan incliné, les Papillons marchent et vont droit au but; ils ne s'arrêtent pas au point où la température est de 10°, mais vont aussi haut qu'ils peuvent monter.

4. *Expériences avec des chenilles de Lasiocampa quercus et de Dendrolimus pini.*

Ces espèces passent l'hiver à l'état larvaire. Au moyen de certaines pratiques expérimentales nous sommes arrivé après plusieurs générations, à obtenir des chenilles ayant acquis, au mois de février, le même développement que l'espèce à l'état libre, en juin. Ces chenilles, élevées en chambre chaude, se trouvent en conséquence dans des conditions comparables à leurs conditions normales. Nous possédons également des chenilles non forcées, qui sont maintenues dehors.

I. *Chenilles forcées.* a. Nous en plaçons quelques-unes sur le bord d'une fenêtre ouverte; d'un côté elles reçoivent le froid, de l'autre la chaleur de la chambre : inva-

¹ Ces expériences ont été pratiquées successivement par temps ensoleillé et par temps couvert; elles ont donné les mêmes résultats dans les deux cas. Toute action héliotropique peut donc être écartée.

riablement elles se dirigent vers l'intérieur de la chambre.

b. Nous les plaçons sur le sommet d'une étuve, dégageant une chaleur de 26°; elles y restent immobiles.

II. *Chenilles non forcées.* *c.* Nous les plaçons dans les mêmes conditions qu'en *a*; elles se dirigent invariablement du côté du froid.

d. Placées sur le sommet de l'étuve, elles s'enfuient.

III. Des chenilles appartenant aux deux catégories sont placées dans une température intermédiaire de 12°. Les unes et les autres acceptent cette température, les chenilles forcées pour y mener une vie active et s'y nourrir, les non-forcées pour entrer de nouveau en diapause hibernale.

Les expériences que nous venons de relater illustrent bien le parallélisme qui existe entre l'orientation de l'animal et l'*utilité* de cette orientation. En se comportant comme ils le font dans le milieu expérimental, les insectes suivent simplement le mode habituel de leur espèce à l'état naturel; placés entre deux conditions, dont l'une est inhabituelle et entraînerait la disparition de l'espèce si elle devenait générale, et dont l'autre est habituelle et fournit seule les éléments indispensables, les insectes s'orientent sans hésitation vers cette dernière. Il y a donc un *choix*. Admettons cependant que cette orientation soit le résultat d'une action tropique de la chaleur; d'après ce que nous savons de la théorie des tropismes, une seule réaction pourra se produire qui sera ou bien négative (néfaste pour les individus d'été), ou bien positive (néfaste pour les individus d'hiver). Or rien de semblable ne se présente et nous assistons, *pour les individus d'une même espèce*, à deux modes de réaction absolument distincts et contraires, l'un, positif, et qui est celui de la génération estivale, et l'autre, négatif, et qui est celui de la génération d'hiver.

Nous constatons en conséquence et une fois de plus, que les réactions des insectes, dans ce cas comme dans les précédents, n'ont pas pour origine l'action tropique de la chaleur, mais qu'elles sont motivées par un intérêt et par la recherche de conditions favorables au maintien de l'espèce. *Cette recherche est dirigée par des sensations de chaud et de froid que l'animal accepte ou repousse suivant qu'elles sont conformes ou non à ce que requiert son ontogénie.*

Réactions de Lépidoptères à l'état de veille et de sommeil.

Au cours de leur vie, les insectes d'été subissent des périodes de sommeil journalier alternant avec des périodes d'activité éveillée, tandis que celle-ci fait défaut chez les insectes hivernants pendant tout le temps que dure leur diapause. Sous ce rapport une grande différence existe entre les uns et les autres qui est marquée par une différence corrélative dans leurs réactions vis-à-vis de la température.

Les Papillons diurnes d'été à l'état de veille (considérés pendant la journée) réagissent vis-à-vis d'un excitant thermique de la même façon que nous venons de voir jusqu'à maintenant ; c'est-à-dire qu'ils acceptent la chaleur. Nous avons entrepris des expériences à 25°, 38° et 45° qui ne nous apprennent rien que nous n'ayons déjà vu. Il est superflu, par conséquent, de parler de ces expériences.

Pour ce qui est des Papillons diurnes des générations estivales à l'état de sommeil journalier (considérés pendant la nuit), les résultats sont à peu près les mêmes. Avant de réagir il faut laisser à l'insecte quelque temps pour qu'il se réveille.

Mais bien différent est le comportement des Lépidoptères hivernants, tant à l'état de larve et de chrysalide

que d'insecte ailé ; dans ce cas les réactions offrent des variations appréciables suivant que l'on s'adresse aux individus qui ne sont pas encore atteints par le sommeil hivernal ou bien à ceux qui le subissent déjà depuis quelque temps à des degrés divers ; pour ces derniers, la température ambiante est à considérer.

Nous commencerons par énoncer nos principales expériences dans ce domaine pour ensuite en tirer les conclusions qu'elles comportent.

5. *Chenilles de Macrothylacia rubi.*

Comportement à l'état naturel. Il est bien connu ; à la moindre des choses (déplacement d'air, mouvement du substratum, léger attouchement) cette larve s'enroule sur elle-même en anneau complet, à la manière d'un hérisson. Une fois enroulée il est *impossible* d'en amener artificiellement le déroulement ; tout ce que l'on essaie ne fait que provoquer une crispation musculaire toujours plus ardente qui resserre l'anneau encore davantage. Nous avons tenté sans succès d'amener le déroulement de la chenille en la prenant par la tête et par le pôle anal et en écartant ces deux extrémités.

Les chenilles hivernent enfouies sous la mousse, les unes enroulées, les autres non-enroulées.

Dispositif C. Un plan horizontal, sur le côté duquel nous plaçons une plaque de tôle verticale ; cette dernière est chauffée en son centre et au niveau du plan horizontal, au moyen d'un bec Bunsen légèrement incliné. Il résulte de ce dispositif qu'une zone de chaleur, qui est de 45° à un centimètre de la plaque de tôle, rayonne sur le plan horizontal ; suivant la distance considérée à partir de la source de chaleur, on obtient une température qui décroît à mesure que l'on s'éloigne de cette source.

I. *Chenilles avant le sommeil hivernal*
(vie active par 15-20°).

a. Des individus enroulés sont placés sur le plan horizontal (la position qui leur est donnée n'importe pas); la chaleur reçue accentue encore leur enroulement.

b. Des individus non enroulés sont placés dans les mêmes conditions; ils s'enroulent aussitôt.

II. *Chenilles à l'état de sommeil hivernal*
(par 0 à 2° dehors).

Des individus enroulés sont placés dans diverses positions sur le plan horizontal, au point où le thermomètre marque 38°, d'autres à 40°, d'autres à 45°. *Au bout de quelques secondes tous se déroulent et prennent une position rectiligne.*

Nous avons vu que, dans leur milieu naturel, l'enroulement des chenilles de *Macrothylacia rubi* est le résultat d'une légère sensation déclanchant un reflex ou une tension musculaire volontaire; en outre, il est impossible d'obtenir artificiellement le déroulement chez les individus en état de veille. *Pour les individus en état de sommeil hivernal*, chez lesquels la volonté ou la sensibilité peuvent être considérées comme ayant perdu leur action, une simple élévation de température amène de suite le déroulement.

7. *Chenilles d'Agrotis janthina.*

Comportement à l'état naturel. Pendant leur période de vie active, ces chenilles réagissent contre une piqure ou une section d'une patte, c'est-à-dire contre une sensation, en enroulant la tête entre leurs pattes, ou en se sauvant précipitamment. Normalement elles hivernent cachées sous la mousse, soit en position rectiligne, soit enroulées.

*Dispositif C.**I. Chenilles avant le sommeil hivernal
(vie active par 15-20°).*

Elles sont placées sur le plan horizontal dans diverses positions par rapport à la direction de la chaleur.

Au bout de 20 à 40 secondes, celles qui sont en position rectiligne se sauvent en allant droit devant elles, sans que leur orientation, même pour celles qui reçoivent latéralement la chaleur, soit en rapport avec la direction de celle-ci ; les individus qui se trouvent placés face à la source thermique décrivent un arc de cercle. Quant aux chenilles qui sont enroulées au moment de l'expérience, elles se déroulent au bout de 50 secondes environ, puis se sauvent dans n'importe quelle direction.

II. Chenilles en sommeil hivernal (par 0° dehors).

Elles sont placées, dans n'importe quelle orientation, sur le plan horizontal. Au bout d'une trentaine de secondes celles qui sont en position rectiligne s'enroulent, *mais à l'envers de l'enroulement habituel*, c'est-à-dire *la tête contre le dos* ; ensuite elles reprennent la position rectiligne et se sauvent comme en I. Les individus qui sont enroulés au moment de l'expérience commencent d'abord par se dérouler, puis par s'enrouler à nouveau, mais dans le sens opposé ; ensuite ils se comportent comme en I.

Dans ce cas, il y a lieu de remarquer que la chaleur amène chez les individus à l'état de veille les mêmes réactions que produisent une piqûre ou une blessure ; mais chez les endormis une réaction nouvelle, qui n'a jamais été constatée chez les éveillés, est le résultat de l'action de la température élevée.

8. *Chrysalides de Noctuelles. (Agrotis janthina et Mamestra brassicae.)*

Nous avons vu que la réaction des chrysalides de Noctuelles vis-à-vis d'une piqure, ou d'un attouchement, consiste simplement en un mouvement de rotation imprimé à l'abdomen.

Dispositif C.

I. *Chrysalides avant la diapause hivernale (15° dehors).*

Placées dans n'importe quelle position sur le plan horizontal, elles impriment à leur abdomen le mouvement habituel de rotation.

II. *Chrysalides en diapause hivernale (0° dehors).*

Placées sur le plan horizontal, latéralement par rapport à la direction des rayons calorifiques, *elles orientent l'extrémité de leur abdomen du côté d'où provient la chaleur.*

Nous constatons ici un cas de *thermotropisme positif* bien accentué chez des chrysalides en *sommeil hivernal complet* ; ce phénomène ne se présente pas pour les mêmes espèces en état de veille et dans les mêmes conditions ; nous verrons plus loin quelles sont les conclusions à tirer de cette observation.

9. *Expériences avec des Papillons de Vanessa io.*

Comportement à l'état naturel. Les Papillons de *Vanessa io*, à l'état de repos, portent leurs ailes dressées sur le corps (fig. 10 a), celles de gauche appliquées contre celles de droite. Cette disposition fait de ces insectes un matériel bien approprié pour l'étude de l'action unilatérale de la chaleur, en ce sens que les ailes, dressées sur le dos, constituent un écran capable d'empêcher la température d'agir sur le côté opposé à la source d'où

elle provient. Ces insectes se tiennent sur leurs quatre pattes ¹ légèrement recourbées, en sorte que le ventre ne touche pas le substratum.

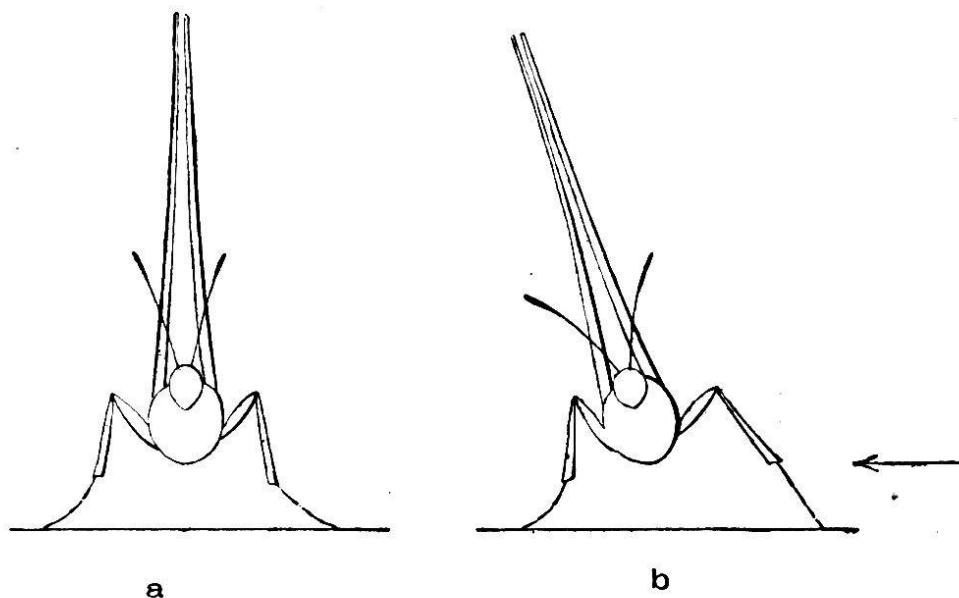


Fig. 10. — a, papillon au repos. b, inclinaison sous l'action unilatérale de la chaleur.

Série 1 (38 à 45°).

I. Papillons avant l'hivernage, à l'état de veille.

a. *Dispositif C* ². Placés sur le plan horizontal, dans n'importe quelle position par rapport à la source thermique, ils se comportent comme lorsqu'ils sont impressionnés par une piqûre, une blessure ou la section d'une antenne. Ensuite ils fuient rapidement la source thermique, soit en marchant, soit en volant, mais en suivant une direction quelconque, plusieurs même passant par dessus le bec Bunsen. Une fois à l'abri de la chaleur, ils s'immobilisent.

¹ La première paire de pattes des Vanesses est atrophiée en un moignon unisegmenté abondamment pourvu de terminaisons sensorielles.

² Nous avons fait les mêmes expériences en pratiquant l'échauffement simplement au moyen d'un bec Bunsen placé à une certaine distance du sujet ; les résultats ont été les mêmes qu'avec le dispositif C.

b. Dispositif C modifié. Le substratum est organisé de telle façon que les Papillons soient chauffés sur le dos; leur comportement est le même.

II. *Papillons avant l'hivernage, en sommeil journalier, (considérés dans la soirée).*

Dispositif C. a. Insectes placés dans le sens des radiations calorifiques, la tête à l'opposé de l'excitant. Un ou deux battements d'ailes, puis marche pénible et maladroite en avant qui les éloigne de la source thermique.

b. Insectes placés latéralement par rapport à la direction des radiations calorifiques. Un ou deux battements d'ailes; les Papillons effectuent un quart de cercle sur eux-mêmes et se placent dans la direction des radiations calorifiques, la tête à l'opposé de l'excitant; puis ils s'éloignent péniblement de celui-ci.

c. Insectes placés dans le sens des radiations calorifiques, la tête du côté de l'excitant. Ils effectuent un demi-tour complet et se comportent ensuite comme précédemment.

d. Dispositif C modifié. Les réactions sont les mêmes.

Série 2 (38 à 45°).

*Papillons en sommeil hivernal peu profond ¹
par 8 à 10° dehors.*

Dispositif C. a. Les Papillons sont placés latéralement par rapport à la source de chaleur. Ils se tournent sur eux-mêmes maladroitement, en levant les pattes avec peine, et arrivent à se placer dans le sens des radiations calorifiques, la tête à l'opposé du centre de chaleur; le mouvement est accompagné d'un ou deux battements d'ailes. *Ensuite ils s'immobilisent sur le substratum, en pleine chaleur.*

¹ On se rend parfaitement compte qu'à 8° au début de l'hiver, les Papillons sont en sommeil hivernal incomplet, car ils réagissent encore contre la sensation d'une piqûre, blessure, etc., tandis que par une température plus basse, il n'y a pas de réaction, ce qui indique le sommeil complet.

b. Les Papillons sont placés dans la direction des radiations calorifiques, la tête à l'opposé du centre de chaleur. Deux ou trois battements d'ailes, puis immobilisation sur place.

c. Les Papillons sont placés dans la direction des radiations calorifiques, la tête du côté du centre de chaleur. Deux ou trois battements d'ailes, demi-tour pénible qui amène le Papillon à tourner la tête à l'opposé de l'excitant, puis immobilisation sur place.

Les Papillons d'hiver à l'état de veille réagissent normalement vis-à-vis de la température en s'en écartant volontairement. Ceux qui sont en sommeil journalier subissent une action directrice de la part de la chaleur (tropisme); cependant, bien que lourdement, maladroitement et avec passablement de peine, ils peuvent encore fuir celle-ci qui, nous le savons, constitue un élément contraire au maintien de leur existence ou à la marche normale de leur ontogénie. Quant aux Papillons en sommeil hivernal peu profond, ils subissent de la part de la chaleur la même action directrice que ceux qui sont en sommeil journalier; cependant ils n'ont pas le pouvoir d'échapper à cette action et lui restent soumis, malgré que cette soumission entraînera leur mort. Néanmoins les uns et les autres manifestent quand même des battements d'ailes que nous savons être l'indication de la perception d'une sensation.

Série 3 (38 à 45°).

*Papillons en sommeil hivernal complet
(par 0° à 2° dehors).*

Dispositif C. a. Papillons placés latéralement par rapport à la source de chaleur. Leurs pattes se trouvent être perpendiculaires au corps (verticales) (fig. 11a).

Nous considérons un insecte qui reçoit la chaleur du côté gauche. 10-15 secondes d'immobilité, à la suite

desquelles le Papillon incline son corps brusquement à droite. Cette inclinaison entraîne une inclinaison correspondante des ailes, qui restent dressées sur le dos dans l'axe normal du corps (fig. 10 b).

Nous tournons le substratum de façon que l'insecte reçoive maintenant la chaleur à droite ; au bout d'un instant, il se redresse, prend tout d'abord une position verticale, puis s'incline à gauche. Pas de battements d'ailes ni d'autres mouvements indiquant la perception d'une sensation.

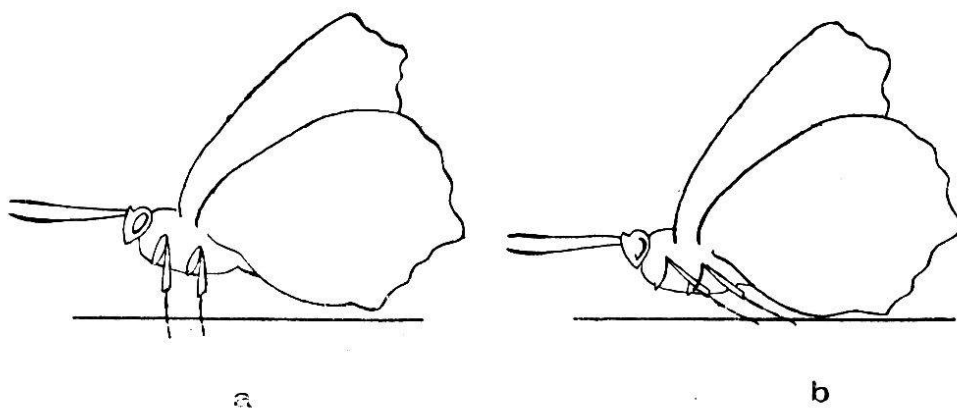


Fig. 11. — Papillon de *Vanessa io* au repos. a avec les pattes verticales, b avec les pattes dirigées obliquement d'avant en arrière.

b) *Papillons placés latéralement par rapport à la source de chaleur* ; maintenant, leurs pattes ne sont plus perpendiculaires au corps, mais obliques, c'est-à-dire dirigées d'avant en arrière (fig. 11 b).

Nous considérons encore un insecte qui reçoit la chaleur du côté gauche ; au bout d'une dizaine de secondes, il commence par tourner sur lui-même, à droite, d'environ 80° , ce qui l'oriente à peu près dans la direction des radiations calorifiques. Une fois cette rotation obtenue, le Papillon s'incline alors à droite, comme dans le cas précédent. Pas de battements d'ailes, ni d'autres mouvements indiquant la perception d'une sensation.

Lorsque l'insecte reçoit la chaleur à droite, le même phénomène se présente, mais dans le sens opposé.

Nous constatons que, dans les deux cas de cette dernière série, *les griffes des pattes n'ont pas quitté l'endroit du substratum où elles sont fixées au moment de l'expérience*. Dans le premier cas, en examinant les membres chauffés au moment de l'inclinaison, nous remarquons qu'ils se redressent légèrement, tandis que ceux du côté non chauffé semblent rester indemnes de tout redressement. Dès lors, il apparaît que le mouvement d'inclinaison est produit par une action unilatérale des pattes, avec point d'appui fixe¹ (fig. 10). Une table, dont les pieds de gauche deviendraient subitement plus grands que ceux du côté opposé, s'inclinerait forcément à droite, et tous les objets qu'elle supporte prendraient la même inclinaison ; on peut comparer le comportement de nos Papillons à l'inclinaison de la table.

Dans le second cas, les pattes du côté chauffé se redressent également légèrement, tandis que celles qui sont à l'abri de la chaleur ne subissent pas ce redressement ; par le fait de la position oblique des pattes par rapport au corps (fig. 11 b), elles produisent sur celui-ci une action unilatérale d'arrière en avant, avec point d'appui fixe, qui amène la rotation observée. Ensuite, leur action pour produire l'inclinaison du corps est la même que dans le cas précédent.

Nous devons remarquer encore que l'insecte, aussi bien dans le premier cas que dans le second, ne se livre, pendant toute la durée de l'expérience, à aucun des mouvements qui indiquent qu'une sensation ait été perçue ; nous rapprocherons cette dernière remarque

¹ Il se pourrait aussi que l'action des pattes du côté chauffé soit due à une dilatation de la cuticule ou des liquides sanguins, ou bien à une simple tension musculaire plus forte d'un côté que de l'autre. Toujours est-il que les pattes chauffées produisent une poussée unilatérale contre laquelle l'animal ne réagit pas.

du fait que ces individus sont en sommeil hivernal complet, c'est-à-dire dans un état où la sensibilité et la possibilité d'agir volontairement sont réduites.

Observation. Dans les expériences précédentes, l'excitant se présentant sous forme de radiations calorifiques ayant une direction donnée, il se pourrait que ces radiations exercent, sur les ailes des Papillons, une poussée, laquelle produirait l'inclinaison. (Par exemple, un morceau de papier placé au dessus d'un radiateur est poussé par les radiations qui en émanent). Pour nous rendre compte du phénomène, nous répétons l'expérience de la série 3a, d'abord avec un Papillon artificiel en papier, ensuite avec 3 *Vanessa io* mortes, dont les pattes et les ailes ont conservé la position normale des individus vivants, en sommeil hivernal; ni l'un, ni les autres ne s'inclinent une fois qu'ils sont placés latéralement à la source de chaleur. L'inclinaison est donc bien produite par une action unilatérale physico-chimique de la température sur la matière vivante.

Série 4 (35 à 45°).

Dispositif C. Papillons en sommeil hivernal complet. Ils sont placés sur le plan horizontal, de façon que leur corps soit dans la direction des radiations calorifiques et que leurs quatre pattes soient chauffées également; pas de réactions.

Série 5 (25 à 30°).

Papillons en sommeil hivernal complet : mêmes expériences que précédemment, pas de réactions.

Série 5 (18 à 20°).

Papillons en sommeil hivernal complet. (Introduction du dehors dans la chambre chauffée). Pas de réactions; décès au bout de huit à dix jours.

La série 4, comparée avec la précédente, montre nettement que les orientations que nous avons signalées chez les hivernants sont dues à des phénomènes de thermotropisme, au sens exact de la théorie de LOEB; mais nous faisons remarquer encore une fois que *seuls les Papillons en sommeil hivernal sont assujettis à la force physico-chimique de la température*. Pour ce qui est des séries 5 et 6, elles indiquent qu'une orientation tropique n'est possible que par une certaine élévation de température.

Conclusions relatives aux faits énoncés dans ce chapitre.

Les expériences que nous venons de voir mettent en évidence le rôle important que jouent les phénomènes de nature psychiques dans le comportement des insectes en rapport avec la température et jusqu'à quel point, dans des conditions tout à fait exceptionnelles, ces animaux peuvent être assujettis involontairement à la force thermotropique.

Nous avons d'abord constaté que toutes les réactions des insectes les conduisent vers des conditions de température favorables, les seules qui soient requises par leur survivance, et nous avons démontré qu'ils sont guidés dans leur orientation par des sensations de chaud ou de froid, qu'ils acceptent ou qu'ils repoussent suivant qu'elles sont conformes ou non aux nécessités de leur ontogénie.

C'est principalement lorsqu'il s'agit de Papillons hivernants, autrement dit d'individus pour lesquels l'élévation de la température constitue une condition absolument préjudiciable à la survivance de leur espèce, que l'on se rend compte de l'utilité de l'orientation observée. Nous voyons ces insectes, lorsqu'ils sont en état de veille avant la préparation pour l'hibernation, fuir la chaleur, aussi

bien lorsqu'elle agit unilatéralement que quand elle impressionne à la fois les deux côtés du corps. Cette fuite, tranquille lorsque la température est peu élevée, hâtive lorsqu'elle dépasse 35°, ne se fait pas selon une orientation déterminée par rapport à la direction des radiations calorifiques, mais selon le mode qui éloigne l'insecte le plus rapidement possible de l'excitant ; nous savons qu'en agissant de cette façon, l'animal est guidé par la perception d'une sensation. Nous confirmons ainsi un premier point, à savoir que la volonté est seule à le diriger dans sa fuite et dans la recherche des conditions qui lui sont absolument nécessaires.

Mais, avant leur hibernation, les Papillons subissent un état de veille pendant la journée et de sommeil pendant la nuit. Dans ce dernier cas, leur sensibilité est atténuée ; on s'en rend compte en pratiquant sur ces animaux une piqure ou une blessure ; ces pratiques amènent des réactions beaucoup moins vives qu'à l'état de veille, quoique de même nature.

Placés dans les mêmes conditions expérimentales d'élévation de la température, ces insectes, en effectuant, bien qu'avec peu d'ampleur, les mouvements indicateurs de la perception d'une sensation de chaleur, montrent cependant qu'ils la perçoivent encore ; et non seulement ils réagissent faiblement, mais dans les essais, lents, maladroits et dénotant la difficulté, qu'ils tentent pour fuir l'élément thermique, *ils prennent une direction qui les oriente dans le sens des lignes de force de cet élément*. Les Papillons hivernants à l'état de sommeil journalier commencent donc à devenir négativement thermotropiques ; cependant, ils peuvent encore s'éloigner de la source thermique préjudiciable.

Mais l'hibernation s'effectue par des froids qui varient d'intensité pendant l'hiver ; au début de celui-ci, les insectes se trouvent dans un état de sommeil hivernal

qui, par le fait du faible abaissement de la température, n'est pas encore complet ; ces animaux, en effet, dès que piqués ou blessés, réagissent en manifestant quelque peu les mouvements habituels, mais avec une faiblesse excessive. Or, grâce à leur sensibilité amoindrie, c'est avec une peine inouïe qu'ils essaient de fuir la source de chaleur à laquelle ils sont exposés ; ces essais les amènent à prendre, comme dans le cas précédent, une direction qui les oriente dans le sens des lignes de force de l'excitant, qui, en outre, *les assujettit sur place*. Le thermotropisme des individus en sommeil hivernal incomplet est, en conséquence, plus accentué qu'à l'état de sommeil journalier.

Arrivent maintenant les froids excessifs et le gel de l'hiver ; le sommeil hivernal est à ce point complet que la sensibilité des insectes qui le subissent est à peu près nulle ; une blessure, une piquûre, les laissent indifférents, de même que les laissera indifférents la sensation de chaleur. Aussi, dès que placés dans les conditions expérimentales, ne les voyons-nous effectuer aucun des mouvements habituels et rester absolument passifs ; plus de sensibilité qui puisse éveiller leur volonté et les guider dans leur fuite des conditions défavorables. C'est alors que les forces extérieures ont toute leur action ; c'est pourquoi l'intervention de la chaleur dilate les muscles du côté chauffé et produit une inclinaison du corps ou une orientation déterminée de celui-ci. Cette inclinaison et cette orientation, non seulement ne se produisent pas lorsque l'animal, éveillé, est en pleine possession de sa volonté, mais ne se présentent pas davantage lorsque l'action calorifique s'exerce à la fois sur les deux côtés du corps.

Il existe donc une gradation dans les réactions des Papillons d'hiver vis-à-vis d'un agent thermique, depuis l'individu qui, en état de veille et conscient de ses actes,

réagit volontairement, jusqu'à celui qui, complètement sous l'influence de la diapause, est assujetti aux forces de cet agent, absolument comme le veut la théorie de LOEB. Entre ces deux extrêmes nous trouvons des intermédiaires qui présentent à la fois la réaction volontaire, quoique bien atténuée, et la réaction tropique.

Des résultats quelque peu semblables sont donnés par les expériences avec des chenilles et des chrysalides, ces dernières n'orientant leur abdomen d'une façon déterminée par rapport à la source de chaleur que quand elles sont en diapause hivernale complète.

Quant aux chenilles, le cas des *Macrothylacia rubi* est tout à fait caractéristique. Voici un animal qui, dans sa vie habituelle, et éveillé, s'enroule à la moindre sensation, sans qu'il soit possible de le dérouler ; c'est une habitude spécifique que chaque individu observe constamment et qui provient d'un réflexe ou d'un acte volontaire. Or, dans les expériences, quand il est en état de veille, la chaleur l'enroule de même, et si, lorsque celle-ci agit, il se trouve déjà en anneau, il se crispe encore davantage en un anneau plus resserré : la chaleur exerce donc sur lui une influence contre laquelle il réagit de la même façon qu'en liberté, vis-à-vis de n'importe quelle excitation.

Cet insecte est maintenant endormi du sommeil hivernal, paisiblement en anneau dans une épaisse couche de mousse, par 1 à 2° de froid ; nous le plaçons au centre de radiations calorifiques intenses, et *la température provoque instantanément le déroulement, qu'aucun effort n'avait pu provoquer à l'état de veille*. Donc, réaction volontaire ou provenant d'un réflexe lorsqu'éveillé, et réaction uniquement soumise à l'influence physico-chimique de la chaleur, lorsqu'en diapause hivernale.

Ces données sont amplement suffisantes pour nous montrer que chaque fois que l'insecte le peut (état de

veille) ce sont ses actes volontaires qui le dirigent en concordance avec la température, pour la rechercher ou pour la fuir, suivant qu'il appartient à la génération estivale ou à la génération d'hiver ; tandis qu'il ne reste assujetti à l'excitant thermique que quand sa volonté cesse de se manifester, c'est-à-dire lorsqu'il est en état léthargique produit par le sommeil hivernal.

Nous avons vu que, dans ce dernier cas, les Papillons meurent sur place, sans avoir pu gagner les conditions favorables ; l'assujettissement à la chaleur est, en conséquence, préjudiciable à l'espèce ! Mais il faut considérer que l'élévation de la température utilisée dans nos expériences ne se rencontre pas en automne à l'état naturel où elle ne peut nuire au maintien de l'existence des insectes hivernants. Cependant, il est admissible que cette élévation soit intervenue autrefois pour régulariser l'ontogénie des insectes et amener leur développement à concorder d'une façon judicieuse avec le retour périodique de l'hiver, comme cela se présente de nos jours. Cette adaptation est encore régie par la disparition des feuilles pendant la mauvaise saison.

IV. RÉACTIONS DES INSECTES VIS-A-VIS DE DIVERSES EXCITATIONS

Pesanteur.

Nous savons que les végétaux orientent leurs tiges et leurs racines par rapport à la direction de la pesanteur. LOEB (39) a remarqué que certains animaux fixés, comme, par exemple, l'*Antennularia antennina*, orientent certaines parties de leur corps d'une façon sensiblement la même. Quant aux animaux libres, les yeux et les otolithes seraient les organes de la sensibilité géotropi-

que ; lorsque les yeux sont fixés au sommet d'un pédoncule, comme chez le Crabe, ils s'orientent par rapport à la pesanteur dès qu'on change l'état d'équilibre de l'animal. LOEB (42) conclut d'un ensemble de faits qu'il est possible d'envisager une conception unitaire du géotropisme animal et végétal, l'action de la pesanteur s'exerçant, chez certains animaux comme chez les plantes, particulièrement sur certaines cellules (yeux, otolithes, oreille interne, moelle allongée, etc.)

La plupart des insectes entrent en contact avec le sol à une certaine époque de leur ontogénie, soit pour s'y cacher, par exemple en vue de l'hivernage, soit pour y trouver leur nourriture ou un peu d'humidité. Un grand nombre, tels que, parmi les Lépidoptères, les Sphinx, les Noctuelles et les Géomètres, s'enfouissent profondément dans le sol pour s'y métamorphoser en chrysalide ; d'autres, et ils sont nombreux parmi les Coléoptères, poursuivent toute leur vie postembryonnaire à l'intérieur de la terre.

Quelques auteurs ont cru voir, dans plusieurs de ces cas, des phénomènes de *géotropisme*. C'est ainsi que A.-G. MAYER et C.-G. SOULE (46), ayant remarqué que certaines chenilles s'encoignent toujours la tête en haut, attribuèrent ce comportement à l'action négative de la pesanteur.

A ce propos, nous ferons remarquer que le cas signalé par MAYER et SOULE constitue une exception et que la plus grande part des Lépidoptères, sinon la presque totalité, se chrysalident dans une position quelconque où la verticale est rarement celle qui est prise. Examinons un mur sur lequel se sont métamorphosées des chenilles de *Pieris rapae* et *brassicae*, et nous trouverons qu'il y en a autant qui se sont placées la tête en haut que la tête en bas, dans une position horizontale que dans une position oblique. Les espèces qui se fixent le long d'une branche pour se chrysalider, n'en choisissent

pas forcément une qui soit absolument verticale ; ils utilisent celle où elles se trouvent au moment où la métamorphose doit s'opérer, quelle que soit la position de cette branche. Nombreux sont les Lépidoptères, parmi ceux qui construisent un cocon, qui donnent à celui-ci une orientation quelconque bien plus en rapport avec la nature du substratum qu'avec la verticale ¹.

Les expériences confirment ces observations.

1. Expériences avec des chenilles de Saturnia pavonia et pyri, Lasiocampa quercus, Dendrolimus pini, etc.

I. Un individu a choisi, pour le tissage de son cocon, des branchages constituant un substratum vertical, où il se tient la tête en haut ; lorsque les premiers fils ont été tissés, nous tournons le substratum de manière que la tête soit en bas ; l'insecte continue le tissage de son cocon dans cette nouvelle position et poursuit sa métamorphose sans que celle-ci en souffre. Il en est de même lorsque la chenille s'est primitivement placée horizontalement et qu'on oriente verticalement le substratum choisi.

II. On place dans un cornet en papier une larve au moment de l'encoconnement ; celui-ci s'effectue normalement, quelle que soit la position que l'on donne ensuite au cornet.

Un grand nombre d'espèces, cependant, se métamorphosent dans la position verticale ; de ce nombre sont les représentants du genre *Vanessa*, qui se suspendent par les pattes anales en les fixant à un peu de soie tissée préalablement à une branche ou sous une feuille ; elles se

¹ On ne manquera pas de faire remarquer l'orientation des cocons fusiformes des Zygènes, collés contre la tige d'une Graminée, et dans lequel l'insecte a, le plus souvent, la tête en haut. Cette disposition est vraisemblablement en rapport avec l'oscillation que présentent ces végétaux sous l'influence du vent et n'est pas sous la dépendance de l'action de la pesanteur.

trouvent ainsi placées la tête en bas. Cette méthode provient du fait que seules les pattes anales de ces chenilles sont organisées de façon à pouvoir s'agripper dans la soie et faire corps avec elle après la mue nymphale. En outre, cette position, qui semble peu commode, présente vraisemblablement un avantage au moment de l'éclosion du Papillon ; celui-ci émerge, en effet, par la partie antérieure de la chrysalide, et son poids facilite ainsi sa sortie.

Néanmoins, il serait téméraire de parler, dans ces cas, de géotropisme, ainsi qu'on s'en rendra compte par les expériences suivantes :

2. Expériences avec des chenilles de Vanessa urticae, io et polychloros.

I. Au moment où elles viennent de se suspendre, les chenilles sont dépendues et maintenues la tête en haut, en les plaçant dans des petits tubes de verre ; elles n'essaient pas de retrouver la position habituelle, et la chrysalidation se fait normalement dans cette position renversée.

II. Il en est de même lorsqu'on place la chenille horizontalement sur une surface lisse.

III. On détache les chrysalides après leur formation et on les place la tête en haut ou bien dans une position horizontale ou oblique ; le développement et l'éclosion du Papillon se font normalement.

Pour ce qui est des espèces qui se chrysalident dans le sol (Sphinx, Noctuelles, Géomètres), il suffit de fouiller un vase de terre où quelques unes de ces chenilles sont entrées, pour se rendre compte encore que la position qu'elles occupent est absolument quelconque.

Nous voyons d'après ce qui précède que l'orientation des Lépidoptères pendant leur métamorphose n'est pas en relation avec l'attraction terrestre. Si, dans le cas

des chrysalides de Vanesses, le corps prend une position verticale, ce n'est pas davantage à un cas de géotropisme qu'il faut l'attribuer que lorsqu'on suspend un corps lourd à une corde.

Les rapports des insectes avec la surface du sol amènent ceux-ci à se livrer à une véritable recherche des conditions favorables dont quelques unes de nos expériences fournissent la preuve :

3. *Expériences avec les chenilles d'un grand nombre d'espèces de Sphinx, de Noctuelles et de Géomètres.*

Comportement naturel : Toutes ces espèces, au moment de la nymphose, descendent de l'arbre ou de la plante où elles vivent, pour venir s'enterrer plus ou moins profondément.

I. Des chenilles sont élevées dans une grande cage, absolument dépourvue de terre. Le moment venu elles descendent sur le plancher de la cage, s'y promènent, lentement d'abord, puis ensuite avec agitation, furètent dans les coins, puis *remontent* le long des parois et vont chercher au plafond.

Elles descendent et montent plusieurs fois, jusqu'au moment du début de l'hystolise qui, supprimant l'activité musculaire, les fait tomber sur le plancher où elles finissent par se métamorphoser à découvert.

II. Nous plaçons au milieu du plancher un vase plein de terre, de 20 cent. de hauteur, dont les parois ne touchent pas celles de la cage. Plusieurs individus grimpent le long des parois extérieures du vase et atteignent la terre. Quelques-unes qui se sont rendues au plafond et se trouvent juste au-dessus du vase, se laissent choir sur la surface de celui-ci ; il en est qui, dans leur chute, tombent à côté du vase. (Ce dernier cas n'a pas été observé d'une façon générale.)

III. Au moyen d'une cordelette, nous suspendons le

vase au plafond de la cage; un petit nombre de chenilles atteignent la terre, malgré la difficulté de la situation.

IV. A la place de terre, nous plaçons du sable bien sec; aucune larve n'y va.

V. Nous tapissons le plancher de la cage avec des feuilles sèches; les larves commencent par s'introduire sous ces feuilles, puis elles en sortent pour remonter le long des parois et se comportent comme en I.

VI. Nous plaçons, au moment de leur métamorphose, quelques larves sur une table où se trouvent divers objets tels que débris de papier, morceaux de bois et de verre, instruments, etc.; elles rampent au hasard; mais si elles viennent à rencontrer un de ces objets elles essaient de pénétrer au dessous de lui.

Etudions maintenant le comportement de plusieurs espèces qui recherchent en automne la mousse et les feuilles qui couvrent le sol, pour s'y abriter pendant l'hiver.

4. Expériences avec les chenilles d'un grand nombre d'espèces de Lépidoptères et avec des Coléoptères à l'état d'Insecte parfait.

Ces insectes sont élevés dans de grandes cages maintenues en plein air.

I. Lorsque la température commence à s'abaisser, ils descendent sur le plancher qui est exempt de toute parcelle de mousse ou de feuilles; ils y restent immobiles pendant plusieurs jours, à la suite desquels seulement ils se mettent à rechercher l'abri désirable. Pour cela ils parcourent leur cage dans tous les sens de bas en haut.

II. Nous plaçons une seule feuille sur le plancher de la cage; tous les insectes cherchent à se cacher dessous.

III. Nous fixons au plafond de rares feuilles avec une épingle; ils s'y rendent et y demeurent.

IV. Nous plaçons sur le plancher et au plafond des chiffons de papier; ils les acceptent comme abri.

V. A 5-6 centimètres au dessus du plancher nous établissons un grillage horizontal sur lequel nous déposons un amas de mousse. Les chenilles sont introduites sur le plancher, c'est-à-dire *au dessous de la mousse*; elles n'hésitent pas à lever la tête et à s'y introduire.

Il résulte de ces recherches qu'en variant la disposition normale de l'ambiance et en l'organisant de telle façon qu'elle constitue le *renversement* des conditions naturelles, les insectes arrivent quand même à trouver ce qui est nécessaire à leur existence en renversant le sens de leurs réactions. Il est évident que si ces insectes, dans les actes qui précèdent leur métamorphose, ou leur hibernation, étaient assujettis à la force géotropique, il leur serait impossible de trouver les conditions nécessaires dans l'état de renversement qui leur est imposé.

Au contraire, l'étude du comportement de ces animaux dans nos expériences, l'agitation croissante qu'ils manifestent à mesure que s'approche le moment de l'hystolise qui va les immobiliser avant qu'ils soient en sécurité s'ils ne se dépêchent, et l'ingéniosité avec laquelle ils acceptent ce qui peut leur rendre service, bien qu'étant de nature étrangère, démontrent qu'il s'agit d'une véritable *recherche* de conditions nécessaires, guidée vraisemblablement par l'odorat, ainsi que le prouve le cas où les chenilles refusent le sable qui leur a été donné à la place de terre.

A l'état naturel, cette recherche résulte d'une adaptation héréditaire et sélectionnée; ainsi, tel individu qui se chrysaliderait sur le sol ou tel autre qui ne pénétrerait pas dans la mousse, périraient invariablement. Ces conditions sont d'une nécessité telle pour le maintien de

l'espèce que celle-ci ne pourrait s'en passer davantage que de se nourrir.

Dans nos expériences survient le renversement des choses naturelles et nous voyons que d'emblée les insectes *renversent le sens de leurs réactions*, malgré que l'état anormal qui leur est imposé *se présente à l'espèce pour la première fois*. Quoi qu'on fasse, l'insecte trouve ce qui lui est nécessaire. On appellera ce mode de comportement comme on voudra, instinct ou intelligence, toujours est-il qu'il résulte bien d'actes volontaires et d'états conscients.

Humidité.

L'humidité, dans une certaine mesure, soit à l'état de saturation de l'air ambiant, soit sous forme d'eau pour la boisson, est absolument nécessaire à la biologie des insectes dans les différentes périodes de leur ontogénie. Ainsi, beaucoup de larves boivent la rosée des feuilles et, en butinant, les insectes recherchent le nectar des fleurs tout autant pour son eau, que pour les substances qui y sont dissoutes. D'autre part, les chrysalides de Lépidoptères périssent dès que le degré de saturation de leur atmosphère ambiante descend à 10-15 % suivant les espèces.

La recherche de l'humidité joue donc un rôle important dans la vie de la plupart des insectes. Quel est le mobile qui guide ces animaux dans cette recherche ?

Nos connaissances relatives à cet objet sont à peu près nulles. Quelques expériences, entreprises par EMILE ANDRÉ (1) chez les Arthropodes aquatiques montrent que ces animaux ne sont aucunement hydrotropiques. Il y aurait cependant exception pour les Crabes, ainsi que l'a montré ANNA DRZEWINA (20) et pour les larves de *Sciara medullaris*, observées par ALFRED GIARD (25), et dont les migrations seraient guidées par l'hydrotropisme con-

jointement avec l'instinct social. D'autre part, EMILE YUNG (65) conclut de nombreuses recherches pratiquées avec divers animaux et principalement avec les Gastéropodes pulmonés, que leur direction vers les centres d'humidité est due à une sensibilité spéciale, répartie en ce qui concerne les Gastéropodes sur le tégument tout entier, et en rapport avec l'état de tension de ce tégument ; cette sensibilité constituerait le sens de l'humide.

L'observation des insectes nous conduit dans bien des cas à des conclusions qui semblent autoriser à admettre chez eux l'existence d'une sensibilité comparable à celle que le savant professeur de Genève a découverte chez les mollusques, bien que nous n'ayons pas poussé nos recherches assez loin pour pouvoir l'affirmer positivement. Cependant il est manifeste que lorsque certains insectes visitent un centre d'humidité, ce n'est pas grâce à une action tropique ; leur orientation est volontaire et semble être le résultat d'une recherche ne s'effectuant que dans certaines conditions et dépendant des variations de l'ambiance.

Signalons quelques expériences, encore avec des chenilles :

5. *Expériences avec des chenilles de Gastropacha potatoaria.*

Cette espèce, qui se nourrit de Graminées, vit normalement dans les lieux humides.

I. Un individu est élevé dans la sécheresse ; on le met en présence d'une feuille sèche et d'une feuille humide ; il va à cette dernière.

II. Les individus élevés normalement dans une demi-humidité ne font aucune difficulté pour aller aux feuilles sèches.

6. *Expériences avec des chenilles de Lasiocampa quercus.*

I. On les élève pendant plusieurs jours dans certaines

conditions d'humidité; ensuite elles entament les feuilles sèches qu'on leur donne.

II. Elevées dans la sécheresse, elles se dirigent vers les feuilles humides dès qu'on leur en donne.

Ces expériences sont vérifiées avec d'autres espèces, dans des conditions à peu près semblables.

La recherche de l'humidité, dans les cas signalés, dépend donc d'un choix de conditions susceptibles de désaltérer l'insecte, mais seulement quand il en éprouve la nécessité; au contraire, une action tropique produirait vraisemblablement l'orientation aussi bien quand l'animal est désaltéré que quand il ne l'est pas.

Dans ce domaine, les cas où le comportement de l'insecte pourrait être envisagé comme dirigé par un phénomène d'hydrotropisme, sont cependant nombreux. Regardons, par exemple, un Papillon qui vole en travers d'une route; sur celle-ci se trouve une flaque d'eau en partie desséchée; dès que l'animal arrive au-dessus de cette flaque, il se met à effectuer un vol spiralé descendant, qui l'amène en définitive en plein sur ce centre d'humidité où il se désaltère¹. Considérons un groupe de Lycènes qui se sont rassemblées sur une partie humide d'un chemin; on les voit quitter cette place, y revenir, voler autour, s'en aller assez loin puis revenir encore. Voilà des exemples, le dernier surtout qui est commun à toutes les espèces du genre *Lycaena*, qui peuvent s'observer constamment.

Pour démontrer que le mobile de cette orientation vers un centre d'humidité n'est pas régie par l'hydrotropisme, il faut se reporter aux deux observations suivantes que nous avons faites récemment.

¹ Les Nymphales agissent de même avec les fientes des grands mammifères.

I. *Observation avec des Lycaena icarus, corydon et damon.*

Je me promenais un jour de juillet 1914 dans les environs de Brides-les-Bains, en Savoie, le long d'un petit chemin qui longe la rivière tantôt entre deux haies d'arbustes, tantôt à découvert. Il avait plu la veille, en sorte que, sur une des parties découvertes du chemin, longue de plusieurs centaines de mètres, on apercevait, de distance en distance, des places encore humides, séparées par de longs espaces déjà desséchés. La première place humide que je rencontrai, bien qu'exposée au soleil, n'avait attiré aucun Papillon. Cela commença par m'intriguer, car il est bien connu des entomologistes qu'il est excessivement rare qu'une flaque d'eau quelconque ne contienne au moins une dizaine de ces charmants petits Papillons bleus et bruns appartenant au genre *Lycaena*. Deux cents mètres plus loin, je me trouvai en présence d'un second centre d'humidité où les Lycènes faisaient encore défaut ; ce n'est que passablement plus loin encore que je rencontrai une flaque humide, comportant alors un rassemblement d'une multitude de ces insectes appartenant aux espèces *Lycaena icarus, corydon* et *damon*, auxquelles s'étaient joints quelques Lépidoptères d'autres genres.

Continuant mon chemin, je passai de nouveau vers deux places humides distantes de 100 mètres l'une de l'autre, semblablement exposées aux premières, à découvert également comme elles, et qui ne comportaient cependant aucun rassemblement ; ce n'est que passablement plus loin que j'en rencontrai encore une sur laquelle s'était posée la cohorte habituelle de ces insectes ; et ainsi de suite, jusqu'au bout du chemin. Sur une dizaine de centres d'humidité espacés sur ce chemin découvert, et tous orientés de la même façon, trois seulement avaient provoqué un rassemblement de Papillons, sans que je

puisse trouver à ces trois places un motif attractif spécial n'existant pas aux sept autres.

II. *Observation avec des Lycaena orbitulus.*

Au dessus de Bérisal (Simplon) se trouve une alpe (Steinenalp) dont le flanc méridional est constitué par une vaste prairie très inclinée d'une superficie d'un kilomètre carré environ et dont la base est limitée par un torrent; celui-ci crée plusieurs petites berges sablonneuses humides. J'avais remarqué un jour que cette prairie donnait asile à une immense quantité de *Lycaena orbitulus*, dont on levait plusieurs à chaque pas. Deux jours après, étant retourné au même endroit, quelle ne fut pas ma surprise de constater qu'il n'y avait plus le moindre Papillon de cette espèce sur toute l'étendue de la prairie; tous ceux que j'avais vus l'avant-veille en si grand nombre avaient disparu, semblant avoir fui la localité.

Cependant, au bas de la prairie, une des petites grèves de sable créées par le torrent, *mais une seule d'entre elles*, bien qu'elles fussent toutes orientées sensiblement de la même façon, était littéralement couverte d'une myriade de *Lycaena orbitulus*; ces insectes y restaient presque immobiles, posés sur le sol au soleil, serrés les uns contre les autres en un rassemblement immense comprenant vraisemblablement toute la population des individus disparus de la prairie.

Avant d'analyser ces deux observations, il est nécessaire de savoir que les espèces du genre *Lycaena* sont connues des entomologistes pour se livrer journellement, surtout lorsque le soleil est particulièrement chaud, à des rassemblements très nombreux d'individus qui accourent des régions avoisinantes pour se grouper en un point donné; ces rassemblements font partie des mœurs habi-

tuelles de ces espèces sans qu'on puisse en donner une explication quelconque¹.

Cela étant établi, comment devons-nous envisager le comportement des Lycènes tel que nous l'avons observé dans les deux cas signalés ?

Dans le premier cas, les insectes accourent de toute part pour se rendre au lieu de rassemblement; il y en a qui volent déjà dans le voisinage au moment où ils s'apprêtent à s'y diriger; d'autres en sont plus éloignés. Parmi ces derniers un bon nombre ont dû forcément rencontrer dans leur chemin au moins une des places humides, si ce n'est deux ou trois; la topographie des lieux où se sont produits les faits que nous signalons montre en effet que le chemin direct pour se rendre des endroits habités par les Lycènes à la place de rassemblement conduit à passer dans le voisinage des flaques non visitées; les insectes ont dû, en conséquence, survoler ces flaques sans y être orientées; elles ont donc *choisi* ceux des centres d'humidité où se trouvaient déjà d'autres Lycènes, négligeant, malgré la nécessité d'y aller, ceux qui étaient déserts.

Dans le second cas, toutes les *Lycaena orbitulus* de l'alpe descendent au pied de celle-ci pour s'y désaltérer aux berges sablonneuses qu'a créées le torrent; plusieurs berges, ayant les mêmes avantages et la même disposition, s'offrent à leur choix; un phénomène d'hydrotropisme conduirait les insectes vers la grève la plus proche; mais ce n'est pas le cas, et toutes les Lycènes se dirigent vers une seule des grèves — la plus éloignée — où elles sont si serrées les unes contre les autres, qu'elles se gênent réciproquement.

Nous sommes donc amené à conclure de ces observa-

¹ Voir ARNOLD PICTET, Sur quelques rassemblements d'Insectes. *Actes Soc. Helv. Sciences naturelles*, 1914, p. 205-208.

tions, ainsi que des expériences précédentes, que les insectes sont guidés vers l'humidité seulement lorsqu'ils en éprouvent la nécessité et non pas chaque fois qu'un centre humide se trouve dans leur voisinage, et cela par une sensibilité dont le siège serait l'odorat, ou par un sens spécial de l'humide, vraisemblablement aussi par celui que l'on désigne sous le nom de sens antennaire. Pour les insectes parfaits, il est bien probable que la vue intervient également.

Agents chimiques.

Parmi les faits courants de la vie des insectes, on doit attribuer une place importante à l'action de l'accouplement; celle-ci donne lieu à des phénomènes souvent très curieux, tels que vols à une très grande hauteur.

Les entomologistes ont remarqué que les mâles de certaines espèces accourent de très loin, et parfois en assez grand nombre, vers une femelle qui vient d'éclore. Ainsi, lorsque dans une chambre, dont la fenêtre est ouverte, se trouve, dans une boîte, une femelle de *Bombycide* fraîchement émergée de son cocon, la chambre ne tarde pas à être envahie par plusieurs mâles de même espèce, qui cherchent à s'introduire auprès de la femelle. J.-H. FABRE (22) a montré que cette attraction se fait sentir à une très grande distance.

Quelques auteurs, et en particulier LOEB (42) et W.-L. KELLOG (37), ont voulu voir dans la recherche de la femelle par le mâle, un cas de *chimiotropisme*. KELLOG ayant amputé les antennes d'un *Bombyx mori* mâle, remarqua que celui-ci n'atteint la femelle que par hasard, tandis que si on ne lui enlève qu'une seule antenne, il décrit du côté opposé à l'antenne sectionnée, en battant les ailes, mais sans voler, des cercles de plus en plus étroits, qui l'amènent en définitive au contact de la

femelle. D'autre part, si on enlève à une femelle ses glandes anales odoriférantes, et qu'on les place dans le voisinage du mâle, celui-ci se rend aux glandes et non pas à la femelle amputée. L'auteur admet que l'action chimique des glandes se faisant sentir unilatéralement par l'intermédiaire de l'antenne qui reste, c'est de cette inégalité d'action que résulte l'orientation en cercle.

Nous devons toutefois faire remarquer que les expériences de KELLOG ne démontrent pas nécessairement que l'orientation en cercle soit due au phénomène qu'il indique.

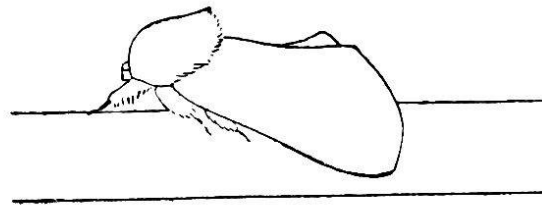


Fig. 12. — Papillon de *Bombyx* au repos (ailes en toit).

Tout d'abord, il résulte de nos recherches, pratiquées non pas avec *Bombyx mori*, il est vrai, mais avec d'autres Bombycides et des Noctuelles, dont la position des ailes au repos est identique à celle du Ver-à-soie, que la rotation provient tout autant du battement régulier des ailes sur un plan offrant de la résistance que de l'ablation d'une antenne. Ces Papillons ont leurs ailes disposées, comme on dit, *en toit*, c'est-à-dire que leur bord postérieur se joint sur le dos, et que leur bord antérieur se trouve de chaque côté du corps (fig. 12). Lorsque l'animal est placé sur un plan horizontal, le bord antérieur des ailes appuie sur ce plan ; il suffit alors que l'insecte batte les ailes sans voler pour que la résistance que rencontrent ces dernières à chaque battement le fasse progresser. Pour ce qui est de la progression en cercle, elle est due au fait que les ailes ne se joignent pas régulièrement au sommet du dos, et que

celles de l'un des côtés dépassent légèrement celles de l'autre côté. Lorsque ce sont les gauches qui dépassent, la force d'impulsion produite par les battements est plus grande à gauche qu'à droite et l'insecte progresse de ce dernier côté.

La même progression en cercle s'observe si on place un Papillon à la surface de l'eau, sans qu'une antenne ait été sectionnée, et sans qu'aucun centre attractif puisse exercer une action unilatérale. C'est alors la reproduction de ce qui a lieu pour un bateau à deux rames, dont le conducteur actionne l'un des avirons davantage que l'autre ; l'embarcation décrit un cercle du côté où l'impulsion est moindre.

Nous ne pouvons donc pas conclure à une action chimiotropique pour expliquer un phénomène de rotation qui a lieu également dans d'autres cas où aucune substance chimique n'est en jeu pour le provoquer.

Au reste, ainsi que l'a montré FABRE, la recherche de la femelle par le mâle est accompagnée d'actes qui varient suivant les conditions expérimentales où est placée celle-ci ; ces conditions ne sont pas loin de démontrer que ces actes sont de nature purement psychiques, dirigés par une sensibilité, vraisemblablement olfactive, du genre de celle qui dirige les insectes vers les fleurs, ou dans d'autres circonstances de leur vie habituelle. Au surplus, dans les expériences du naturaliste de Sérignan, il n'est observé aucune rotation, mais des progressions en ligne droite, directement vers la boîte où se trouve la femelle. Les mâles amputés de leurs antennes peuvent aussi arriver au but ; mais, dans ce cas, ils semblent se diriger en suivant d'autres mâles non amputés.

Ici encore, on attribue à tort au chimiotropisme des actes que nous démontrons être le résultat d'une recherche volontaire dirigée par une sensibilité olfactive ou antennaire.

V. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous venons de relater un nombre assez important d'expériences et d'observations relatives au comportement des insectes en rapport avec diverses forces extérieures, principalement la température et la lumière. Deux théories se trouvent en présence pour en expliquer l'origine et le mobile ; une théorie mécaniste, celle des tropismes, suivant laquelle les actes volontaires des animaux sont considérés comme tout à fait accessoires, leurs mouvements d'orientation étant régis directement par l'action physico-chimique des forces extérieures ; et une autre théorie, vitaliste, anthropomorphiste, suivant laquelle la volonté est seule à diriger les individus dans leur comportement, indépendamment de l'action de ces forces. Suivant la première théorie, l'animal, par suite d'une action unilatérale des forces extérieures, est dirigé malgré lui dans une direction qui lui est imposée ; selon la seconde théorie, la direction suivie est recherchée par l'animal, qui poursuit un but.

Or, sur les nombreux cas que nous avons considérés trois seulement, où les insectes étaient en sommeil hivernal, remplissent les conditions requises par la théorie des tropismes, tandis que pour tous les autres, où les individus étaient éveillés, il nous a été possible de montrer que leur comportement était guidé par des actes volontaires, dus à un état de conscience.

Pour nous amener à ces conclusions, nous avons dû envisager la question à un autre point de vue que celui qui a été envisagé par les auteurs mécanistes ; c'est que l'insecte a vraisemblablement un intérêt à agir comme il le fait lorsqu'il est placé dans les lignes de force des excitants extérieurs ; c'est que, peut-être, il acquiert la

notion que telle action de ces forces lui deviendrait préjudiciable s'il lui restait assujetti, et qu'il cherche, par les moyens qui lui sont habituels, à fuir cet assujettissement ; c'est que, probablement, il est susceptible de marquer une préférence pour tel milieu qui paraît mieux lui convenir que tel autre, et d'agir en conséquence pour gagner ce milieu ; en un mot, c'est que les insectes sont des êtres doués d'une certaine intelligence, qu'ils mettent à profit.

Ce point de vue a été d'emblée écarté par les partisans des tropismes, sous prétexte qu'il n'est pas scientifiquement appréciable, et que nous n'avons pas les moyens d'établir d'une façon positive qu'un animal, qui ne soit pas l'homme, éprouve des sensations capables de diriger ses actes. Mais est-ce une raison, parce qu'un problème est difficile à résoudre, d'en négliger complètement la solution ? Est-ce envisager un sujet scientifiquement que de n'en étudier qu'un seul des côtés ?

Tout d'abord, la théorie des tropismes nous a obligé à démontrer expérimentalement une vérité que personne n'aurait mise en doute sans elle, à savoir que lorsqu'un animal se trouve en présence d'un excitant quelconque, il en éprouve une *sensation*, et que cette sensation est capable de lui faire faire les mouvements nécessaires en vue de s'approcher ou de s'éloigner du stimulus qui l'a produite, suivant que ce stimulus est désirable ou non.

Ainsi, nous blessons une chenille, qui aussitôt s'enroule sur elle-même ; nous ne croyons pas nous tromper en admettant que cet enroulement est le résultat d'une sensation de douleur ; or, une autre, de même espèce, placée en présence d'une source de chaleur, ou de froid, s'enroule également. Nous coupons une antenne à un Papillon au repos, et de suite il bat les ailes ; de même que dans le cas précédent, nous sommes pleinement en droit de conclure que le battement d'ailes qui suit la

section d'antenne a également pour mobile la sensation perçue ; or, son frère, placé au soleil ou en présence d'une source de chaleur, bat les ailes de même façon. Réveillez, en le piquant, un insecte endormi sur une table, et vous le verrez s'enfuir en marchant ou en s'envolant ; c'est également en marchant et en s'envolant qu'il s'enfuira dans l'ombre lorsque placé au soleil, ou qu'il s'éloignera d'une source thermique si celle-ci devient trop intense, ou contraire à ce qui lui est nécessaire. Et il en est de même de la plupart de nos expériences, qui nous ont montré que les insectes perçoivent une sensation de chaud ou de froid, de luminosité ou d'ombre, ou de n'importe quelle autre nature, puisque en présence de ces excitations extérieures ils réagissent de la même façon que vis-à-vis de la sensation produite par une piqure, une blessure ou une section d'antenne.

En conséquence, une sensation perçue par un insecte est capable de le diriger dans certaines conditions appropriées, en relation avec un excitant déterminé, et nous concluons que ce n'est pas cet excitant qui assujettit l'insecte contre son gré.

Maintenant, recherchons quelles sont ces conditions : elles sont multiples. Tout d'abord, il est excessivement rare qu'elles orientent l'individu dans une direction déterminée par rapport aux lignes de forces, ainsi que le veut la théorie des tropismes. Lorsqu'un insecte s'écarte ou s'approche d'un stimulus, c'est presque toujours n'importe comment, qu'il soit atteint par la force unilatéralement ou bilatéralement, qu'il la reçoive en plein dans les yeux ou par derrière. Non seulement le mode qu'il emploie varie dans une large mesure parmi les individus d'une espèce, mais il y a lieu de considérer les cas très nombreux d'indifférence absolue qu'affirment les sujets vis-à-vis de telle force ambiante.

En second lieu, nous devons remarquer que toujours, sauf dans les cas spéciaux où l'insecte est en sommeil hivernal, *l'orientation qu'il prend l'amène vers les seules conditions qui soient nécessaires au maintien de son existence, ou qui soient requises pour la marche satisfaisante de son ontogénie*. Ce fait a été admis par nombre d'auteurs ; du reste, il ne peut pas ne pas être général, car, sans cela, la vie aurait bien de la peine à subsister encore, étant donnée la lutte intense que doit fournir chaque organisme contre ses ennemis ou contre les divers facteurs de l'ambiance.

Il est vrai que les partisans de la théorie des tropismes ont voulu voir parfois une corrélation entre l'action directrice des forces extérieures et l'orientation vers le milieu le plus favorable ; par exemple, lorsqu'une larve, qui vit normalement cachée dans l'ombre, vient à en sortir, ce qui la place dans un élément désavantageux, l'action tropique de la lumière lui fait faire *de force* demi-tour, et la dirige malgré elle dans sa cachette. Mais est-ce bien certain que ce soit sous l'influence de cette action tropique que le retour au nid a lieu ? Nos expériences montrent que ce retour est dirigé par des actes volontaires.

En effet, cette orientation vers les conditions favorables ne peut en aucune façon dépendre d'une action tropique directe, car, ainsi que nous l'avons montré, de nombreux cas existent où deux individus *de même espèce* mais l'un d'été et l'autre d'hiver, ont chacun un intérêt diamétralement opposé en regard du même stimulus, l'un pouvant en accepter l'action, sans qu'elle lui soit préjudiciable, l'autre, au contraire, devant la fuir, sous peine que sa vie en soit compromise.

Examinons un de ces cas : un Papillon, *Vanessa io*, qui a deux générations en été et une en hiver, ne peut voler, c'est-à-dire assurer le maintien de son existence,

que s'il est exposé à une certaine élévation de température. Aussi, voyons-nous celui d'été fuir le froid et se diriger vers la chaleur. Quant à celui d'hiver, l'absence de mouvements dans les lieux froids et à l'ombre devient, par suite des nécessités requises par l'hibernation, son élément naturel ; celui-ci, en automne, fuit la chaleur et le soleil, pour s'orienter là où la température s'abaisse. Mais, au printemps, ce même insecte recherche le soleil et la chaleur.

Admettons, pour une fois, que ces Papillons soient thermotropiques ; puisqu'ils appartiennent à la même espèce, l'action tropique serait forcément identique sur ceux d'hiver comme sur ceux d'été ; en sorte que si l'espèce présentait, par exemple, un sens positif vis-à-vis de la chaleur, c'est la génération d'hiver qui disparaîtrait, et si, au contraire, le sens était négatif, c'est la génération d'été qui ne pourrait subsister. Or, les deux générations se perpétuent, adoptant chacune des conditions thermiques opposées.

Pour la lumière solaire c'est encore la même chose et nous observons avec une même espèce les générations d'été rechercher le soleil, ceux d'hiver, pour lesquels l'existence à l'ombre est de toute nécessité, en fuir la lumière. Mais ceux d'hiver recherchent à leur tour la lumière, dès que le printemps est venu. Nous renvoyons au détail de nos expériences pour l'énoncé d'autres faits de ce genre.

Ainsi donc, voici déjà, résultant de nos recherches, trois objections à la théorie des tropismes ; il en existe une quatrième : c'est qu'un insecte placé entre un stimulus préjudiciable ou inutile et l'endroit où il trouvera ses conditions naturelles, s'oriente dans la très grande majorité des cas vers ces dernières, après avoir acquis préalablement la connaissance du stimulus. Ce phénomène a été mis en évidence dans des cas très nombreux

et il ne saurait y avoir de doute, en examinant le résultat des expériences qui le démontrent, que l'insecte est apte à *choisir* la direction qu'il prend et à se diriger volontairement.

Prenons un exemple parmi celles de nos expériences qui ont étudié le vol des Papillons vers la lumière artificielle. Voici un individu qui, lâché en face d'une lampe, s'y dirige, la visite d'une certaine façon, et puis s'en va. En voici un autre, de même espèce, qui est placé en face d'une lampe semblable, mais avec un bosquet dans le voisinage ; il néglige la source lumineuse pour se rendre en droite ligne là où il rencontrera ses conditions naturelles. Si la direction du premier individu provenait d'un assujettissement à la force lumineuse, le second devrait participer du même assujettissement : cependant, il n'en est rien. Voici des Papillons qui agissent d'une certaine façon au soleil ; placez-les dans l'obscurité et ils agiront de même. Voici d'autres Papillons qui cotoient un phare électrique sans s'y arrêter pour gagner un mur avoisinant ; ensuite, ils quittent le mur pour aller visiter la source lumineuse. Or, remarquons qu'en cotoyant le phare, ils répondent aux conditions requises par la loi des tropismes (éclairage unilatéral), ce qui ne les empêche pas de poursuivre leur course. Tandis que, sur le mur, ils ne répondent plus à ces conditions (éclairage bilatéral), et c'est précisément alors qu'ils se dirigent vers la lumière. Et constamment nous assistons à des contradictions de ce genre à la théorie de LOEB.

Or, le choix entre deux conditions, dont l'une, négligée, est représentée par un excitant pouvant avoir une action physico-chimique directe, et dont l'autre, acceptée, n'a d'autre puissance que celle de constituer les conditions habituelles, est absolument incompatible avec la théorie des tropismes.

En conséquence, ce sont des sensations et des actes

volontaires qui dirigent les insectes dans leurs rapports avec les divers excitants constituant leur milieu, sensations qu'ils acceptent ou qu'ils repoussent, suivant qu'elles sont conformes ou non à ce que requiert leur ontogénie. Quelles sont-elles ? Elles sont de deux sortes : individuelles et spécifiques.

Les *sensations individuelles* guident les individus dans des cas spéciaux qui ne sont pas forcément habituels à la biologie de l'espèce ; ainsi, lorsqu'un Papillon s'oriente vers la lumière artificielle, il se peut que ses parents et ses ascendants n'en aient jamais eu connaissance, et le comportement de l'individu en regard de la source lumineuse, ainsi que le choix qui le conduit ensuite vers son milieu naturel, ne sauraient être considérés comme une habitude héréditaire ; il s'agit là d'actes volontaires, spontanés, individuels, nouveaux pour l'espèce, où l'insecte fait preuve de quelque faculté mentale personnelle, que nous pourrions comparer à de l'initiative.

Les *sensations spécifiques* sont de tout autre nature, car elles ont été ressenties dans des conditions semblables par tous les ascendants de chaque individu, à une époque correspondante de leur développement ontogénique. Ce sont des sensations de cet ordre qui dirigent, par exemple, les insectes hivernants en rapport avec l'abaissement de la température en automne et son élévation au printemps, avec la recherche de l'ombre au début de l'hiver et du soleil à la fin de celui-ci. Elles constituent en quelque sorte des habitudes héréditaires ; c'est ce que CARL VOGT appelait l'instinct adaptatif (intelligence fixée par hérédité)¹.

Il nous reste à parler maintenant des cas exceptionnels où certains individus en sommeil hivernal se sont

¹ Nous avons précédemment développé quelques considérations relatives à cet objet (voir 50 et 51).

trouvés assujettis à l'action physico-chimique de la chaleur, absolument comme le veut la conception de LOEB; ils sont relatés dans les expériences n° 8 (p. 507 à 515), et nous en avons déjà tiré les conclusions qu'elles comportent à la fin du chapitre sur les « Réactions des insectes vis-à-vis de la température ». Nous pouvons les résumer ainsi :

Les Lépidoptères d'été acceptent l'élévation de la température, ceux d'hiver la fuient comme constituant un danger. Parmi ces derniers, nous considérons ceux qui sont en état de veille, qui quittent la source de chaleur d'une façon quelconque, au moyen d'actes volontaires; nous considérons ensuite ceux qui sont en état de sommeil journalier et de sommeil hivernal *incomplet*; ceux-là s'écartent péniblement du foyer calorifique en présentant un thermotropisme négatif. Les premiers peuvent encore fuir la source thermique, tandis que les seconds lui restent assujettis sans pouvoir lui échapper. Enfin, nous considérons encore ceux qui sont en sommeil hivernal *complet*, qui ne peuvent fuir le foyer calorifique, et qui effectuent diverses inclinaisons et rotations de leur corps, produites par une action directe et unilatérale. Ces derniers meurent sur place. Cette différence entre la réaction à l'état de veille et celle pendant le sommeil s'observe aussi bien pour des larves et des chrysalides que pour des Papillons; nous l'avons observée également vis-à-vis de la lumière solaire.

Il existe donc une gradation dans les réactions des Lépidoptères d'hiver vis-à-vis d'un agent thermique, depuis l'individu qui, éveillé et en pleine possession de ses facultés sensorielles et de ses moyens, réagit volontairement, de son plein gré, jusqu'à celui qui, complètement sous l'effet de la diapause, et privé, par conséquent, de sa volonté et de ses moyens, demeure dans la dépendance absolue des forces de cet agent. Entre ces deux

extrêmes nous trouvons des intermédiaires qui présentent à la fois le mode de réaction volontaire et le mode tropique.

Pourquoi seuls les individus en état de veille sont-ils capables d'échapper à l'assujettissement à la force thermique ? Leurs muscles, de même que leur anatomie et leur physiologie, ne sont cependant pas différemment conditionnés que lorsqu'ils sont sous l'influence du sommeil journalier ou du sommeil hivernal ; ce sont les mêmes animaux, appartenant à la même espèce et si leur constitution intime est influencée dans un cas par l'action extérieure pour produire certaines orientations, elle doit l'être dans l'autre également ; *or, elle ne l'est d'une façon effective que dans les cas de sommeil.*

C'est qu'une volonté, un état de conscience, des actes de nature psychiques, dépendant uniquement du système nerveux central, et ne pouvant avoir leur effet qu'en temps de veille, dominant, chez les insectes éveillés, l'action des forces extérieures ; *celles-ci agissent indubitablement chez les éveillés, mais leurs mouvements volontaires surpassent cette influence.* Que cette volonté, ces actes de nature psychique viennent à être amoindris (sommeils journalier et hivernal incomplet) ou annulés (sommeil hivernal complet) et l'animal est amené au rang de machine, sur laquelle agissent les forces extérieures comme sur la matière inerte.

Cette gradation entre les réactions des insectes endormis et celles des éveillés peut être comparée à la filiation qui existe dans l'échelle animale, en admettant toutefois qu'un animal endormi se trouve au point de vue de ses sensations et de ses facultés, à un degré inférieur qu'un même animal considéré en état de veille. Dès lors, nous sommes amené, par ces expériences, à envisager un parallélisme entre le degré de développement du système nerveux des animaux et leur aptitude à être assujettis

aux forces extérieures, cette aptitude devenant de plus en plus faible à mesure que l'on s'élève dans l'échelle zoologique. Cette notion serait du moins conforme à la méthode génétique ; elle expliquerait également, d'une manière mieux appropriée aux connaissances que nous avons acquises de la physiologie des animaux, les innombrables exceptions constatées à l'application des tropismes, et que cette théorie n'explique qu'imparfaitement.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ANDRÉ, E. *Quelques expériences sur l'hydrotropisme chez les Arthropodes*. Bull. Instit. nat. genevois XXXVIII 1909, p. 475-479.
2. BACHMETJEV, P. *Warum fliegen die Tagschmetterlinge nur am Tage und die meisten Nachtschmetterlinge in der Nacht*. Soc. entom. 1900, p. 171.
3. BOHN, G. *Contribution à la psychologie des Annélides*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 2, 1901-1902, p. 317-325.
4. — *Actions tropiques de la lumière*. C. R. Soc. Biol. Vol. 55, 1903, p. 1440-1442.
5. — *L'anhydrobiose et les tropismes*. C. R. Ac. Sc. Vol. CXXXIX, 1904, p. 809-811.
6. — *Périodicité vitale des animaux soumis aux oscillations du niveau des hautes mers*. C. R. Ac. Sc. Vol. CXXXIX, 1904, p. 610-611.
7. — *Théorie nouvelle du phototropisme*. C. R. Ac. Sc. Vol. CXXXIX, 1904, p. 890-891.
8. — *Les premières lueurs de l'intelligence*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 4, 1904, p. 419-435.
9. — *Les réceptions oculaires*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 5, 1905, p. 171-181.
10. — *Sur le phototropisme de l'Acanthia lectularia Fabr.* C. R. Soc. Biol. Vol. 60, 1906, p. 520-521.
11. — *Sur l'adaptation des réactions phototropiques*. C. R. Soc. Biol. Vol. 60, 1906, p. 584-585.
12. — *Observations sur les Papillons du rivage de la mer. Anémotropisme et phototropisme*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 6, 1906, p. 285-300.
13. — *Diverses manières dont les Papillons butinent sur les capitules des Eryngium*. Bull. Soc. ent. France, 1907, p. 12-13.
14. — *Le vol des Papillons*. Bull. Soc. ent. France, 1907, p. 25-26.
15. — *Les essais et erreurs chez les Etoiles de mer et les Ophiures*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 8, 1908, p. 21-102.
16. — *Les Tropismes*. C. R. VI^e congrès intern. Psych. Genève, 1909, p. 324-337.
17. — *Quelques observations sur les chenilles des dunes*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 9, 1909, p. 543-550.
18. CARPENTER, F. W. *Some reactions of Drosophila with special reference to convulsive reflexes*. Journ. of comp. Neurol. a. Psychol. Vol. XVIII, 1908, p. 483.

19. CLAPARÈDE, Ed. *Les tropismes devant la psychologie*. Journ. für Psychol. u. Neurol. Vol. XIII, 1908, p. 150-160.
20. DRZEWINA, A. *Les réactions adaptatives chez les Crabes*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. VIII, 1903, p. 235-255.
21. — *Contribution à la biologie des Pagures misanthropes*. Arch. zool. exp. Vol. XLIII, 1910, p. 2.
22. FAVRE, J.-H. *Souvenirs entomologiques*, 7^e série.
23. FAURÉ-FREMIET, E. *Organisation, fonctionnement et réactions individuelles chez les Cytozoaires*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 6, 1906, p. 305-334.
24. — *Tropismes et Protozoaires*. Rev. scient. 2^e sem. 1906, p. 567-568.
25. GIARD, A. *Sur l'éthologie des larves de Sciara medullaris*. C. R. Ac. Sc. I/1902, p. 1179-1185.
26. — *Pourquoi les Insectes de nuit sont-ils de préférence attirés par la lumière artificielle*. Feuille jeunes nat., 33^e ann. 1903, p. 202-203.
27. HARPER, E. H. *The behavior of the phantom larval of Corethra plumicornis*. Journ. of comp. Neurol. a Psychol. Vol. XVII, 1907, p. 435-455.
28. JENNINGS, H. S. *Reactions to localised Stimuli in Spirostomum und Stentor*. Amer. natur. Vol. XXXIII, 1899, p. 373-389.
29. — *Behavior of the lower organisms*. Columbia univ. Biol. Series N. Y., 1906, 366 pages. 144 fig.
30. — *Contribution to the study of the behavior of lower organisms*. Publ. of. Carnegie Inst. Washington, 1904, 256 pages, 81 fig.
31. — *The behavior of Paramecium. Additional features and general relations*. Journ. of comp. Neurol. a. Psych. Vol. XIV, 1904, p. 441-510, 17 fig.
32. — *Tropisms*. C. R. VI^e congrès intern. Psych. Genève, 1909, p. 307-324.
33. — *La méthode des « essais et erreurs » chez les animaux*. Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 11, 1911, p. 495-498.
34. JENNINGS, H. S. et CROSBY, J. H. *Studies on reactions to stimuli in unicellular organisms*. Amer. Journ. of Psychol., 1897-1902.
35. JOUSSET DE BELLESME. *Sur une fonction de direction dans le vol des Insectes*. C. R. Ac. Sc. Vol. 89, 1879, p. 980-983.
36. JULLIEN, J. *Chasse à la lanterne*. C. R. Soc. lepidopt. Genève. Vol. II, 1909, p. 14-15.
37. KELLOG, W. L. *Some silkworm moth reflexes*. Biol. Bull. Vol. XII, 1907, p. 152-154.
38. LALOY, L. *La théorie des tropismes et les manifestations vitales des organismes inférieurs*. Rev. scient., 2^e sem., 1906, p. 490-497.
39. LÖB, J. *Ueber Geotropismus bei Thieren*. Pflüger's Arch. f. gesam. Physiol. Vol. 49, 1891, p. 175-189.

40. — *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Organbildung bei Thieren.* Pflüger's Arch. f. gesam. Physiol. Vol. 63, 1896, p. 273-292.
41. — *Zur Theorie der physiologischen Licht- und Schwerkraftwirkungen.* Pflüger's Arch. f. gesam. Physiol. Vol. LXVI, 1897, p. 439-466.
42. — *La Dynamique des Phénomènes de la vie.* (Traduction par H. Daudin et G. Schaefer.) Paris, 1908, 407 pages, 64 fig.
43. — *Die Bedeutung der Tropismen für die Psychologie.* C. R. VI^e congrès intern. Psychol. Genève, 1909, p. 281-306.
44. LÖB, J. et MAXWELL, S. S. *Zur Theorie des Galvanotropismus.* Pflüger's Arch. gesam. f. Physiol. Vol. 63, 1896, p. 121-144, 1 pl. 3 fig.
45. MAREY, E. J. *Le mouvement.* Paris, 1894, 335 pages, 214 fig., 3 pl.
46. MAYER, A. G. et SOULE, C. G. *Some reactions of caterpillars and moths.* Journ. exp. Zool., 1906, p. 415-433.
47. MENDELSSOHN. *Ueber dem Thermotropismus einzelliger Organismen.* Pflüger's Arch. f. gesam. Physiol. Vol. LX, 1895, p. 1-271.
48. PARKER, G. H. *The Phototropism of the mourning-cloak butterfly Vanessa antiopa Lin.* Mark. Anniv. Vol., 1903, p. 453-469.
49. PERRAUD, J. *Sur la perception des radiations lumineuses chez les Papillons nocturnes et l'emploi des lampes-pièges.* C. R. Ac. Sc. I, 1904, p. 992-994.
50. PICTET, A. *Observations sur le sommeil chez les Insectes.* Arch. de Psychol. Vol. III, 1904, p. 337-356.
51. — *Des Diapauses embryonnaires, larvaires et nymphales chez les insectes lépidoptères.* Bull. Soc. lepid. Genève. Vol. I, 1906, p. 98-153, 7 fig.
52. — *Le vol des insectes autour des lampes.* Act. Soc. Helv. Sc. nat. Altorf, 1912, p. 227-230.
53. — *Le rôle joué par la sélection naturelle dans l'hibernation des Lépidoptères.* C. R. IX^e congrès Int. Zool. Monaco, 1913, p. 774-788.
54. — *Recherches expérimentales sur l'hibernation de Lasiocampa quercus.* Bull. Soc. lepid. Genève. Vol. II, p. 179-206.
55. — *Recherches expérimentales sur la résistance au froid et la longévité des lépidoptères à l'état adulte.* Bull. Soc. lep. Genève. Vol. II, 1913, p. 206-212.
56. — *Réactions thermotropiques chez les insectes.* Arch. Sc. phys. et nat. Vol. XXXVIII, 1914, p. 434-437.
57. — *Sur le prétendu hydrotropisme et géotropisme chez les insectes.* Arch. Sc. phys. et nat. Vol. XXXIX, 1914, p. 187-190.
58. PIÉRON, H. *Les réactions de l'Actinia equina.* Bull. Inst. génér. Psych. Vol. 6, 1906, p. 146-149.
59. — *Quelques observations sur les problèmes suscités par le vol des insectes.* Feuil. jeun. nat., 1908-1909, p. 236-241.

-
60. — *L'adaptation aux obscurations répétées comme phénomène de mémoire chez les animaux inférieurs. La loi de l'oubli chez la Limnée.* Arch. de Psychol. Vol. IX, 1910, p. 39-50, 1 fig.
61. RADL, E. *Untersuchungen über den Phototropismus der Tiere.* Leipzig, 1903, 188 pages.
62. — *Einige Bemerkungen und Beobachtungen über den Phototropismus der Tiere.* Biol. centr. Bl. Vol. XXVI, 1906, p. 677-690
63. ROSE. *Sur quelques tropismes.* C. R. Ac. Sc. I, 1910, p. 1543-1545.
64. STANDFUSS, M. *Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler.* Jena. 1896, 392 pages, 8 fig., 8 pl.
65. YUNG, E. *Le sens de l'humide.* C. R. VI^e congrès intern. Psychol. Genève, 1909, p. 820-821.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
I. INTRODUCTION	
La notion des tropismes.	423
Historique	430
II. RÉACTIONS DES INSECTES VIS-A-VIS DE LA LUMIÈRE	
LUMIÈRE SOLAIRE	440
Insectes hivernants	442
Insectes de la génération estivale.	446
Le vol des insectes diurnes	449
Vols ascendants et descendants	451
Passage de la lumière à l'ombre	453
Cessation du vol le soir	455
Vol en plein soleil	456
Comportement des papillons hivernants.	460
LUMIÈRE ARTIFICIELLE	464
Insectes diurnes	464
Insectes nocturnes.	465
Le vol des Papillons de nuit autour des lampes.	466
CONCLUSIONS RELATIVES AUX FAITS ÉNONCÉS DANS CE CHAPITRE	487
III. RÉACTIONS DES INSECTES VIS-A-VIS DE LA TEMPÉRATURE	
Sensibilité des insectes à l'élévation et à l'abaissement de la température	491
Réactions des insectes d'été et des insectes hivernants.	497
Réactions des lépidoptères à l'état de veille et de sommeil.	504
CONCLUSIONS RELATIVES AUX FAITS ÉNONCÉS DANS CE CHAPITRE	515

	Pages
IV. RÉACTIONS DES INSECTES VIS-A-VIS DE DIVERSES EXCITATIONS . . .	519
Pesanteur	519
Humidité	526
Agents chimiques	532
 V. CONCLUSIONS GÉNÉRALES . .	 535
Index bibliographique	545
