

**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  
**Kapitel:** I: Introduction  
**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:** 19.01.2026

**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<sup>r</sup> 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  $45^{\circ}$  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. JAQUES 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 reprises<sup>1</sup>.

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

---

<sup>1</sup> 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 DELAGE<sup>1</sup> 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

---

<sup>1</sup> 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 <sup>1</sup>.

## 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.

---

<sup>1</sup> Ces recherches ont été entreprises à la suite du VI<sup>e</sup> 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 !