

**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:** Conclusions générales  
**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:** 08.01.2026

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

## 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)<sup>1</sup>.

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

---

<sup>1</sup> 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.

---