

*que
sais-je?*

24/5/38

LES
TROPISMES
PAR **GASTON VIAUD**



**PRESSES UNIVERSITAIRES
DE FRANCE**

Ne

LES TROPISMES

4666

1605.

2054

DU MÊME AUTEUR

Recherches expérimentales sur le phototropisme des Daphnies. Etude de psychologie animale, Strasbourg-Paris, Publications de la Faculté des Lettres de Strasbourg et Société d'Édition « Les Belles-Lettres », 1938.

Le phototropisme animal. Exposé critique des problèmes et des théories, Strasbourg-Paris, Publications de la Faculté des Lettres de Strasbourg et Société d'Édition « Les Belles-Lettres », 1938.

L'intelligence, Paris, Presses Universitaires de France, coll. « Que sais-je ? », 1946.

Le phototropisme animal. Aspects nouveaux de la question, Paris, Vrin éd., 1948.

« QUE SAIS-JE ? »

LE POINT DES CONNAISSANCES ACTUELLES

=====
N° 482
=====

LES
TROPISMES

par

Gaston VIAUD

Professeur à la Faculté des Sciences de Strasbourg

DEUXIÈME ÉDITION MISE A JOUR



PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS

—
1968

VINGTIÈME MILLE

LES
TROPISMES

DÉPÔT LÉGAL

1^{re} édition 2^e trimestre 1951
2^e — 1^{er} — 1968

TOUS DROITS

de traduction, de reproduction et d'adaptation
réservés pour tous pays

© 1951, *Presses Universitaires de France*



PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE
106, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS

1968

UNIVERSITY MICROFILMS

INTRODUCTION

LA « QUESTION DES TROPISMES »

On appelle *question des tropismes* tout l'ensemble des problèmes de biologie, de physiologie et de psychologie qui concernent les réactions attractives et répulsives causées chez les Plantes et les Animaux par beaucoup d'agents physiques et chimiques. Ces phénomènes sont très complexes, et présentent une grande multiplicité d'aspects. Depuis soixante ans environ que Jacques Loeb a soulevé cette question et l'a présentée dans toute sa généralité en créant la notion de tropismes communs aux Végétaux et aux Animaux, de très nombreux chercheurs ont essayé de la résoudre. Ils n'y sont certes pas encore parvenus. Mais, de leurs travaux abondants, se dégagent maintenant des notions qui éclairent d'un jour nouveau tout le psychisme inférieur, aujourd'hui encore si mal connu, et qui sont du plus haut intérêt pour la philosophie biologique : car le domaine des tropismes et des réactions voisines est à la frontière indécise qui sépare la biologie et la psychologie, et son exploration ne peut manquer d'être profitable au progrès de l'une et l'autre sciences.

I. — Notions fondamentales et définitions

Les êtres vivants sont constamment soumis aux actions du milieu physique qui les entoure. Ils répondent par des réactions motrices qui peuvent être *non dirigées* ou *dirigées*. Parmi les réactions

du premier groupe, indiquons les *cinèses*, qui sont des mouvements au hasard provoqués par des excitations externes (par exemple, la *photocinèse*, ou activité motrice causée par la lumière). A l'autre groupe appartiennent les *Tropismes*. Ce sont des réactions de locomotion et d'orientation, causées par des agents physiques ou chimiques, l'organisme se courbant ou se déplaçant vers la source d'énergie externe ou en sens opposé. Les Tropismes se manifestent aussi bien chez les Végétaux que chez les Animaux. Par exemple, les tiges des Plantes poussent dans la direction de la lumière, et de très nombreux animaux sont attirés ou repoussés par les lampes brillant dans l'obscurité.

Souvent les Biologistes, et principalement les Botanistes, distinguent « tropismes » et « tactismes », réservant le premier terme pour désigner des réactions d'orientation non accompagnées de locomotion véritable (comme c'est le cas pour les Plantes et les Animaux fixés), et préfèrent appeler « tactismes » (ou « taxies ») les réactions d'orientation et de locomotion des organismes libres (Algues mobiles et la plupart des Animaux). Mais cette distinction ne concerne rien d'essentiel.

Un tropisme est le plus souvent désigné par un nom qui rappelle l'agent qui le provoque : le *phototropisme* est le tropisme causé par la lumière ; le *galvanotropisme* est causé par les courants électriques ; le *géotropisme*, par la pesanteur ; les *chimiotropismes*, par les actions chimiques des corps dissous dans l'eau ou diffusés dans l'air, etc. Quand un tropisme oriente ou conduit l'organisme vers le lieu d'où part l'excitation, on dit qu'il est *positif* ; il est *négatif* quand il se manifeste en sens opposé. Les Papillons de nuit présentent du phototropisme positif ; le Ver de terre, du phototropisme négatif.

II. — Position des problèmes

Les Botanistes, depuis de Candolle (1832), considèrent le phototropisme végétal comme une « réaction de croissance différentielle » : la courbure de la tige vers une lumière latérale vient de ce que le côté éclairé de l'organe croît moins vite que le côté à l'ombre. Les Zoologistes d'alors étaient loin de rapprocher des tropismes végétaux les réactions des Animaux à la lumière : ils pensaient qu'elles dépendent de quelque « besoin de lumière ». En 1889, la publication par J. Loeb d'un petit ouvrage, *Der Heliotropismus der Tiere...* (*L'héliotropisme, ou phototropisme, des animaux et son identité avec l'héliotropisme des plantes*), fit apparaître ces réactions sous un jour entièrement nouveau. L'animal se dirige vers la lumière parce que les excitations photiques reçues par la moitié éclairée de son corps augmentent l'activité des appendices locomoteurs de la moitié à l'ombre, d'où l'incurvation de sa trajectoire vers la source. L'animal, qui paraît « attiré » par la lumière, est donc simplement « phototropique » à la manière d'un Végétal. De telles réactions n'ont aucune finalité : l'animal va vers la lumière, même si son mouvement a des conséquences très défavorables : on voit les Papillons de nuit venir se brûler dans la flamme d'une lampe. Loeb étendit par la suite sa théorie à toutes les réactions dirigées des êtres vivants causées par des agents physiques et chimiques quelconques, et créa ainsi la *notion générale des tropismes*. Cette conception eut un grand retentissement, à cause de sa portée philosophique : elle heurtait en effet l'opinion générale des Psychologues pour qui la *loi de l'intérêt* est le principe fondamental de l'explication des comportements. (Voir les discussions au

Congrès international de Psychologie de Genève, 1909.)

Le principal adversaire de Loeb fut H. S. Jennings. Pour celui-ci, les comportements des animaux, même inférieurs, ont toujours des caractères adaptatifs ou « régulateurs » : ils évitent les conditions défavorables et se rassemblent dans les régions des conditions favorables. Leur conduite est une forme primitive de la « méthode des essais et erreurs ». Ils ne sont pour ainsi dire jamais mus passivement par les agents physiques et il est rare que leurs mouvements dépendent d'excitations inégales de récepteurs symétriques bilatéraux (1).

Depuis cette « époque héroïque », la question des tropismes s'est peu à peu transformée. D'une part, les Botanistes, grâce surtout aux admirables recherches de l'école d'Utrecht (F. W. Went, etc.) ont mis sur pied la théorie hormonale des tropismes végétaux (transfert polarisé des « auxines »). Les Zoologistes, d'autre part, après avoir minutieusement analysé, à la suite de Loeb, les phénomènes d'orientation axiale (par exemple, A. Kühn, 1919), se sont aperçus que le principal problème est celui du *sens* de la réaction, comme l'avait fait remarquer Jennings (cf. Rose, *op. cit.*, p. 397 : « L'essentiel dans le tropisme, c'est l'attraction ou la répulsion »). Actuellement, on tend à considérer l'attraction tropistique comme le fait d'une impulsion polarisée (G. Bohn, 1921-1941), ou d'une tendance de l'organisme entier, et non comme une combinaison de réflexes (Rose, *op. cit.*, p. 426 ; R. Chauvin, *Physiologie de l'insecte*, 1949). Quant à la répulsion, elle est sans doute une réaction adaptative d'évitement, selon les vues de Jennings. C'est pour essayer

(1) Pour plus de détails sur cette controverse, voir M. ROSE, *La question des tropismes*, 1929, et notre ouvrage de 1938 : *Le phototropisme animal*.

de faire « le point » de ces changements dans la question des tropismes que nous écrivons ce petit livre.

III. — Remarques méthodologiques

Avant d'entrer en matière, nous allons exposer succinctement quelques principes généraux de méthode auxquels nous aurons fréquemment recours par la suite.

1. « Cinétique », ou psychologie, et physiologie des réactions. — Les réactions sont des ensembles de mouvements, ayant des formes spéciales, et appartenant à des types plus ou moins généraux. Ces mouvements varient eux-mêmes, de manière caractéristique, en vitesse, en durée, en direction, en précision, etc., suivant les circonstances expérimentales où ils se produisent. L'étude de ces types d'action et des variations caractéristiques de leurs mouvements peut être appelée : *cinétique des réactions*. Cette expression est employée en ce sens par des Botanistes, elle n'est pas usitée en psychologie animale. Mais il est visible que cette « cinétique » constitue la base expérimentale de toute « psychologie des comportements », et nous pouvons donc tenir ces deux expressions pour pratiquement équivalentes.

D'autre part, les réactions des êtres vivants dépendent de mécanismes organiques : appareils sensoriels, système nerveux ou humoral, appareils moteurs. La détermination de ces mécanismes et la connaissance des lois de leur fonctionnement permettent d'expliquer ces réactions. C'est une étude *physiologique* : elle prolonge la cinétique des comportements et la complète.

En général, ce que nous connaissons le mieux dans les tropismes, c'est leur cinétique : de la plupart

d'entre eux, nous sommes encore incapables de donner une explication physiologique suffisamment précise. Malgré l'opinion commune, l'étude expérimentale des tropismes, au moins chez les Animaux, est, en l'état actuel des choses, plus du ressort de la Psychologie que de celui de la Physiologie. En conséquence, ce que nous chercherons surtout à établir dans cet ouvrage, c'est une *cinétique générale des tropismes*.

2. Critères objectifs des réactions adaptatives. —

Un des principaux problèmes de la « Question des Tropismes » étant de savoir si ces réactions sont adaptatives, il est nécessaire d'indiquer quelques critères permettant de reconnaître facilement de telles réactions dans l'expérience.

Une réaction est adaptative lorsqu'elle a pour fin de faire cesser la stimulation qui la provoque (Watson, von Uexküll, etc.). Ce principe est vrai non seulement pour les réponses à des stimuli externes (*réactions d'évitement* à des excitants nocifs ou gênants), mais encore pour des réponses à des stimuli internes (*réactions d'appétence* qui tendent à mettre fin à des besoins et qui peuvent être des réactions positives à des objets externes). De là les principaux signes auxquels on reconnaît une réaction adaptative : réaction d'évitement, elle présente tous les caractères voulus (forme, intensité, direction, durée) pour faire cesser l'action du stimulus ou conduire l'animal vers son *preferendum* (condition où l'animal reste au repos) ; réaction d'appétence, elle est caractérisée par la proportionnalité de son intensité au degré du besoin ou à la durée de la privation, par son appropriation à l'espèce du besoin, ou enfin par des signes de « recherche active » qui peuvent être clairs chez certains animaux.

CHAPITRE PREMIER

LE PHOTOTROPISME

De tous les tropismes, le phototropisme a été le plus étudié, tant chez les Plantes que chez les Animaux. Il est quasi universellement répandu dans les deux règnes. On le rencontre, sous des formes plus ou moins nettes, dans tous les groupes, sauf chez les Infusoires ciliés, qui ne présentent guère, semble-t-il, que des réactions photonégatives. Encore faut-il faire des réserves sur ce point.

Les Plantes et les Animaux fixés réagissent de la même manière à une lumière latérale, en se courbant positivement ou négativement (fig. 1). Ce sont des faits que Loeb avait mis en évidence. Les Végétaux

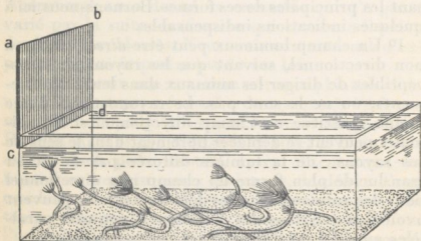


Fig. 1. — Vers spirographes réagissant phototropiquement comme des Plantes (Loeb)

mobiles (Flagellés verts en particulier) et l'immense majorité des Animaux répondent par du « phototactisme », s'orientant et se déplaçant vers la lumière ou vers l'ombre. Ces remarques simples montrent que les formes générales des réactions paraissent être les mêmes dans les deux règnes.

Les phénomènes phototropiques se produisent fréquemment dans la Nature, mais sous des aspects manquant souvent de netteté. Pour les observer dans de bonnes conditions il faut avoir recours à des expériences de laboratoire. Celles-ci n'altèrent pas les phénomènes, comme on le croit parfois à tort ; elles ne font que réunir les meilleures conditions de leur production et permettent ainsi de les observer avec rigueur.

La première de ces conditions est d'opérer en chambre noire, de manière à créer, au moyen des lumières d'expérience, des *champs d'excitation* physiquement définis. La forme de ces champs a une très grande importance, car les aspects des réactions obtenues en dépendent. Nous verrons chemin faisant les principales de ces formes. Bornons-nous ici à quelques indications indispensables :

1^o Un champ lumineux peut être *directionnel*, ou non directionnel, suivant que les rayons sont susceptibles de diriger les animaux dans leurs déplacements, ou ne le sont pas. Le rayonnement d'une lampe constitue un champ directionnel si les animaux peuvent se déplacer librement dans le sens de ses rayons ; de la lumière diffusée par un écran translucide plan forme un champ non directionnel pour des animaux dont les déplacements ne peuvent avoir lieu que dans des directions à peu près parallèles au plan du diffuseur ;

2^o Il peut présenter ou ne pas présenter de *gradients d'intensité* : dans le cas simple du rayonnement

d'une lampe le champ a un gradient ; il a deux gradients opposés si une lentille convergente placée devant la source concentre les rayons en une image réelle ; il n'a aucun gradient si la lentille fournit un faisceau cylindrique de rayons. Les champs non directionnels peuvent aussi avoir un gradient d'intensité : si on superpose à l'écran opale un prisme de verre rempli de gélatine colorée à l'encre de Chine, ou tout autre écran dégradé (voir fig. 11 et 13).

I. — Le phototropisme chez les Plantes

Pour étudier le phototropisme des Plantes, les Botanistes emploient de préférence des organismes dont les réactions de courbure sont très nettes et rapides : jeunes pousses et « coléoptiles » d'Avoine, de Maïs, de Tournesol, etc., sporangiophores de Champignons : *Phycomyces*, *Pilobolus*.

Les lois principales de la *cinétique* des courbures phototropiques des Plantes ont été peu à peu établies depuis le temps de J. von Sachs (1880). En 1929, Nuernbergk en a donné un ensemble qui n'a guère varié par la suite, sauf en ce qui concerne l'action des lumières colorées. Nous nous contenterons d'exposer les plus importantes de ces lois.

Pour obtenir une courbure sur une plantule d'Avoine, il n'est pas nécessaire de maintenir l'éclairement latéral jusqu'à ce que la réaction paraisse. Il suffit d'un *temps d'exposition* (bref si la lumière est intense), pour obtenir, après obscuration, au bout d'un certain *temps de latence*, le début d'une courbure. Le *temps de réaction* est la somme du temps d'exposition et du temps de latence. Si l'intensité lumineuse est très faible, l'éclairement peut ne déclencher aucune réaction décelable, quelle que soit sa durée. Il y a donc un *seuil absolu*

Que sais-je?

Collection dirigée par Paul Angoulvent

Derniers titres parus

1247. Le latin vulgaire (J. HERMAN).
1248. Le pH et sa mesure (Cl. ROCCHICCIOLI).
1249. L'Antarctique (A. CAILLEUX).
1250. Les noms des animaux terrestres (L. GUYOT et P. GIBASSIER).
1251. L'algèbre linéaire (J. BOUTELOUP).
1252. Le droit maritime (A. BOYER).
1253. Grammaire du grec (Ch. GUIRAUD).
1254. Le soufre (Cl. DUVAL).
1255. L'alpinisme (P. BESSIÈRE).
1256. L'investissement international (G.-Y. BERTIN).
1257. Cybernétique et biologie (A. GOUDOT).
1258. La chirurgie du cœur (Cl. d'ALLAINES).
1259. Le royalisme (Ph. du PUY DE CLINCHAMPS).
1260. Le foie et ses maladies (J. CAROLI et Y. HECHT).
1261. Les institutions monétaires en France (M. NETTER).
1262. Les régimes de retraite (J. FLESCHE).
1263. Les maladies parasitaires (H. GALLIARD).
1264. Le système bancaire français (J.-P. GAULLIER).
1265. Histoire de la langue anglaise (A. CRÉPIN).
1266. Le Directoire et le Consulat (A. SOBOUL).
1267. Les quasars (Ph. VERON).
1268. Le droit du travail (M. DESPAX).
1269. La théologie catholique (P. ADNÈS).
1270. Le calcul analogique (J.-J. GLEITZ).
1271. Histoire de la propagande (J. ELLUL).
1272. Le Togo (R. CORNEVIN).
1273. L'oxygène (Cl. DUVAL).
1274. La culture de tissus (J. VERNE et S. HÉBERT).
1275. Grammaire de l'arabe (G. LE-COMTE).
1276. Prestidigitation et illusionnisme (J. HLADEK).
1277. La réussite sociale (A. GIRARD).
1278. Grammaire du russe (J. VEYRENC).
1279. Les philosophes français d'aujourd'hui (P. TROTIGNON).
1280. L'Ancien Testament (Ed. JACOB).
1281. Histoire de la langue latine (J. COLLART).
1282. La cellulose (M. CHÈNE et N. DRISCH).
1283. La génétique des populations (E. BINDER).
1284. Le Pérou (O. DOLLFUS).
1285. Patois et dialectes français (P. GUIRAUD).
1286. La littérature grecque chrétienne (A.-M. MALINGREY).
1287. La musique concrète (P. SCHAEFFER).
1288. La culture d'organes (M. SIGOT).
1289. Le travail au XIX^e siècle (Cl. FOHLEN).
1290. L'arsenic et ses composés (R. DOLIQUE).
1291. L'athéisme (H. ARVON).
1292. Géographie du Japon (J. PEZEU-MASSABUAU).
1293. Les particules élémentaires (T. KAHAN).
1294. L'énergie solaire (R. PEYTURAUX).
1295. Crises et récessions économiques (M. FLAMANT et J. SINGER-KEREL).
1296. Les cristaux (R. HOCART).
1297. L'oscillographe cathodique (R. RATEAU).
1298. Sociologie des révolutions (A. DECOUFLÉ).
1299. Les malades et les médicaments (A. LE GALL et R. BRUN).
1300. Les isolants (Cl. HURAUX).

Participant d'une démarche de transmission de fictions ou de savoirs rendus difficiles d'accès par le temps, cette édition numérique redonne vie à une œuvre existant jusqu'alors uniquement sur un support imprimé, conformément à la loi n° 2012-287 du 1^{er} mars 2012 relative à l'exploitation des Livres Indisponibles du XX^e siècle.

Cette édition numérique a été réalisée à partir d'un support physique parfois ancien conservé au sein des collections de la Bibliothèque nationale de France, notamment au titre du dépôt légal. Elle peut donc reproduire, au-delà du texte lui-même, des éléments propres à l'exemplaire qui a servi à la numérisation.

Cette édition numérique a été fabriquée par la société FeniXX au format PDF.

La couverture reproduit celle du livre original conservé au sein des collections de la Bibliothèque nationale de France, notamment au titre du dépôt légal.

*

La société FeniXX diffuse cette édition numérique en accord avec l'éditeur du livre original, qui dispose d'une licence exclusive confiée par la Sofia – Société Française des Intérêts des Auteurs de l'Écrit – dans le cadre de la loi n° 2012-287 du 1^{er} mars 2012.

Avec le soutien du

