

LES TROPISMES ANIMAUX - LE PHOTOTROPISME

par

G. RICHARD

I. — DÉFINITION DU TROPISME

Un tropisme est un mouvement d'orientation effectué par un être vivant sous l'action excitatrice d'une source d'énergie quelconque, extérieure à l'organisme.

Ce mouvement est obligatoire. Il peut être suivi de déplacement ; dans ce cas, si le déplacement se fait vers la source, le tropisme est dit positif ; si le déplacement se fait en sens inverse, le tropisme est dit négatif.

Les sources d'énergie stimulantes peuvent être de diverses nature : lumière (phototropisme), pesanteur (géotropisme), eau (hygotropisme), température (thermotropisme), substances chimiques (chimiotropisme), etc.

De plus en plus, on tend à réserver le mot « tropisme » aux mouvements forcés des organismes fixés, alors qu'on emploie le mot « taxie » pour les organismes mobiles.

Le phototropisme est de tous les tropismes celui qu'on a le plus souvent étudié, ce qui ne signifie pas qu'il soit parfaitement bien connu. C'est surtout de lui que nous parlerons ici.

II. — EXEMPLES CONCRETS

Point n'est besoin de chercher très loin pour en trouver des manifestations : les pommes de terre qui germent dans une cave et qui dirigent leurs longues pousses vers le soupirail ; les poissons qui se laissent prendre par les pêcheurs de Banyuls, attirés par la lumière des *lamparos*, sont des exemples caractérisés de phototropisme.

Avant de passer en revue l'historique des idées sur le phototropisme, je voudrais montrer quels en sont les facteurs prin-

cipaux. Dans ce but, je vais exposer rapidement l'exemple classique cité par ROSE des réactions des nauplii à la lumière.

Prenons donc de jeunes nauplii de *Balanus perforatus* (communs en Méditerranée) et plaçons-les dans une cuve pleine d'eau de mer. Amenons cette cuve devant une fenêtre ou devant une source lumineuse artificielle.

Les larves se séparent en deux groupes dont l'un est localisé sur la face éclairée de la cuve, alors que l'autre se tient sur la face la plus éloignée de la lumière. On peut répéter l'expérience un grand nombre de fois, le retournement de la cuve amenant toujours un déplacement total des deux groupes, qui échangent leurs positions.

Tous les nauplii de Balanes montrent donc un net phototropisme, mais les uns sont négatifs, alors que les autres sont positifs.

Nous pourrions analyser un certain nombre de facteurs du phototropisme, en utilisant comme critère expérimental le sens de progression des jeunes Crustacés ou les possibilités d'échanges entre les deux groupes séparés par la lumière.

Nous mettrons ainsi en valeur l'importance de facteurs dépendant directement du stimulus (éclairage, temps, nature des radiations, direction du rayonnement, gradient lumineux) et de facteurs amenant un changement du phototropisme par modification de l'équilibre physiologique des animaux (température, concentration saline, substances chimiques, etc.)

Passons rapidement en revue l'effet de ces divers facteurs :

a) *Éclairément*. — On peut trouver un seuil de la réaction, mais pour un éclairément très faible. Au-dessous de ce seuil, les nauplii se déplacent comme à l'obscurité. Au-dessus, ils sont photopositifs. Pour les forts éclairéments, ils sont photonégatifs. Pour les éclairéments intermédiaires, on observe la séparation en deux groupes, telle que je l'ai décrite plus haut. Ce phénomène est dû au simple fait que le renversement du phototropisme ne s'opère pas pour tous les individus à la même valeur de l'éclairément. Ceci est extrêmement général en biologie, et surtout en tropismes. Le facteur individuel est bien loin d'être négligeable. Les animaux d'un même lot, choisis dans les conditions les plus favorables du point de vue d'une homogénéité possible, réagissent rarement tous suivant un plan identique.

b) *Temps.* — On observe que des échanges se produisent entre les deux groupes de nauplii de la cuve si l'exposition à la lumière se prolonge. En effet, certains Crustacés photo positifs deviennent photo négatifs et vice versa lorsque l'excitation dure quelque temps. Bientôt, il se produit un équilibre statistique dans la population, les nombres des renversements dans chaque sens étant égaux et cet équilibre n'est plus affecté par le temps.

c) *Nature des radiations.* — En principe, pour la plupart des animaux testés, et en particulier pour les nauplii de Balanes, le bleu, l'indigo et le violet ont le plus d'action. Le rouge n'a pas d'action. Les radiations de longueur d'onde moyenne ont des effets variables suivant les animaux.

d) *Direction du rayonnement.* — Je fais appel ici à des expériences réalisées par SPOONER sur un grand nombre d'animaux planctoniques. Lorsqu'on place des animaux photopositifs dans un faisceau lumineux, que ce faisceau soit parallèle, divergent ou convergent, les animaux se dirigent vers la source lumineuse. L'inverse se produit avec les espèces négatives. Nous reviendrons plus loin sur la valeur et l'importance de ces expériences.

e) *Gradient.* — Le gradient lumineux (expériences de SPOONER) joue un rôle moindre que celui de la direction du rayonnement, mais néanmoins on observe des agglomérations d'individus dans les zones les plus sombres du gradient s'ils sont photo négatifs, dans les zones plus claires s'ils sont photo positifs.

f) *Température.* — Plus elle est élevée, plus le changement du signe positif en négatif est rapide et facile à obtenir.

g) *Concentration en chlorure de sodium.* — Plus la quantité de sel est grande dans l'eau, plus les réactions positives se renforcent pendant que les négatives diminuent d'intensité.

Inversement, dans de l'eau de mer diluée, les nauplii positifs le sont moins fortement, alors que les négatifs le sont plus.

h) *Autres substances chimiques.* — Les substances chimiques se classent en trois groupes suivant leurs effets :

— Celles qui rendent les réactions positives plus nettes (sensibilisateurs : CO_2 pour les *Daphnies*) ;

— Celles qui rendent les réactions moins intenses (désensi-

bilisateurs : permanganate de potasse, acétone, etc., pour les nauplii) ;

— Celles qui sont sans action (acides nitrique et chlorhydrique, soude, glucose pour les nauplii).

Dans la nature, et bien souvent dans les conditions expérimentales, si on ne s'entoure pas de précautions extrêmement minutieuses, quelques-uns de ces facteurs peuvent jouer ensemble, si bien que l'analyse du tropisme se trouve très délicate. Il faut faire très attention à ce que les variations de l'éclairement ne fassent pas varier la température du champ expérimental ou que l'intervention d'écrans quelconques ne modifie pas la composition spectrale de la lumière émise.

Et maintenant que nous avons fait connaissance avec le phototropisme, essayons d'étudier les diverses théories explicatives qui se sont fait jour et de voir les classements possibles des différents modes de réaction à la lumière.

III. — THÉORIES ET CLASSIFICATION DES RÉACTIONS

PHOTOTROPIQUES

Dès la fin du XVIII^e siècle, les esprits curieux s'intéressèrent aux réactions des animaux à la lumière. Les « Mémoires » de RÉAUMUR sont justement célèbres. Il a assisté à la danse des Ephémères autour de sa chandelle ; décrivant scrupuleusement les phénomènes, il est arrêté par leur explication : un « amour » pour la flamme qui conduit au suicide par combustion lui semble quelque chose de monstrueux.

Tout aussi bon observateur que RÉAUMUR, Paul BERT a, de plus, le mérite d'avoir été un bon expérimentateur. Il s'est attaché spécialement à la question des lumières colorées. Ayant remarqué que ses Daphnies s'agglomèrent dans le jaune-vert, région du spectre qui nous paraît la plus lumineuse, il en déduit l'identité de l'organe photosensible des Daphnies et du nôtre. Il pense que les animaux recherchent la lumière qui leur permet de mieux voir, si bien qu'il n'existerait pas de lucifuges absolus.

GRABER introduit la notion de la valeur affective des lumières, celles-ci pouvant causer des impressions agréables ou désagréables. Mais surtout, c'est lui qui parle le premier de la possi-

bilité d'existence d'une sensibilité extra-oculaire d'ordre photo-chimique, peut-être plus importante que la sensibilité oculaire.

Tous ces auteurs et ceux de leur époque (TREMBLEY, LUBBOCK entre autres) répondent en termes anthropomorphiques aux questions « pourquoi? », qu'ils se posent constamment. Il leur paraît inconcevable que les réactions animales ne soient pas guidées par des « intérêts » momentanés, intérêts conçus au sens humain du mot.

La publication de l'ouvrage de J. LOEB « Der Heliotropismus der Thiere und Seine Uebereinstimmung mit der Heliotropismus der Pflanzen » (1890) va marquer une nette réaction contre les tendances anthropomorphiques. LOEB, de formation matérialiste, séduit par la simplicité des lois de l'héliotropisme découvertes par SACHS pour les plantes, cherche à expliquer le phototropisme animal avec le même canevas. Les lois de SACHS se ramènent à trois :

- Loi des excitations symétriques ;
- Loi de l'efficacité des rayons les plus réfrangibles ;
- Loi de l'excitation continue à intensité constante.

LOEB construit sa « Théorie mécaniste » en partant d'un certain nombre de postulats. Il admet l'idée de la symétrie fondamentale des organismes : symétrie interne, symétrie des récepteurs sensoriels et des organes locomoteurs.

D'autre part, il suppose que les excitations périphériques déterminent des contractions toniques dans les muscles locomoteurs, contractions proportionnelles à l'intensité de l'excitation.

Pour LOEB, enfin, les animaux possèdent une polarité dans le sens antéro-postérieur, qui commande le sens des mouvements de déplacement.

Partant de ces idées, LOEB démontre que les tropismes (il réduit d'ailleurs les tropismes aux seuls mouvements d'orientation dans le flux stimulant) sont des mouvements forcés, non adaptatifs ; l'animal serait orienté par les lignes de force du champ énergétique dans lequel il est placé ; les deux facteurs principaux de cette orientation étant la direction des rayons et la symétrie de l'organisme.

En définitive, un animal quelconque mis dans un champ de lignes de forces tendra toujours à se placer de façon que ses récepteurs symétriques soient également excités.

A l'appui de sa théorie, LOEB a construit une machine dont les mouvements étaient commandés par l'intermédiaire de relais actionnés par 2 cellules photoélectriques symétriques. Effectivement, cette machine se dirigeait parfaitement dans un champ lumineux.

Plus tard, et en collaboration avec ses disciples (BOHN en particulier), LOEB fut obligé de modifier quelque peu sa théorie primitive trop stricte devant la diversité des phototropismes.

Il rejeta toutes les réactions qui ne correspondaient pas à sa définition des tropismes dans la catégorie des « réactions à la sensibilité différentielle ». Un certain nombre d'animaux, pour LOEB, semblent se guider sur les différences de l'intensité lumineuse dans les régions traversées. Ces variations déclencheraient des réflexes de recul suivis d'une nouvelle progression dans un sens différent, ceci jusqu'à l'arrivée dans une région où les excitations ne se produiraient plus.

Le principal adversaire de LOEB fut JENNINGS. Ce dernier accumula un grand nombre d'observations rigoureuses sur les réactions des Protozoaires aux substances chimiques. JENNINGS constate que les Protozoaires répondent d'abord par un mouvement de recul à toute excitation; ils pivotent, puis se remettent à nager, mais dans la nouvelle direction où le pivotement les a amenés. Si l'animal rencontre alors à nouveau la substance excitante, le même phénomène se produit. S'il ne la rencontre pas, il continue sa marche. Ces mouvements (« avoiding reactions » de JENNINGS) amènent la formation d'agglomérations de Protozoaires dans les zones d'excitation nulle.

Etendant sa théorie aux autres tropismes et en particulier au phototropisme, JENNINGS pense que les réactions des animaux sont des réflexes moteurs causés par les variations de l'intensité lumineuse. Le phototropisme serait dû non à des causes physiques propres au stimulus, mais à des facteurs physiologiques dépendant soit de l'espèce animale, soit de son état passager. Ceci expliquerait facilement les changements de signe des réactions pour un même individu suivant l'éclairement stimulant. En définitive, toutes les réactions, positives et négatives, seraient adaptatives et conduiraient l'animal dans la région optimale pour ses conditions de vie.

JENNINGS a soulevé beaucoup de critiques lorsqu'il a essayé d'étendre sa théorie au comportement général, car il a fait usa-

ge de notions psychologiques dépourvues de l'objectivité qui avait présidé à son travail expérimental. C'est sous cette dernière forme que sa théorie est restée (théorie des essais et erreurs).

Dans le cadre de cet article, je ne peux m'étendre sur toutes les modifications apportées aux théories de base des tropismes par les divers chercheurs.

Toutefois, il faut parler des recherches d'Et. RABAUD et de G. VIAUD, qui ont fait faire un grand pas à la connaissance des tropismes.

Pour RABAUD, attraction et répulsion sont également impératives : les animaux ne peuvent pas s'y soustraire. Les réactions positives ne sont certainement pas adaptatives. Pour les réactions négatives, RABAUD ne croit pas à une différence de nature avec les positives : « Il faut renoncer à une distinction radicale que rien n'appuie. On peut seulement dire, pour le moment, que le tropisme négatif n'est pas, quant à l'orientation des mouvements, exactement symétrique du tropisme positif. Mais ce qui les sépare n'est pas une différence de nature. » (RABAUD 1949).

RABAUD s'oppose donc à JENNINGS, mais il n'est pas pour cela d'accord avec LOEB. En effet, il pense qu'on ne peut pas assimiler les tropismes au tonus. Les réflexes toniques déterminent une contraction légère et permanente des muscles (réflexes de posture), alors que les réflexes moteurs, rapides et brefs agissant sur des muscles en état de tonus sont des réflexes cloniques. Je n'insiste pas sur les preuves expérimentales de cette identification des tropismes aux réflexes cloniques. Je renvoie à la dernière mise au point de RABAUD (1949).

VIAUD est absolument catégorique et il sépare nettement les deux réactions positives et négatives. Ces dernières sont pour lui adaptatives et de nature toute différente des réactions positives (c'est à ces dernières seules qu'il réserve le nom de phototropisme).

Moyennant quoi, il faut rendre grâce à VIAUD d'avoir contribué beaucoup à clarifier l'étude des déplacements positifs. Il aboutit à une théorie psycho-physiologique et distingue trois facteurs internes du phototropisme :

— « La capacité photopathique qui désigne la manière dont les animaux supportent la lumière d'expérience et s'y adaptent...

— L'impulsion photokinétique qui désigne tous les effets locomoteurs produits par la lumière sur les animaux ;

— Le signe primaire positif, qui désigne une tendance latente à se tourner vers la lumière, tendance qui s'actualise dès que les conditions le permettent. » (VIAUD 1948).

VIAUD s'attache aussi à réhabiliter une notion mise en relief par GRABER : celle de la sensibilité dermatoptique. C'est une sensibilité extra-oculaire, par la peau. Ses récepteurs ne sont pas définis, mais leur maximum de sensibilité se situerait dans la région bleu-violette du spectre, alors que le maximum de la sensibilité optique est dans le jaune-vert.

Les expériences de SPOONER et de RICHARD en faisceau convergent démontrent que les réactions négatives ne sont pas d'un autre ordre que les réactions positives. Il est en effet difficile de soutenir qu'une réaction qui conduit un animal négatif dans la région de plus fort éclaircissement (point de convergence du faisceau) est adaptative. Ces expériences démontrent aussi l'importance de la direction du rayonnement et la faible valeur du gradient d'intensité dans les phénomènes d'orientation.

CLASSIFICATION DES RÉACTIONS PHOTOTROPIQUES

Devant la masse de faits récoltés par les divers chercheurs ayant étudié le phototropisme, il fallait opérer un classement pour faire le point. KÜHN (1929) se chargea de ce travail nécessaire et VIAUD (1938) modifia légèrement son travail.

Plus récemment, FRAENKEL et GUNN (1940) publièrent une classification très complète des tropismes. Je vais en exposer les plus grandes lignes.

Les réactions des animaux sont réparties dans 3 grandes catégories :

Cinèses ; taxies ; orientations transverses.

1° *Les Cinèses* sont toujours des réactions non dirigées, mais, selon le mode de progression, FRAENKEL et GUNN distinguent :

— Les *orthocinèses* où la vitesse de locomotion dépend de l'intensité stimulante ;

— Les *clino-cinèses* où le nombre de détours par unité de temps dépend de l'intensité de la stimulation.

2° *Les Taxies* sont des réactions dirigées. On les classe, en étudiant trois critères :

- L'obtention de l'orientation devant une seule source ;
- L'orientation devant deux sources lumineuses ;
- Les mouvements après ablation unilatérale des récepteurs. Ce classement aboutit à trois catégories :

— *Clinotaxie* où l'orientation sur une source est obtenue par comparaison des intensités qui se suivent dans le temps sur les récepteurs. Devant deux sources, l'animal s'oriente entre les deux. L'ablation unilatérale des récepteurs produit peu d'effet.

— *Tropotaxies* où l'orientation vers une source se fait par comparaison simultanée des intensités sur les récepteurs symétriques. Devant deux sources, l'animal s'oriente entre les deux. L'ablation unilatérale des récepteurs produit des mouvements de manège dans un éclairage uniforme. Pour les animaux positifs, les mouvements de manège se font avec le récepteur intact à l'intérieur. C'est le contraire pour les négatifs.

— *Télotaxie* où l'orientation est directe sans aucune déviation. Devant deux sources, l'animal ne se dirige toujours que vers l'une d'elles à un moment donné (il peut se diriger seulement vers l'autre immédiatement après). On n'est pas certain de l'effet de l'ablation unilatérale des récepteurs qui ne donne pas de résultats homogènes.

3° *Les orientations transverses* se font vers un stimulus suivant un certain angle. On y distingue :

— *La réaction du compas lumineux* où la locomotion se fait suivant un angle fixe par rapport aux rayons lumineux ;

— *La réaction dorsale (ou ventrale) à la lumière*, réaction non accompagnée de locomotion et qui amène l'animal à présenter toujours la même face de son organisme aux rayons lumineux ;

— *La réaction ventrale au sol* commandée par la pesanteur, qui oriente toujours la même face du corps vers le sol.

SOULAIRAC a critiqué la classification de FRAENKEL et GUNN, signalant que, à part la réaction du compas lumineux, les autres orientations transverses sont plutôt des réflexes de posture que de véritables tropismes. D'autre part, il ne pense pas qu'il soit nécessaire de détacher des autres taxies la réaction du compas lumineux.

IV. — CONCLUSION

Dans cette rapide revue des théories et de la classification des tropismes, et plus particulièrement du phototropisme, j'ai été amené à passer un peu vite sur certains points de détail qu'il pourra être intéressant de développer plus tard.

Néanmoins, j'espère avoir donné une vue d'ensemble de l'évolution des idées sur les tropismes, évolution qui s'est faite en quatre temps. Après l'ère des opinions anthropomorphiques de RÉAUMUR et Paul BERT, vint une époque d'explications mécanistes sous l'influence de J. LOEB. La théorie physiologique appartient à JENNINGS. Enfin, notre période est caractérisée par une orientation psycho-physiologique des interprétations générales.

Les positions sur le phototropisme positif sont maintenant assez nettes et les théories explicatives de VIAUD semblent devoir l'emporter. Par contre, la valeur des réactions négatives n'est pas bien fixée actuellement et je réserve quelques arguments à leur sujet pour la thèse que je termine actuellement sous la direction de M. le Professeur Pierre P. GRASSÉ.

(Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Paris).

BIBLIOGRAPHIE

Pour ne pas alourdir inutilement cet article, je ne mettrai dans la bibliographie que les ouvrages de base (*) et quelques-unes des publications les plus récentes. Le lecteur désireux d'avoir une bibliographie complète pourra, avec fruit, se reporter aux traités de ROSE, FRAENKEL et CHAUVIN.

ANDREWS. — Effect of heat on light behaviour of fish. *Trans. Roy. Soc. of Canada*, sect. V (biol. Sciences), 1946, 4°.

AUTRUM. — Über das Zeitliche Auflösungs Vermögen des Insektes auges. *Nachr. der Akad. der Wiss. in Göttingen. Math. Phys. K.L.*, 1948, p. 8-12.

(*) BERT (P.) — Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. *Arch. de Physiol.*, 1869.

BLUM (H.-F.), HYMAN (Ed.-J.), and BURDON (Th.) — Studies of oriented movements of animals in light fields. *Univer. Cat. Publ. Physiol*, 1936, 8.

(*) BOHN (G.) — Actions directrices de la lumière. Paris, Gauthiers-Villars, 1940.

BUDENBROCK (W. Von). — Mechanismus der phototropen Bewegungen. *Wiss. Meeresuntersuch. N.F. abt. Helgoland*, 1922, 15, p. 1-19.

- (*) CHAUVIN. — Traité de physiologie de l'Insecte, 1949.
- (*) FRAENKEL (G.) et GUNN (D.-L.) — The orientation of animals, Kineses, Taxes and Compass Reactions, Clarendon Press Oxford, 1940, 352 p.
- FOLGER (H.-T.) — The reaction of *Culex* larvæ and pupae to gravity, light and mechanical shock. *Physiol. Zool.*, av. 1948, 19, p. 190-292.
- FOXON (G.E.H.) — The reaction of certain mysids to stimulation by light and gravity. *J. Mar. Biol. Assoc.*, 1940, 24, (1), p. 89-96.
- GRASSÉ (Pierre-P.) — Le comportement animal. Cours à la Faculté des Sciences de Paris, 1948 (non publié).
- GRISON (P.) — Effet kinétique de la lumière et de son intensité sur quelques Chrysomélides à l'état d'insectes parfaits. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 1942, 67, p. 181-84.
- (*) GUILLAUME (P.) — La psychologie animale. Paris, Armand Colin, 1947.
- HEBERDEY (P.-F.) — Das Unterscheidungsvermögen von *Daphnia* für Helligkeiten farbiger Lichter. *Z. Vergleich. Physiol. Dtsch.* 1948, 31, p. 89-111.
- (*) HECHT (S.) — La base chimique et structurale de la vision. Paris, Hermann & C^o, 1938.
- HERTZ. — New experiments on colour vision in bees. *J. exp. biol.*, 1939, 16, p. 1-8.
- HOREN (W.-P.) — Effects of ultra-violet radiation on *Tenebrio molitor*. *J. econ. entomol. U.S.A.*, Juin 1947, 40, p. 433-4.
- JAHN (T.-L.), CRESCITELLI (F.) — The electrical response of the *Cecropia* moth eye. *Jour. Cell. and comp. Physiol.*, 1939, 13, p. 113.
- (*) JENNINGS (H.-S.) — Behavior of lower organisms, New-York 1926, 366 p.
- Tropismes. VI^e Congrès International de Psychologie, Genève, 1909.
- (*) KÜHN (A.) — Phototropismus und Phototaxis der Tiere. *Bethes Handb. norm. Path. Physiol.*, 1929, 12/1, p. 17-35.
- LHOSTE (J.) — Structures oculaires et phototropismes comparés de *Forficula auricularia* L. et de *Leptinotarsa decemlineata* Say. *Bull. Soc. Zoo. Fr.*, 1941, 66, p. 317-27.
- (*) LOEB (J.) — Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen, Würzburg 1890, p. 118.
- Forced movements tropisms and animal conduct. Philadelphie et Londres, 1918, p. 209.
- (*) MANQUAT (M.) — Les tropismes dans le comportement animal. *Thèse Faculté des Sciences de Nancy*, 1921.
- MARLIER (G.) — Recherches sur les organes photorécepteurs des Insectes Aptilotes. *Annales Société Royale Zoologique Belgique*. 1941, 72 (3-4), p. 204-236.

- (*) MAST (S.-O.) — Light and the behaviour of organisms, New-York, 1911.
- MILLOT. — Sens chimiques et sens visuel chez les Araignées. *Année Biologique*, janvier-mars, 1946.
- PARRY (D.-A.) — The function of the insect ocellus. *J. Exper. Biol, G.B.*, décembre 1947, 24, p. 211-9.
- (*) PIÉRON (M.) — La connaissance sensorielle et les problèmes de la vision. *Actualités scientifiques et industrielles*, Hermann, Paris. 1938.
- Psychologie zoologique. *Nouveau traité de psychologie*. 1941, 8.
- PONZ (F.) — Sobre el fototactismo de los rotíferos. *Rev. esp. Fisiol*, mars 1945, 1, p. 99-105.
- (*) PRECHT (H.) — Das Taxisproblem in der Zoologie. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, 1942, 156, p. 1-128.
- (*) RABAUD (E.) — Tropismes et comportement. *Revue Philosophique*, 1926.
- L'instinct et le comportement animal. 2 vol., Coll. Armand Colin, Paris, 1949.
- RAMACHANDRARAO (T.) — Visual responses of mosquitoes artificially rendered flightless. *J Exper. Biol., G.B.*, 1947, 24, p. 67-78.
- (*) RÉAUMUR (R.-A.) — Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des insectes, Paris, 1734-1742.
- RICHARD (G.) — Rapports entre la phototaxie des Termites et l'éclaircissement qui la détermine. *C.R. Acad. Sci.*, 1948, 226, p. 356-7.
- Les réactions phototaxiques des Termites. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 1948, 10, p. 67-73.
- (*) ROSE (M.) — La question des tropismes. Paris, 1929, 469 p.
- SHIMA TAKAO. — Menotactic reaction of the whirligigbeetle. *Annot. Zool. Japonenses*, 1942, 21, p. 125-35.
- (*) SOULAIRAC (A.) — Classification des réactions d'orientation des animaux (tropismes). *Année biologique*, 1949, 53, p. 8-14.
- STEHR (W.-C.) — The activating influence of light upon certain aquatic arthropods. *J. Exp. Zool.*, 1931, 59, p. 297.
- SWARTZ (G.-E.) — The course of dark adaptation in the anterior ommatidia of *Eristalis tenax*. *J. Exp. Zool.*, 5 octobre 1942, 91 (1), p. 65-76.
- THEODORE (J.-L.), VERNER (J.-W.) — The spectral sensitivity of *Dytiscus fasciventris*. *Jour. New-York ent. Soc.*, 1948, 56 (2), p. 109-17.
- THIBAUT (C.) — Nouvelles recherches sur le rôle de la lumière dans l'équilibration des poissons. Eclaircissement monochromatique de la rétine centrale de la Carpe. *C.R. Soc. Biol.*, 1947, 141, p. 378-80.
- (*) VIAUD. — Le phototropisme animal. Exposé critique des problèmes et des théories. *Thèse de la Faculté des Lettres de Strasbourg*, 1938, p. 127.

- Le phototropisme animal. Aspects nouveaux de la question. Paris, Librairie J. Vrin, 1948, 98 p.
- WEISS. — Insects and the spectrum. *Jour. New-York Ent. Soc.*, 1946, 54, p. 17-30.
- (*) WIGGLESWORTH (V.-B.) — The principles of Insect physiology., Methuen and C^o, Londres, 1942, 434 p.
-