

EXPÉRIENCES ET REMARQUES CRITIQUES
SUR LES
SENSATIONS DES INSECTES
PAR
AUGUSTE FOREL

PREMIÈRE PARTIE

(Traduite librement des *Mittheilungen des Münchener entomologischen Vereins 1878* :
Forel, *Beitr. z. Kennn. d. Sinnesempfindungen d. Insecten*¹.)

Touchons en commençant quelques points importants qu'on a le plus souvent trop négligés.

4. Quand nous voulons juger des sensations des animaux inférieurs, nous ne trouvons d'abord aucune homologie morphologique entre leurs organes des sens et les nôtres. Nous ne trouvons que des analogies provenant d'une certaine homologie de fonctions ou d'adaptation à un but analogue (convergence). — Cette analogie de fonctions ne peut être démontrée que par des expériences ou par des observations sur l'animal vivant. Il est donc absurde de vouloir conclure directement de ressemblances accidentielles entre la situation, la forme de certains organes chez les vertébrés et les insectes

¹ Je crois devoir reproduire telles quelles ces expériences que j'ai publiées en 1878 en allemand dans un journal à peine connu et qui a cessé d'exister au bout de 4 ou 5 ans.

à leur équivalence physiologique. C'est ainsi que PAASCH¹ et WOLFF² trouvent l'organe olfactif des insectes sur la ligne médiane du visage *parce que* le nez de l'homme est ainsi situé. WOLFF (l. c., p. 63) nomme même l'épistome « os nasal » et croit devoir faire remarquer l'absence de l'os intermaxillaire chez les insectes !

2. Les déductions physiologiques tirées d'analogies du même genre n'ont pas plus de valeur. Quand, par exemple, on dit (WOLFF, PAASCH, etc.) qu'une muqueuse humide est nécessaire à l'olfaction, ce n'est point prouvé. Nous savons simplement que l'organe olfactif des vertébrés est situé sur une muqueuse humide, et rien de plus ; nous ne savons pas sur quoi la sensation olfactive elle-même repose. Nous ne sommes de même pas autorisés à prétendre qu'une membrane tendue est nécessaire à l'ouïe.

3. Lorsque nous jugeons des sensations des animaux, nous ne pouvons rien présumer de leur qualité proprement dite. Ceci est surtout vrai pour les invertébrés dont les sens ne présentent aucune homologie morphologique avec les nôtres. Pour l'œil, le défaut ou la présence de certains appareils optiques peut nous permettre de conclure plus ou moins à la formation ou à la non-formation ainsi qu'à la grosseur, à la situation et à la netteté d'une image ; mais nous ne savons point *comment* cette image est perçue par le système nerveux. Nous pouvons par contre juger la manière dont l'animal réagit relativement à certaines irritations et conclure de nos observations : tel organe a la faculté de faire percevoir d'une certaine façon à l'animal tel phénomène physique ou chimique, la présence de tel objet ou de telle substance. Et ici nous sommes nous-mêmes dépendants de nos propres

¹ *Troschel's Archiv für Naturgeschichte*, 1873, Bd. 1, p. 248.

² *Das Riechorgan der Biene. Nova Acta der K. L. Car. deutschen Akad. der Naturforscher*, Bd. XXXVIII, Nr. 1, 1875.

sens et ne pouvons juger des détails minutieux que lorsque nous-mêmes nous sommes capables de percevoir ces détails, ce qui est surtout le cas pour les sensations visuelles. Nous pouvons ainsi démontrer par l'expérience si l'organe d'un animal distingue la lumière, les couleurs, le mouvement, la forme des objets, s'il les distingue de loin ou seulement de près, d'une façon nette ou seulement diffuse, etc. Pour l'ouïe il nous est déjà presque impossible de juger quelles différences l'animal perçoit dans la qualité des ondes sonores. Pour l'odorat nous ne pouvons que dire : tel organe procure à l'animal la connaissance de telle substance, de tel être, de tel objet, sans l'intermédiaire du son, de la lumière ni de l'ébranlement mécanique des milieux intermédiaires, à travers ces milieux, à telle distance, dans telles circonstances. Nous ne pouvons juger de l'odorat de l'animal que par les réactions qui font qu'il fuit ou recherche ce qu'il a ainsi perçu. On ne peut me démontrer d'autre définition de l'odorat ni de son organe chez les animaux inférieurs ; tout ce qu'on veut savoir de plus sont des hypothèses. Pour le toucher et ses variétés nous ne pouvons également juger que des réactions de l'animal à la suite du contact immédiat, des ébranlements mécaniques, des mouvements de l'air, de l'action de substances corrosives, de l'action de la température, etc. Nous ne pouvons juger de la douleur que par analogie probable (réactions de l'animal plus ou moins analogues aux nôtres) ; nous manquons ici absolument d'un critérium objectif, la sensation de douleur ne différant de celle du tact que par des qualités subjectives. Lorsqu'un animal peut distinguer les unes des autres diverses qualités des aliments au contact de la bouche, alors qu'il ne pouvait les distinguer ni à distance, ni par le tact, nous pouvons parler d'un sens du goût, sans l'avoir du reste bien démontré.

L'imperfection de ces définitions saute aux yeux. Il est donc fort possible, comme surtout LEYDIG l'a souvent relevé,

que certains animaux aient un sixième, un septième sens, sans que nous puissions le prouver, c'est-à-dire qu'ils aient une sensation subjective d'une qualité particulière pour un certain groupe d'irritations adéquates que nous ne percevons pas ou ne distinguons pas des autres. C'est ainsi qu'à part la vue et l'ouïe, il est possible que les insectes perçoivent les objets éloignés de deux ou trois façons subjectivement distinctes par des terminaisons nerveuses diverses, correspondant à des agents irritateurs physiques ou chimiques adéquats qui nous sont peut-être connus, peut-être encore inconnus. Nous sommes obligés de nommer tout cela odorat, n'en sachant pas plus et ne pouvant nous représenter d'autres sensations subjectives que les nôtres.

4. Certains observateurs soigneux comme DUGÈS¹, PERRIS², GRABER³ ont rendu attentif à deux fautes capitales dans la manière d'expérimenter, fautes qu'on voit continuellement répéter avec un aveuglement inconcevable. Premièrement, il est impossible de tirer des conclusions sur l'odorat des invertébrés de l'effet que leur produisent les substances chimiques dont les vapeurs ont une action puissante, telles que l'ammoniaque, le chloroforme, la térébenthine, etc., car ces vapeurs irritent directement les terminaisons des nerfs tactiles probablement d'une façon douloureuse, comme elles le font pour notre conjonctive. Il faut, au contraire, se servir des substances qui servent de nourriture à l'animal en question ou à ses petits, de toutes les substances qu'il a l'habitude de rechercher ou de fuir à l'état naturel, lors même que ce sont le plus souvent des choses inodores pour nous.

¹ Ant. Dugès, *Traité de physiologie comparée de l'homme et des animaux*, Montpellier et Paris, 1838.

² Ed. Perris, Mém. sur le siège de l'odorat dans les articulés. Extr. des *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, t. XVI, livr. 3 et 4, 1850.

³ Gruber, Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. *Denk-schriften der K. K. Akad. der Wissenschaften in Wien*, Bd. 36.

Notre mesure subjective n'a ici aucune valeur. Qui a jamais pensé à mesurer la finesse de l'odorat d'un chien avec du camphre ou de la térébenthine ? Et pourtant le chien nous est bien plus proche parent que les insectes !

Secondement, on ne doit pas confondre l'ébranlement des nerfs tactiles avec l'ouïe, comme Léon DUFOUR¹, PAASCH (l. c.), LANDOIS² et d'autres le font constamment, et comme LUBBOCK³ même l'a fait une fois. Pour éviter cela il faut, il est vrai, des expériences très soigneuses et je ne puis assez recommander à cet égard la lecture des expériences claires et précises de GRABER (l. c. à la fin)⁴.

5. Lorsque l'expérience a prouvé qu'un organe est le siège d'un sens, la démonstration anatomique d'un appareil

¹ Léon Dufour, Quelques mots sur l'organe de l'odorat et sur celui de l'ouïe dans les insectes. *Actes de la Soc. Lin. de Bordeaux*, t. XVI, livr. 3 et 4, 1850.

² H. Landois, *Thierstimmen*, Freiburg i. B., 1874, p. 124-134. Landois (*Archiv f. microsc. Anat.* v. Schulze, Bd. IV, p. 88) a aussi commis la première des fautes dont nous parlons.

³ Lubbock, On some points of the Anatomy of Ants. *The monthly microscopical Journal*, sept. 1877, p. 192-193. Lubbock cite ici quelques-unes de mes observations (*Fourmis de la Suisse*, p. 121) dont il croit pouvoir conclure contre moi que les fourmis entendent. Or toutes mes observations s'expliquent à mon avis fort bien les unes par la vue des mouvements, les autres par l'ébranlement de la base sous-jacente, en partie aussi par des attouchements rapidement communiqués. Je puis répondre à Lubbock que ce sont bien plutôt ses propres observations (*Linn. Soc. Journal*, V, XII, Observ. on Bees and Wasps), d'après lesquelles tout le bruit qu'il fit ne fut remarqué ni par les abeilles, ni par les guêpes, qui parlent contre son opinion actuelle (1878).

(P. S. 1885. Les remarquables expériences faites et publiées dès lors par Lubbock sont toutes venues à l'appui de mon opinion. Il a même essayé de diverses façons la production de sons imperceptibles pour nous par leur trop grand nombre de vibrations; les résultats sont toujours demeurés négatifs. Les divers hyménoptères n'ont jamais rien paru percevoir.)

⁴ P. S. 1885. Il est inconcevable de voir comment Graber a dès lors abandonné le terrain de ses propres expériences pour admettre sans contrôle les théories impossibles de Wolff.

nerveux terminal en cet endroit est une confirmation fort nécessaire de l'expérience. Un résultat négatif ferait avec raison douter de l'exactitude de cette dernière. Mais on doit se garder d'exagérer la portée des résultats positifs et surtout de conclure de la structure anatomique à la fonction. Il y a tant d'organes nerveux terminaux dans le corps des insectes, et ils sont si variés, tant par leur situation que par leur structure qu'on est toujours embarrassé de leur trouver un emploi. On m'accordera qu'on a avant tout le droit de prétendre que si tel organe nerveux terminal est vraiment le siège d'un sens il doit être plus considérable chez les insectes qui ont ce sens très développé et vice versa. Or, c'est là une des choses qu'on a le moins considérées.

Les appareils nerveux terminaux les plus constants et les plus importants des insectes sont constitués : 1. par les yeux à facettes, 2. par les antennes. Chacun de ces organes reçoit un nerf relativement énorme et à chacun de ces nerfs correspond un lobe spécial du cerveau (ganglion sus-oesophagien). Aucun autre nerf ne présente quoi que ce soit de comparable. Nous trouvons en outre des terminaisons nerveuses sensorielles, 3. dans les ocelles, 4. dans les palpes, 5. dans diverses parties de la bouche (langue, mâchoires, pharynx). Parfois on en trouve aussi dans les tarses, à la base des ailes, sur les côtés du corps, dans les tibias antérieurs, etc.

6. Suivant les familles, genres, espèces des insectes, le développement des divers sens est extrêmement différent. On voit même les contrastes les plus frappants, ce qui n'a point du tout été assez relevé. Certains insectes (libellules, par exemple) ne vivent presque que par la vue. D'autres sont aveugles ou presque aveugles et sont exclusivement flaireurs et tâteurs (insectes de cavernes, la plupart des fourmis ouvrières). L'ouïe est bien développée chez certaines formes (grillons, locustes), mais la plupart des insectes n'entendent pas ou entendent à peine. Malgré leur squelette chitineux

souvent si épais, les insectes ont presque tous le toucher extrêmement fin, surtout aux antennes, mais aussi ailleurs ; la plupart ont certainement aussi le sens du goût. Les chevilles paraissent s'orienter par le toucher et le goût.

Les publications parues sur le sujet qui nous occupe sont fort nombreuses, mais elles ne consistent pour la plupart qu'en dissertations théoriques, en hypothèses et, comme LUBBOCK (l. c. Obs. on Bees, etc.) le remarque fort bien, en copies nouvelles de quelques vieilles observations qui sont répétées partout sans contrôle depuis plus d'un siècle. Les observations qui suivent ne seront donc pas superflues.

VUE

Nous avons ici un agent adéquat d'irritation bien limité, la lumière, avec ses deux modifications : les couleurs et le mouvement des objets. Les insectes ont deux organes des sens pour la vue : l'œil à facettes et l'œil dit simple (ocelle). Disons d'abord quelques mots des recherches récentes importantes faites sur ces organes :

GRENACHER¹ a définitivement prouvé que les yeux à facettes et les ocelles dérivent d'un même organe, les premiers par sa multiplication, les seconds par la simple augmentation du nombre de ses éléments histologiques². Il a montré de plus

¹ Grenacher, Zur Morphol. u. Physiol. des facet. Arthrop.-Auges. *Nachr. v. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. a. d. G. A. Univ. zu Göttingen*, Nr. 26, 28. Dezember 1874. — Grenacher, Untersuch. über das Arthropodenauge im Auszuge mitgetheilt; Beilageheft z. d. *Klin. Monatsblättern für Augenheilkunde*, Mai-Heft, XV. Jahrgang, Rostock 1877.

² Grenacher fait remarquer que les ocelles n'ont pas toujours un siège morphologique différent de celui des yeux composés, que la puce par exemple a des ocelles en lieu et place des yeux à facettes. Je puis ajouter qu'il en est de même chez le genre de fourmis américaines *Eciton*.

que les yeux à facettes des divers insectes sont de structure fort différente les uns des autres et peuvent être ramenés à l'ocelle par toute sorte de formes intermédiaires. On croyait autrefois que toute facette d'œil composé avait un cristallin conique et un bâtonnet visuel central (Rhabdome) au milieu de sa rétinule. GRENAUCHE a prouvé qu'il n'en est point ainsi. Chez les hémiptères hétéroptères, les Némocères, les Coléoptères inférieurs, il n'y a pas de cristallin ; de plus, chaque cellule de la rétinule a, comme dans les ocelles, son propre bâtonnet. Malgré l'absence du cristallin, ses quatre cellules hypodermiques (*Matrixzellen*) existent dans chaque facette ; elles sont l'homologue de ce qu'on a appelé les « cellules du corps vitré » d'un ocellé. La rétinule de chacune des facettes de cet œil composé incomplet que GRENAUCHE a appelé *œil acone* correspond entièrement aussi à la rétine de l'ocelle. Enfin, GRENAUCHE a démontré que les cellules dites du corps vitré, du cristallin et la moitié périphérique (bâtonnet) des cellules de la rétine ne sont toutes que des cellules hypodermiques de la peau chitineuse modifiées, invaginées et détachées par étranglement, tout comme la cornée n'est que la peau chitineuse (cuticule externe) elle-même modifiée. — Chez l'œil à cristallin ordinaire (*œil eucone* de GRENAUCHE), le pigment qui isole chaque facette (chaque cristallin) l'un de l'autre n'offre qu'une ouverture d'une petitesse extrême à l'extrémité postérieure de chaque cristallin pour laisser passer le faisceau de rayons lumineux, et la rétinule de chaque facette ne consiste qu'en un nombre très limité de cellules (4 à 8). Les bâtonnets de l'extrémité antérieure de ces cellules sont soudés ensemble, forment un seul gros

Les ouvrières des espèces de ce genre ont en lieu et place des yeux composés un gros ocelle sphérique de chaque côté. Elles n'ont par contre pas d'ocelles sur le front. Les formes voisines de ces curieuses fourmis sont les unes aveugles, les autres pourvues d'yeux composés ordinaires (voy. fig. 5).

rhabdome, tandis que leurs extrémités postérieures se continuent dans les fibres du nerf ou lobe optique.

Ces faits rendent impossible la projection de la petite image renversée d'un objet sur la rétinule, même si la cornée en produisait toujours une¹. Et si même pareille image pouvait être projetée, les quelques éléments de la rétinule suffiraient-ils pour la recevoir, soit pour la transmettre au cerveau ?

Le problème physiologique a été résolu de la façon la plus remarquable par le physiologiste EXNER², indépendamment de GRENAHER. La concordance entière des résultats des travaux de ces deux auteurs partis de points de vue tout différents est la meilleure preuve qu'ils sont vrais. EXNER prouve que l'image produite par la cornée des facettes est détruite par le cristallin et que tout cet appareil ne sert qu'à concentrer autant de lumière que possible sur un point, savoir sur le pôle postérieur du cristallin, par la réflexion multiple des rayons lumineux. — EXNER calcule la réfraction, les foyers, etc., de la cornée d'une facette d'Hydrophile et montre que même si une image pouvait se former à travers le cristallin (ce qui n'est pas le cas), cette image se formerait fort en arrière de la rétinule. Puis il fait voir par des expériences que la sensation optique des mouvements est quelque chose de distinct de celle des couleurs, même chez l'œil humain, où elle a surtout lieu sur le champ périphérique latéral de la rétine, tout à fait indépendamment de la vue nette des objets. L'œil à facettes qui ne projette pas d'image sur un point d'une rétine, mais qui reçoit par ses nombreuses rétinules de la lumière sur beaucoup de points divers, sentira donc chaque mouvement d'un objet dans un

¹ Grenacher fait remarquer que les Hypérides, qui pourtant voient très bien, ont des cornées plates qui ne produisent aucune image.

² Dr Sigmund Exner, Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Aus dem LXXII Bde. der *Sitzb. der K. Akad. der Wissensch.*, III. Abth., Juli-Heft, 1875.

grand nombre de facettes au moyen de l'augmentation, de la diminution et du changement de qualité de la lumière dans chacune d'elles. Cet œil doit donc être très propre à voir les mouvements, vu le grand nombre des éléments dont l'état d'irritation est modifié au même instant par le mouvement d'un objet qui se trouve dans le champ visuel. Enfin, Oscar SCHMIDT¹, sans connaître les travaux de GRENAKER et d'EXNER, a fait dernièrement une remarque sur certains yeux d'arthropodes, démontrant l'impossibilité de la formation d'une image sur la rétinule à travers le cristallin conique.

EXNER et GRENAKER sont donc obligés d'en revenir tous deux à l'ancienne théorie de la vue en mosaïque de Johannes MÜLLER² : ce n'est pas chaque facette qui voit une image, comme avait cru le démontrer GOTTSCHE³, mais l'insecte perçoit une image plus ou moins nette de l'objet en forme de mosaïque par le fait que chaque facette reçoit une partie différente des rayons lumineux envoyés par l'objet (les rayons d'une autre portion de l'objet que celle qui envoie les siens à une facette voisine). Cela se comprend si l'on réfléchit que la rétinule au fond de chaque facette est placée comme au fond d'un tube à parois pigmentées ; les milieux transparents dits cristallin et corps vitré, ne pouvant y projeter d'image ne font qu'y concentrer les rayons du champ de vision de la facette.

Il s'ensuit nécessairement, comme J. MÜLLER (l. c., p. 373) l'a déjà dit, que puisque la netteté de la vue, la localisation des rayons lumineux, n'est rendue possible que par l'ensemble des actions séparées de chaque facette, c'est le nombre de ces facettes qui déterminera le degré de net-

¹ Oscar Schmidt, *Vortrag der Section für Zoologie in der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu München, 1877.*

² J. Müller, *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes*, Leipzig 1826.

³ Gottsche, *Müller's Archiv*, 1852.

teté. Puis : plus la facette sera petite et plus le cristallin sera allongé, moins la rétinule verra de rayons, mais plus petite (mieux localisée) sera la partie du monde extérieur d'où viendront ces rayons vus par une facette. Par contre, plus la facette sera grande et plus le cristallin sera court, plus sa rétinule recevra de rayons, et plus elle verra d'une façon intense, étendue et diffuse, c'est-à-dire moins nette et plus éblouissante sera la vue. Donc beaucoup de petites facettes diminuent l'intensité de la lumière, mais augmentent la faculté de localisation, c'est-à-dire la netteté de la vue. Lorsqu'en outre l'œil entier n'est point plat, mais fortement convexe, il peut recevoir de la lumière de points d'autant plus divers. Cela augmente le champ de vision commun, et il me semble qu'en outre dans ce cas un moins grand nombre de facettes verront à la fois les rayons du même point d'un objet. Ce dernier fait tendra à séparer plus nettement le champ de vision de chaque facette de celui des autres, ce qui me paraît devoir rendre la vue des objets plus distincte, si le nombre des facettes est assez considérable. Max SCHULZE¹ fait remarquer (EXNER) que les papillons qui volent de nuit ont les facettes plus grosses que ceux qui volent de jour, ce qui concorde avec ce que nous venons de dire. Pour voir, la facette a besoin d'un plus grand faisceau lumineux de nuit que de jour. Pour arriver au même résultat nous dilatons notre pupille. Les insectes nocturnes sont éblouis par la lumière du jour ; les insectes diurnes ne voient pas de nuit. Ni les uns ni les autres n'ont d'accommodation.

Si tout ce que nous avons dit est vrai, nous devons pouvoir prouver par l'observation que les insectes qui ont beaucoup de petites facettes et des yeux composés fortement bombés sont ceux qui ont la meilleure vue, car ce sont ces derniers qui ont aussi en général les cristallins les plus longs.

¹ *Die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insecten*, Bonn 1868.

Or, je puis le confirmer par mes propres observations, et confirmer de plus que les insectes voient surtout les mouvements. Il n'y a que bien peu d'insectes qui voient distinctement.

J'observai, par exemple, un jour une guêpe (*Vespa germanica*) qui, comme c'est l'habitude de cet insecte à la fin de l'été et en automne, faisait la chasse aux mouches sur la paroi d'un péristyle. Elle se jetait violemment au vol sur les mouches posées sur la paroi (*Musca domestica* et *Stomoxys calcitrans*) qui lui échappaient la plupart du temps. Elle continuait cependant sa chasse avec une persévérance remarquable et réussit quelquefois à attraper une mouche qu'elle tua, mutila et porta dans son nid. Chaque fois elle revint bientôt pour continuer sa chasse. Sur un point de la paroi était planté un clou noir qui avait justement la grosseur d'une mouche, et je vis *fort souvent* la guêpe, trompée par ce clou, se jeter dessus, puis l'abandonner aussitôt après avoir reconnu son erreur par l'attouchement. Cependant, elle était de nouveau induite en erreur par le même clou peu de temps après. J'ai fait souvent des observations analogues. On peut conclure avec certitude que la guêpe voyait un objet de la grosseur d'une mouche, mais sans distinguer les détails, donc qu'elle le voyait d'une façon indistincte. Une guêpe ne voit donc pas seulement les mouvements ; elle distingue aussi la grandeur des objets. Lorsque je mis des mouches tuées sur une table à portée d'une autre guêpe, elle vint les prendre, l'une après l'autre ainsi que des araignées et d'autres insectes de grandeur peu différente mis à côté. Par contre, elle laissait de côté les insectes beaucoup plus grands ou beaucoup plus petits mis parmi les mouches. Cette dernière expérience est très facile à faire et à utiliser pour tromper les guêpes en leur servant des objets inertes de la grosseur et de la couleur des mouches.

La plupart des entomologistes ont observé avec quelle

finesse et quelle sûreté les libellules, qui de tous nos insectes sont sans comparaison ceux qui voient le mieux, distinguent, poursuivent et attrapent au vol les plus petits insectes ; leurs yeux énormes et bombés sont aussi ceux qui, avec ceux des papillons de jour, ont le plus grand nombre de facettes¹. On en a estimé le nombre à 12000, à 17000, etc. Leurs chasses aériennes ressemblent à celles des hirondelles. Chacun peut facilement s'assurer soi-même, en essayant de les atteindre au bord d'un grand étang, combien les libellules s'amuseront à se moquer de lui en le laissant toujours approcher juste assez pour ne pas se laisser prendre (je parle des *Aeschna*, des *Gomphus*, des *Libellula*). On peut voir ainsi à quel point elles savent mesurer la distance et la longueur de leur ennemi. C'est un fait certain : les libellules (à moins que le froid ou le soir n'arrive) s'arrangent toujours à voler juste à la distance où l'entomologiste ne peut les atteindre et voient fort bien si l'on est armé d'un filet où si l'on n'a que ses mains ; on dirait même qu'elles mesurent la longueur du manche du filet, car l'on n'est pas moins déçu ainsi qu'ainsi. Elles éloignent leur vol précisément de la longueur dont on allonge son instrument, quelque peine qu'on se donne pour le leur cacher en le retirant et le jetant tout à coup. Je me permets, pour ce qui concerne la perception de la distance, de faire remarquer que la lumière partant d'un point atteindra d'autant plus de rétinules (de facettes) que ce point sera plus éloigné de l'insecte, ce qui doit rendre la vue d'autant plus diffuse que l'objet s'éloigne davantage, comme Johannes MÜLLER (l. c., p. 378) l'a déjà dit, vu que la même facette sera atteinte par la lumière d'un nombre d'autant

¹ Voir Meyer-Dür dans : *Mittheilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft*, vol. IV, n° 6, 1874, p. 320 et 337. L'auteur décrit les habitudes des Libellulides et leur bonne vue avec une grande vérité et une connaissance approfondie des faits. Je ne puis que confirmer ce qu'il dit par ma propre expérience.

plus grand de points différents. *Il est probable que cette particularité sert à l'insecte à mesurer la distance, et cela d'autant plus nettement que l'objet est plus rapproché (les angles variant plus).* Quiconque observe les papillons et les mouches verra du reste bientôt que ces insectes aussi peuvent mesurer la distance des objets qui ne sont pas trop éloignés d'eux.

1885. *Note.* Il me semble que nous pouvons ainsi nous expliquer d'une manière suffisante et satisfaisante la manière dont les insectes se rendent compte de la distance des objets qui ne sont pas trop éloignés. La netteté de l'image doit augmenter dans une progression régulière à mesure que la distance diminue. La qualité de l'irritation cérébrale transmise par les images visuelles varie donc d'une façon régulière (au point de vue du degré de netteté) suivant la distance. Cette variation est d'autant plus appréciable que la distance est plus courte et devient petit à petit nulle ou peu s'en faut pour les grandes distances. Or, on sait que ce sont les modifications régulières des irritations sensorielles dues à des modifications régulières correspondantes d'agents extérieurs qui permettent au cerveau de juger de ces dernières, ensuite de l'habitude acquise par l'individu ou de l'instinct acquis par l'hérédité des générations (dans les deux cas ensuite de la répétition des irritations adéquates).

Les contours des objets doivent donc avoir pour un insecte donné tel degré de netteté à une distance d'un mètre, tel autre degré de netteté bien plus grand à une distance d'un décimètre où les rayons partant de chaque point de l'objet atteindront le champ visuel d'un moins grand nombre de facettes, tandis que l'objet entier interceptera le champ visuel d'un plus grand nombre de facettes. L'éloignement agrandit le champ visuel de chaque facette tout en le confondant avec ceux de ses voisines. Grâce à cette différence, l'insecte donné pourra juger si l'objet est à un mètre, à un demi-mètre, à un décimètre, etc. Il en sera de même pour la perception des mouvements sur laquelle EXNER appuie beaucoup. Il suffira d'un déplacement d'autant plus minime de l'objet placé dans le champ visuel pour produire des modifications dans l'état des rétinules que cet objet sera plus rapproché, parce que les rayons que les différentes parties de l'objet envoient aux différentes facettes formeront entre eux des angles d'autant plus grands que la distance entre l'objet et l'œil sera plus courte. Donc l'insecte verra aussi les mouvements d'autant moins bien qu'ils seront plus éloignés. En somme nous pouvons admettre que les insectes ont tous la vue plus ou moins courte, mais graduellement, de sorte que plus les objets s'éloignent, plus ils deviennent nébuleux pour eux et vice versa. De

plus, leur vue doit être non seulement d'autant plus nette, mais en même temps leur vue relativement nette *d'autant plus longue* : 1^o que le nombre des facettes est plus considérable, 2^o que les cristallins sont plus allongés et l'œil plus convexe ; cela découle de ce que nous avons vu plus haut. Il est clair qu'il ne s'agit pas d'une myopie dans le sens de la myopie humaine, mais d'un degré relatif de netteté qui a son maximum droit devant l'œil. Chez l'homme et les vertébrés il se passe quelque chose d'analogue en ce sens que les objets en s'éloignant occupent une place de plus en plus petite dans le champ visuel et affectent par conséquent un nombre de moins en moins grand d'éléments de la rétine, ce qui rend la vue de moins en moins distincte. Mais la faculté de l'accommodation en fixant la vue distincte à volonté à des distances différentes nous empêche d'apprendre à utiliser le fait en question pour l'appréciation des distances. Enfin, l'œil à facettes doit remarquer, surtout à une certaine distance, de gros objets bien mieux que de petits objets, les premiers affectant un plus grand nombre de facettes que les derniers. C'est là un fait que j'ai constaté bien souvent chez les fourmis. Les petits objets, même en mouvement, ne sont perçus par elles qu'à faible distance, la facette sur l'axe de laquelle ils se projettent recevant outre les leurs trop d'autres rayons lumineux lorsqu'ils s'éloignent.

Les faits, autant qu'on peut s'en rendre compte par l'observation des mœurs des insectes, me semblent venir clairement à l'appui de cette manière de voir. Les insectes qui ont de grands yeux bombés avec beaucoup de facettes voient évidemment non seulement plus nettement, mais de bien plus loin que les insectes à petits yeux plats. Tout chasseur d'insectes m'accordera, par exemple, que les libellules et les papillons de jour le voient venir de bien plus loin que les coléoptères et les hyménoptères en général.

Les mâles et les femelles des abeilles et des fourmis se distinguent au vol. Il est rare qu'un individu perde l'essaim de vue ou manque celui qu'il poursuit au vol. Nous prouverons bientôt que l'odorat n'y peut être pour rien.

Dans toutes ces observations il est facile de voir que les insectes, sans posséder la faculté de l'accommodation, peuvent voir les objets à des distances différentes. Ceci corrobore de nouveau la théorie de MÜLLER ainsi que les résultats de GRENACHER et d'EXNER.

Il y a déjà longtemps que j'étais persuadé du fait que les insectes qui ont peu de facettes aux yeux voient très indis-

tinctement et je l'ai déjà dit à propos des fourmis¹. J'avais mis une grosse poignée de *Lasius fuliginosus* (fourmi des bois, habituée à l'ombre) subitement au milieu d'une allée par un soleil ardent. Je m'accroupis à peu de distance. Sans se concerter, et quoique le soleil de midi ne produisît pas d'ombre, toutes les fourmis se mirent aussitôt à se diriger sur moi les antennes levées (comme magnétisées par moi). Je reculai ; elles me suivirent. Je m'accroupis alors de l'autre côté de leur tas ; aussitôt elles se retournèrent pour se diriger de nouveau sur moi. Je changeai encore de position deux ou trois fois ; toujours elles me suivirent. Je m'éloignai alors doucement en suivant l'allée ; elles continuèrent à me suivre en ligne droite, en colonne, sans hésiter, jusqu'à cinq mètres de distance, sans s'inquiéter les unes des autres. Mais lorsque je vins à me diriger contre un bosquet voisin jusqu'à y toucher, une fois arrivées au bord, elles cessèrent de me suivre et y entrèrent. Je compris alors que les fourmis m'avaient pris pour un arbre ou quelque chose d'analogue qu'elles cherchaient à atteindre pour se soustraire au soleil. Les fourmis de ce genre n'aperçoivent pas de petits objets, à moins qu'ils ne se trouvent en mouvement et tout près de leurs yeux. On sait du reste que les mœurs des insectes, en particulier des fourmis qui n'ont que deux ou trois facettes à leurs yeux sont bien rapprochées de celles des insectes entièrement aveugles (*Ponera contracta*, par exemple).

Chez les fourmis, ce sont les mâles qui, comme je l'ai montré (l. c.) ont le plus grand nombre de facettes et en même temps les yeux les plus bombés. Ce sont eux qui doivent discerner et poursuivre au vol les femelles. Ces dernières qui ne vivent que très peu de temps dans les airs et n'y jouent qu'un rôle passif ont beaucoup moins de facettes et

¹ A. Forel, *Les fourmis de la Suisse, Nouveaux mémoires de la Société helvétique des sciences naturelles*, vol. XXVI, 1874, p. 118, 120, 121.

les yeux plus plats. Les ouvrières qui sont aptères et vivent toujours sur la terre ou même souvent la plupart du temps sous terre ont les yeux les plus pauvres en facettes et les plus plats. Ce fait concorde de nouveau avec les résultats anatomiques et physiologiques. Mais il ne faut pas oublier que, toutes choses égales d'ailleurs, le nombre des éléments histologiques dépend de la grandeur absolue du corps. Donc, le nombre des éléments d'une facette pouvant à peine varier dans l'œil eucone (le cristallin a toujours 4 cellules), c'est le nombre des facettes qui doit augmenter avec la taille de l'insecte. Il y a donc deux facteurs qui augmentent le nombre des facettes : l'acuité de la vue et la taille de l'insecte. Qu'on regarde plutôt le tableau suivant pour lequel j'ai compté les facettes aussi bien que j'ai pu :

	FORMICA PRATENSIS			SOLENOPSIS FUGAX			APHAEOGASTER BARBARA	
	grosse ouvrière	femelle	male	ouvrière	femelle	male	petite ouvrière	grosse ouvrière
Longueur du corps.....	9 mill.	10 mill.	10 mill.	2 mill.	6,5 mill.	4,2 mill.	4 mill.	12 mill.
Nombre des facettes...	600	830	1200	6 à 9	200	400	90	280

Il faut ajouter quelques mots pour bien juger de ces chiffres. La petite et la grosse ouvrière de l'*A. barbara* sortent également du nid et travaillent autant l'une que l'autre à la lumière, tandis que l'ouvrière du *Solenopsis fugax* vit presque toujours sous terre. Le mâle du *S. fugax* qui doit chercher sa femelle parfois fort haut dans les airs n'a que 400 facettes environ, donc moins que la grosse ouvrière de la *F. pratensis* qui n'a pas d'ailes, mais qui est plus grande. Cependant on aura peine à comprendre cette proportion si l'on ne fait pas la remarque que l'œil du mâle de *S. fugax* est hémisphérique, tandis que celui de l'ouvrière *F. pratensis*

est presque plat, puis que cette dernière fourmi est une des sortes d'ouvrières ayant la meilleure vue, sortant énormément et grimpant sur les arbres.

On peut observer comment les ouvrières de fourmis enfermées dans des appareils vitrés, surtout celles du genre *Formica*, voient à travers le verre tous les mouvements qu'on fait et y répondent en prenant leur posture de combat, c'est-à-dire en se perchant sur leurs jambes de derrière, en recourbant l'abdomen et en ouvrant les mandibules. Elles remarquent beaucoup moins les objets immobiles, mais elles peuvent aussi les apercevoir comme nous l'avons vu plus haut (*Lasius fuliginosus*). J'ai observé mille fois que les fourmis ouvrières qui voient relativement le mieux (*F. rufa* et *pratensis*, par exemple), passent continuellement à côté de leurs larves et de leurs cocons dispersés autour d'elles sans les apercevoir, quoiqu'ils soient situés dans leur champ de vision et qu'elles les cherchent avec grande patience. Un léger mouvement de l'objet fait qu'elles le voient, c'est-à-dire qu'elles voient un mouvement qui les rend attentives, et reconnaissent ensuite le cocon avec leurs antennes. Elles ne peuvent par contre apercevoir de très petites mouches parasites qui les poursuivent souvent, ni de très petites fourmis d'autres espèces ; elles s'irritent inutilement et mordent dans le vide, tant qu'elles ne peuvent arriver à les palper de leurs antennes.

Lorsqu'on observe attentivement une petite araignée sauteuse faisant la chasse aux mouches sur une fenêtre, on est étonné de voir combien sa vue est mauvaise ; elle n'aperçoit la proie qui se promène tranquillement devant elle qu'à deux ou trois pouces de distance, la cherche dans une fausse direction dès qu'elle s'éloigne un peu plus. Et lorsque la mouche se tient tranquille, cette petite araignée qui ne possède que des ocelles peut passer encore bien plus près d'elle sans la voir. Si les mouches n'étaient pas si stupides et si

imprudentes, elles ne seraient jamais prises. Qu'on enlève soigneusement à certaine araignée qui court par terre son gros sac blanc rempli d'œufs qu'elle porte sur le dos et qu'on le pose à deux ou trois pouces d'elle. Aussitôt elle se mettra à le chercher partout et l'on verra quelle peine elle aura d'ordinaire à le retrouver. Johannes MÜLLER (l. c.) croit que les ocelles servent à la vue des objets les plus rapprochés, ce qui semble plausible. Je ne puis rien affirmer de positif à ce sujet, car à grande proximité d'autres sens s'interposent et sont trop faciles à confondre avec la vue. Dugès (l. c.) trouve comme RÉAUMUR et Marcel DE SERRES¹ que chez les insectes qui ont des ocelles et des yeux composés la perte des premiers demeure presque sans effet, tandis que celle des seconds a de graves conséquences pour l'insecte. Je ne puis que confirmer cette opinion. Autant que j'ai pu en juger, les guêpes, les bourdons, les fourmis, etc., trouvent leur chemin dans les airs comme par terre, aussi bien après l'extirpation ou le vernissage des ocelles qu'au paravant.

Il en est tout autrement lorsqu'on vernit ou extirpe les yeux composés des insectes volants.

Le 2 octobre 1877, jour chaud, beaucoup de diptères, entre autres le *Calliphoria vomitoria*, le *Lucilia cæsar* et un autre Muscide volaient au soleil. Je me mis à leur vernir entièrement les yeux à l'aide d'un vernis opaque, puis je leur coupai les pattes antérieures pour les empêcher de brossette le vernis. L'effet de cette expérience souvent répétée fut presque toujours le même. Les mouches, posées par terre, ne s'envolaient plus. Jetées en l'air, elles volaient rapidement dans un sens, puis dans l'autre, de côté ou en bas pour finir par se heurter au sol ou au mur de la maison voisine.

¹ Marcel de Serres, *Mémoire sur les yeux composés et les yeux lisses des insectes*. Montpellier 1818.

Le mur comme le sol était si imprévu pour elles que la force de leur élan ne leur permettait jamais de se poser ; elles étaient toujours rejetées en arrière par le choc et tombaient à terre¹ où elles restaient alors tranquilles ou bien se débattaient un moment avec leurs ailes, ou bien encore se mettaient à marcher. Lorsqu'elles marchaient par terre, elles se comportaient comme des mouches normales, mais leur allure était un peu plus lente et plus hésitante. Cependant, lorsque j'avais relevé plusieurs fois une de ces mouches et l'avais relancée en l'air, après avoir examiné et au besoin reverni ses yeux, quelque chose de nouveau se produisait le plus souvent, parfois déjà après la 2^{me}, mais souvent seulement après la 4^{me}, la 5^{me} et même la 10^{me} répétition de l'expérience. La mouche qui, les premières fois qu'on l'avait lancée, avait toujours été se heurter au sol ou contre le mur, se mettait cette fois, après avoir volé d'abord en zigzags rapides, à partir directement en haut, en conservant la même direction, soit en volant tout droit, soit par une rotation en spirale, tantôt obliquement, tantôt verticalement, vers le ciel. Quoique j'aie de fort bons yeux, je finissais régulièrement par la perdre de vue. Je pus cependant suivre de l'œil à une assez grande hauteur de grosses *Calliphora vomitoria* qui sont particulièrement propres à cette expérience. J'obtins le même résultat, par le même procédé, avec un papillon (*Noctua gamma*) et un bourdon. Tous deux, après s'être lancés plusieurs fois contre le sol, finirent par s'envoler vers le ciel bleu et par y disparaître. Quand ces insectes voient, jamais ils ne volent vers le ciel, où ils deviennent trop vite la proie des oiseaux ; ils volent horizontalement entre les

¹ Cette expérience fait aussitôt comprendre que toutes les mouches qui par un vol rapide se dirigent vers un mur ou ailleurs et se posent adroitement, sans se heurter, doivent non seulement voir, mais encore nécessairement être en état de mesurer très exactement les distances à l'aide de leurs yeux à facettes.

arbres, les murs, etc. Leur cécité artificiellement produite peut seule expliquer ces singulières allures : jetés en l'air, ils sont instinctivement poussés à voler, mais ne voyant rien ils volent jusqu'à ce qu'ils viennent à se heurter à un objet, ce qui n'arrive pas quand ils volent en haut.

Ce printemps (1878), j'ai répété avec un résultat analogue ces expériences sur des hennetons. Seulement il est beaucoup plus facile de suivre en l'air ces gros insectes au vol lent. J'enlevai aux uns les deux antennes. Ils s'envolèrent au bout de mes doigts comme à l'ordinaire et atteignirent bientôt le feuillage d'un arbre où ils se posèrent ; je ne pus rien observer d'anormal dans leur allure. Je vernis les yeux des autres. Ceux-ci s'envolèrent aussi vite que les premiers. Mais une fois en l'air ils furent incapables de se diriger et volèrent tantôt en bas pour se heurter bientôt contre le sol et tomber, tantôt en haut, en spirale, comme les mouches aux yeux vernis, mais si lentement qu'on pouvait suivre tous les tours de spirale. Puis, entre temps, ils recommençaient à voler irrégulièrement, le plus souvent de telle façon qu'ils revenaient plus ou moins au point de départ¹. Souvent aussi ils allaient se heurter au mur de la maison et ils finissaient en général par tomber à terre, mais souvent au bout de plusieurs minutes seulement. Un seul de ces hennetons arriva par hasard dans le feuillage d'un arbre, se heurta plusieurs fois aux branches et aux feuilles, mais ne fut pas capable de s'y poser et finit par émerger, volant encore, de l'autre côté de l'arbre. Dès que j'enlevai le vernis des yeux de mes hennetons, ils recommencèrent à voler dans une direction voulue (c'est-à-dire vue) et à aller se poser dans le feuillage des arbres.

¹ M'étant perdu moi-même dans les champs au sortir d'un village, par une nuit absolument noire et une pluie battante, je marchai au hasard et me retrouvai au bout d'une heure au village d'où j'étais parti.

Je vernis aussi les yeux de divers hémiptères aquatiques (*Hydrometra lacustris*) qui se trouvaient à la surface d'un étang. Ces insectes, on le sait, rament à la surface de l'eau avec leurs pattes et sont aussi craintifs qu'agiles. Ils deviennent incapables de percevoir mon approche. Quoiqu'ils pussent se mouvoir sur l'eau aussi agilement qu'auparavant, ils se laissaient prendre comme des limaçons. — Ils ne se mettaient à ramer que lorsque je les touchais, tandis que leurs camarades non aveuglés s'ensuyaient à ma vue avant que j'eusse atteint le bord de l'étang.

Les guêpes et les bourdons auxquels on a verni ou enlevé les yeux s'envolent bien plus rarement en haut que les diptères. Ils se heurtent presque toujours à quelque objet voisin ou tombent. Lorsqu'on observe l'allure de tous les insectes ainsi aveuglés une fois qu'ils sont sur le sol, on la trouve bien différente de leur vol. Leurs mouvements sont plus lents, plus mesurés, mais ils trouvent plus ou moins bien leur chemin à l'aide de leurs antennes, de leurs palpes, de leurs tarses, selon que les sens de ces organes sont plus ou moins bien développés. Ils cherchent alors volontiers un trou pour se cacher (comme ils le font souvent la nuit). Des mouches, des guêpes, etc., aveuglées par le procédé ci-dessus et lâchées ensuite dans ma chambre ne volèrent plus jamais vers la fenêtre, comme lorsqu'elles voyaient, mais contre la paroi ou le plancher. Cela prouve qu'elles ne voyaient plus même de lueur. Il est clair que je ne parle que des expériences bien réussies. Si un coin de l'œil demeure non verni, les insectes voient encore un peu et se dirigent alors plus ou moins incomplètement.

Un genre de fourmis américaines, les *Eciton* (*Army Ant*, *Driver Ant*, *Tauoca*), nous offre un fait intéressant. Les espèces de ce genre ont une vie nomade, sont carnivores et chassent par grandes armées les insectes de toute sorte, d'autres fourmis, etc. Comme nous l'avons dit, la plupart des

Eciton ont deux ocelles en lieu et place des yeux composés ; mais quelques espèces sont aveugles. Tandis que les premières (*E. hamatum*, etc.) chassent de jour, en plein air, l'espèce aveugle *E. cæcum* Latr. (= *vastator* Smith.) chasse toujours, d'après BATES¹, dans des galeries couvertes qu'elle bâtit avec une rapidité incroyable à travers les chemins et les clairières, jusqu'à ce qu'elle atteigne quelque tronc pourri, etc., dans les cavités et fentes duquel elle trouve sa proie.

Les insectes qui ont de très gros yeux et qui sont essentiellement aériens (*Libellula*, *Tabanus*, *Bombylius*, papillons de jour, etc.), ont en général des antennes très peu développées et sont d'une ineptie complète dans l'obscurité. Ils osent à peine marcher de nuit. Chez d'autres insectes, comme les fourmis ouvrières, les yeux jouent un rôle subordonné. Ce sont là des insectes qu'on peut appeler *flaireurs* et *âteurs* (voir plus bas : extirpation des antennes). Ces derniers insectes travaillent sous terre ou par la nuit la plus profonde aussi bien que de jour, comme je l'ai observé souvent.

On sait que beaucoup d'insectes se jettent la nuit aveuglément au vol contre la lampe jusqu'à ce qu'ils se brûlent. On a souvent prétendu à tort qu'ils étaient éblouis. Nous devons d'abord réfléchir au fait que de vives lumières concentrées sur un point comme nos lumières artificielles, sont extrêmement rares dans la nature. La lumière du jour qui est la lumière des animaux sauvages n'est pas concentrée sur un point et les insectes sont habitués, lorsqu'ils sont dans l'obscurité (sous terre, sous l'écorce, sous le feuillage), et se dirigent vers la lumière à arriver à l'air libre où la lumière diffuse est partout. La nuit, lorsqu'ils volent vers une lampe, ils sont évidemment trompés, et leur petite cervelle ne peut

¹ Bates, *The Naturalist on the Amazons*.

arriver à comprendre cette nouveauté, cette lumière concentrée sur un point. De là les essais infructueux toujours renouvelés qui lancent ces innocents toujours de nouveau sur la flamme et finissent par les brûler. Quelques insectes domestiques qui se sont évidemment adaptés petit à petit dans la suite des générations à la lumière artificielle ne se laissent plus tromper par elle. Ainsi la mouche des maisons (*musca domestica*).

Les insectes de cavernes sont aveugles. Des arthropodes aveugles, par exemple une variété aveugle du *Gammarus puleanus* Koch, se trouvent dans les eaux souterraines et dans les grandes profondeurs des lacs où la lumière ne pénètre que faiblement¹. Les animaux exclusivement souterrains, ainsi certaines fourmis ouvrières, les taupes, etc., sont aveugles ou peu s'en faut. Nous voyons ainsi le nombre des facettes des yeux composés des fourmis ouvrières dites hypogées tomber à 30, à 6, à 4, à 1 et finalement à 0 (*Leptanilla Revelierii*, Emery et d'autres).

Par des expériences aussi ingénieuses que patientes, LUBBOCK (l. c. obs. on Bees, etc.) a démontré la faculté de la distinction des couleurs chez les abeilles et les guêpes. Il prit, par exemple, des disques égaux colorés en rouge, en jaune, en vert, en bleu, mit du miel sur un disque rouge et y plaça une abeille qu'il marqua avec de la couleur à l'huile. L'abeille vola à son rucher après avoir mangé, mais revint chaque fois qu'elle eut vidé son jabot et retourna toujours

¹ 1885. J'avais écrit « ne pénètre plus. » On sait maintenant grâce à M. Fol (*Communication faite à la Société helvétique des sciences naturelles au Locle*, août 1885) que la lumière pénètre dans l'eau plus profondément que le fond de presque tous nos lacs d'eau douce. Cependant elle ne peut dépasser 400 mètres dans la mer, tandis qu'on trouve certains animaux marins pourvus d'yeux à plusieurs milliers de mètres de profondeur. On a expliqué ce singulier fait par la phosphorescence d'un grand nombre d'animaux marins, phosphorescence qui doit illuminer ces grandes profondeurs.

au disque rouge. Alors LUBBOCK remplaça pendant son absence le disque rouge par un disque bleu couvert de miel et mit à côté un autre disque rouge identique au premier, mais sans miel. L'abeille alla toujours au disque rouge où elle ne trouva rien et ne fut absolument pas en état de trouver le miel sur le disque bleu qui était à côté. — Ce fait démontre en même temps le mauvais odorat de l'abeille. Les expériences de LUBBOCK variées et répétées de cent façons analogues ont montré que les abeilles distinguent toutes les couleurs et ne confondent souvent que le bleu et le vert, tandis que les guêpes réagissent à peine aux différences de couleur, mais remarquent d'autant mieux la forme de l'objet, la place où est le miel, de sorte que le changement des couleurs les désorientent à peine. De plus les guêpes ont l'odorat bien meilleur que les abeilles.

Des expériences de PLATEAU¹ semblent contredire ces remarquables résultats. PLATEAU chercha, sans y parvenir presque jamais, à tromper des insectes (abeilles, papillons, etc.), au moyen de fleurs artificielles fort bien imitées. Les insectes volèrent presque toujours à côté de ces objets d'art sans y faire attention. Sans parler de la moindre valeur de tout résultat négatif, il y a là divers éléments qui rendent l'expérience incomplète. Avant tout, il faut réfléchir, quelque exacte que l'imitation paraisse à nos yeux, qu'il est possible (et même probable) que les nuances et les formes soient distinguées par les yeux de l'insecte d'une façon qualitativement différente de la nôtre, de sorte qu'il perçoit des différences là où nous n'en percevons pas et vice versa. En outre, il n'est pas tenu compte de l'odeur, mais nous allons voir que l'odorat n'influence pas sensiblement le résultat de

¹ Plateau, *L'instinct, etc., mis en défaut par les fleurs artificielles?* Association française pour l'avancement des sciences. Congrès de Clermont-Ferrand, 1876.

ces expériences. Enfin, les expériences de LUBBOCK font voir à quel point les abeilles et les guêpes se tiennent volontiers aux voies et aux lieux qu'elles connaissent, de sorte que des fleurs nouvelles apparaissant tout à coup sont moins propres à les attirer que les vieux massifs auxquels elles sont habituées.

Un nid de bourdons que j'avais mis, il y a quelques années, sur une fenêtre de la façade d'une maison me fit voir quelle peine les bourdons qui revenaient de leurs excursions avaient à distinguer cette fenêtre des autres fenêtres de la façade. Surtout les premiers temps, ils volaient long-temps autour d'autres fenêtres avant de trouver la bonne. LUBBOCK (l. c.) raconte diverses observations analogues.

Le 1^{er} septembre 1877, journée à peu près belle après une longue pluie, beaucoup de bourdons (*Bombus terrestris*, *pratorum*, etc.), femelles et mâles, visitaient deux groupes de liserons rouges, blancs et bleus mêlés de quelques autres fleurs et situés de chaque côté de la porte d'entrée de l'asile des aliénés de Munich. Ces bourdons paraissaient fort affamés et visitaient surtout les liserons. J'en pris six ; je leur coupai les deux antennes à la base et les laissai s'envoler. Au bout de cinq minutes, l'un d'eux (un mâle) revint et visita huit à dix fleurs de liseron l'une après l'autre. Chaque fois il vola vers la fleur directement, sans hésiter une seconde. Je le repris, constatai de nouveau l'absence complète des antennes et le relâchai. Il ne fit cette fois qu'un circuit dans l'air et revint aussitôt aux liserons qu'il recommença à visiter comme auparavant.

Je pris alors d'autres bourdons et leur coupai avec des ciseaux tout le devant de la tête jusqu'aux yeux composés. Puis je sortis le reste de la lèvre inférieure retirée en arrière et l'extirpai encore avec le pharynx tout entier. J'avais ainsi enlevé toutes les terminaisons nerveuses de la bouche, de la langue et du pharynx, y compris les palpes. Or, d'après

WOLFF (loc. cit.), l'organe sensoriel du pharynx serait l'organe de l'olfaction, ce qui, nous le verrons, est faux. L'organe soi-disant olfactif de WOLFF était naturellement complètement extirpé et put être préparé sur la portion enlevée. De plus, l'extirpation du pharynx devait empêcher entièrement toute respiration de la tête telle que la décrit WOLFF (l. c.). Malgré cela, les bourdons ainsi mutilés volaient vivement, voyaient et mouvaient leurs antennes, ce qui n'aurait pu être le cas si leur tête avait été asphyxiée. — Je les relâchai et ils s'envolèrent. Deux d'entre eux, deux mâles, revinrent au bout d'un certain temps et recommencèrent, comme leurs confrères intacts, à voler de fleur en fleur. Mais ils ne demeuraient que peu d'instants dans chaque fleur, car, malgré leur faim, les malheureux, privés de bouche, ne pouvaient pas manger. Cependant ils n'en comprenaient pas la cause et n'abandonnaient chaque fleur que pour voler à une autre et recommencer leurs essais infructueux.

En même temps, plusieurs des bourdons privés d'antennes revinrent aux liserons, volant de l'un à l'autre avec plus de précision si possible que les bourdons intacts.

L'après-midi du même jour, j'opérai encore de nombreux bourdons des deux façons indiquées. Aucun ne revint.

Le 2 septembre il plut. Le 3 septembre, le temps était beau. Je retournai vers les liserons où je retrouvai plusieurs des bourdons, mâles et petites femelles auxquels j'avais coupé les deux antennes deux jours auparavant. Ils volaient de fleur en fleur avec une rapidité et une précision étonnantes.

Je saisissais alors quelques *Bombus pratorum* mâles qui visitaient très rarement les liserons et allaient presque toujours butiner dans les fleurs peu abondantes d'une véronique exotique bleue. Je leur coupai *les deux antennes, le devant de la tête et le pharynx* de la façon indiquée plus haut. L'un

d'eux, une fois relâché, ne fit qu'un tour en l'air, revint immédiatement aux fleurs et vola directement vers les véroniques. Il chercha vainement à y manger, allant de fleur en fleur et de touffe en touffe. Puis il essaya non moins vainement de quelques liserons et finit par s'en aller. Il se comporta exactement comme les opérés du 1^{er} septembre. Bien-tôt arriva un second *B. pratorum* doublement mutilé qui fit exactement comme le précédent et vola droit aux véroniques, mais n'alla pas aux liserons. Je le pris et constatai l'absence des deux antennes et du devant de la tête. Les petites femelles de bourdons opérées de même ne revinrent jamais. Il semble qu'elles avaient mieux conscience de leur mutilation que les mâles, car les ouvrières et les femelles sont toujours beaucoup plus intelligentes que les mâles chez les hyménoptères sociaux. J'ai aussi montré que le cerveau proprement dit (*corps pédonculés*) des fourmis ouvrières est beaucoup plus gros que celui des mâles, quand même ces derniers ont les seuls nerfs cérébraux (optique et olfactif) plus gros et la taille du corps plutôt plus grande chez l'espèce examinée (l. c.).

Je mutilai de la même façon plusieurs *Pollistes gallicus* (sorte de guêpe) qui visitaient des résédas. Ils se comportèrent exactement comme les bourdons. Quelques-uns revinrent, volèrent aussitôt aux résédas où ils cherchèrent en vain à manger.

Pendant ces expériences, dont je regrette la cruauté inévitable, et plus encore lorsque je coupai les antennes, à des guêpes et à des abeilles, j'observai ordinairement que la perte des antennes, loin de rendre ces insectes indécis dans leur vol, semble augmenter leur précision. Ils ne se balancent plus à droite et à gauche dans l'air avant de se poser, comme le font surtout le plus souvent les guêpes, mais ils volent en droite ligne vers un point et se posent immédiatement, comme les mouches et les libellules. La différence

d'allure avant et après l'enlèvement des antennes est surtout frappante chez les guêpes du genre *Vespa*. Tout cela me semble montrer que le balancement pendant le vol sert à ces insectes à flairer certaines substances avec leurs antennes. Ce serait pourquoi ce balancement est bien plus fort chez les guêpes qui flairent mieux et voient plus mal que chez les abeilles qui voient mieux et flairent plus mal. Cependant de nouvelles expériences sont nécessaires à ce sujet.

Les observations et les expériences ci-dessus montrent clairement que ce sont les yeux composés seuls qui dirigent tant les mouches que les papillons, les hannetons, les libellules, les bourdons, les guêpes dans leur vol, et les hydro-mètres dans leurs ébats si lestes à la surface des eaux. C'est avec cet organe seul que ces insectes distinguent au vol les couleurs, les objets (surtout lorsqu'ils sont en mouvement), les distances et qu'ils trouvent leur chemin dans les airs. Les odeurs, comme nous le verrons, sont capables d'attirer certains insectes ailés dans une certaine direction (par exemple la *Calliphora vomitoria* déjà citée), mais sans yeux ils ne peuvent trouver leur chemin au vol, tandis que nous venons de voir qu'après avoir perdu leurs autres sens principaux, entre autres celui de l'odorat, ils en sont encore parfaitement capables ; seulement, ils ne peuvent plus alors flairer de substances cachées. Enfin, les faits ci-dessus nous font connaître à peu près le degré de netteté de la vue chez quelques insectes ainsi que leur faculté de distinguer les couleurs (LUBBOCK), de voir de loin et de près et de mesurer les distances.

DEUXIÈME PARTIE

NOUVELLES ET ANCIENNES EXPÉRIENCES

Je n'ai pas grand'chose à modifier à ce que j'ai écrit en 1878. Il faut avant tout prendre note d'une découverte faite dès lors par LUBBOCK¹. Cet auteur a trouvé que les fourmis perçoivent les rayons ultra-violets du spectre que nous ne percevons pas ou presque pas. Il s'y est pris d'une façon très ingénieuse en utilisant la frayeur que les fourmis ont de laisser leurs nymphes à la lumière. Des fourmis, dans un nid artificiel, avaient placé leurs nymphes, grâce aux précautions de Lubbock, dans une case située sous un morceau de verre qu'on pouvait découvrir à volonté. Dès que l'on découvrait le verre, les fourmis emportaient les nymphes; dès qu'on le recouvrait elles les y reportaient, surtout quand un peu de chaleur s'y concentrat. LUBBOCK plaça alors ses fourmis dans une chambre rendue obscure et fit successivement passer sur le verre mis à découvert les différentes parties du spectre solaire. Les fourmis laissèrent les nymphes sous les rayons rouges, mais les enlevèrent sous l'action de tous les autres rayons du spectre, surtout sous celle des rayons violets, mais encore plus sous celle des rayons ultra-violets qui sont invisibles ou presque invisibles à l'homme. Lorsqu'à partir de l'obscurité l'on dirigeait la partie ultra-violette du spectre sur le verre, les fourmis enlevaient aussitôt les cocons. Des solutions transparentes pour nos yeux, mais qui

¹ Lubbock, *Ants, Bees and Wasps*, Londres 1882, p. 207 et suiv.

absorbent les rayons ultra-violets font aux fourmis l'effet de l'ombre. Ce fait est du plus haut intérêt général, car s'il ne démontre pas précisément un sixième sens, il prouve au moins que les fourmis perçoivent une variété de la lumière que nous ne percevons pour ainsi dire pas, tandis qu'elles paraissent ne pas percevoir le rouge que nous percevons¹.

Jusqu'à quel point les insectes perçoivent-ils la forme, c'est-à-dire la dimension et les contours de ce qui frappe leur vue. Il est bien évident qu'ils ne la perçoivent pas nettement comme nous, mais il me paraît indubitable qu'ils perçoivent les dimensions et *plus ou moins distinctement les contours des objets*, lorsqu'ils possèdent des yeux composés bien développés. Comment pourraient-ils sans cela mesurer les distances, se poser au vol avec une telle sûreté sur les objets, s'orienter si bien (retrouver à coup sûr telle pierre, tel coin de terre, tel morceau de bois) malgré la privation de l'odorat (comparer la première partie de ces expériences avec celles qui concernent l'odorat) ? L'expérience suivante faite avec la méthode de Lubbock me semble montrer que les guêpes et les bourdons distinguent la forme des objets, ce qui est du reste aussi l'opinion de Lubbock :

Je posai une guêpe (*V. germanica*) sur du miel placé sur un rond de papier blanc d'un peu plus de 3 centimètres de diamètre, le tout sur ma malle. Après s'être gorgée de miel, la guêpe partit puis revint bientôt directement au papier blanc et se gorgea une seconde fois de miel. Je remplaçai alors le rond de papier blanc par un rond identique, mais sans miel, et plaçai le premier rond avec le miel à côté, à

¹ Graber (*Sitzungsber. der math.-naturw. Classe der k. Akad. d. Wissensch.* Wien, Bd. LXXXVII, Abth. I, 1889) met en doute les résultats de Lubbock, et croit que la perception de l'ultra-violet a lieu par la peau. Il démontre par d'ingénieuses expériences que les vers et les tritons aveuglés perçoivent la lumière par la peau et font même des différences entre les couleurs.

deux pouces de distance. La guêpe revint, alla d'abord au rond vide (ancienne place), puis, n'y trouvant rien, s'éleva un peu en l'air, se balança deux ou trois fois, vit l'autre rond, y alla et se gorgea de nouveau de miel.

Je profitai de sa nouvelle absence pour mettre cette fois le miel sur une croix de papier blanc longue de $11 \frac{1}{4}$ cm. en tous sens et à branches larges de $2 \frac{1}{4}$ cm.

La croix et le rond sans miel furent placés près l'un de l'autre, de chaque côté de l'endroit où la guêpe venait de se repaître. Lorsque la guêpe revint elle chercha quelque peu et eut bientôt trouvé le miel. Je crus comprendre que la croix était trop peu différente du rond et je coupai des bandes de papier de 10 centimètres de long sur 8 millimètres de large.

Après le départ de la guêpe, j'enlevai la croix et je plaçai de chaque côté de l'endroit où elle avait été, à la même distance de ce dernier (un ou deux pouces), d'un côté le rond blanc sans miel, de l'autre une des bandes avec du miel. La guêpe une fois revenue vola droit au rond blanc où elle chercha longtemps en vain son miel. Puis elle alla chercher au milieu, sur le fond gris de la malle, là où avait été la croix, et ne trouvant rien s'envola. Mais elle revint bientôt chercha de nouveau sur le rond blanc, puis sur l'ancienne place grise, puis se mit à flairer en furetant de droite et de gauche si bien qu'elle finit par trouver le miel.

Je mis alors une autre bande étroite sans miel à côté de la précédente que j'enlevai, puis je plaçai le miel sur la grosse croix, de l'autre côté, à la même distance de l'endroit où la guêpe venait de manger. Cette dernière revint et vola droit à la nouvelle bande étroite. N'y trouvant rien, elle chercha et eut bientôt trouvé la croix.

Il est intéressant de voir cette même guêpe (elle n'amena aucune de ses compagnes) se souvenir chaque fois du papier sur lequel elle avait mangé à la dernière de ses visites, et en

juger *par sa forme et sa dimension*, car je remplaçai chaque fois le papier à miel par un autre papier coupé sur le même modèle.

Le lendemain ma guêpe revint manger deux fois de suite sur la croix laissée à la même place. Je la pris alors et lui coupai les deux antennes. Elle s'envola, mais revint manger une demi-heure après, toujours sur la croix que j'avais laissée à la même place. Après son départ je mis à côté de la croix une croix identique, mais sans miel, puis, de l'autre côté, une bande étroite avec du miel ; enfin j'enlevai la croix à miel. La guêpe revint, vola droit sur la croix, se posa juste au milieu (là où était le miel sur l'autre croix) et chercha vainement pendant assez longtemps. Alors, quoique privée d'antennes, elle se mit à chercher, se souvenant sans doute que les papiers blancs sur lesquels était le miel avaient déjà souvent changé de place et d'aspect¹.

Elle le trouva bientôt sur la bande étroite, non cependant sans avoir passé deux ou trois fois à peu de millimètres de distance sans le sentir, ce qui ne lui serait pas arrivé si elle avait eu ses antennes. Elle ne le remarqua que lorsque sa bouche vint le toucher.

Ayant trouvé le matin un bourdon (*Bombus*) un peu engourdi par la température encore fraîche, je le plaçai sur un rond peint en bleu et fourni de miel, placé sur ma malle dans ma chambre. Après s'être repu, il voulut s'envoler, mais ses ailes le trompèrent ; il tomba à terre et grimpa sur mon pantalon (noir) où je le laissai se promener un certain

¹ L'inconvénient de ces expériences est qu'on ne peut les répéter trop souvent sur le même insecte sans qu'elles perdent leur netteté et leur valeur. Il est clair que lorsqu'on change plusieurs fois de suite la forme du papier l'insecte se souvient avoir trouvé du miel tantôt sur une forme, tantôt sur l'autre. Il finira donc par ne plus guère se laisser tromper. Puis il faut être prudent, avoir du temps, ne pas effaroucher l'insecte, l'observer très soigneusement et noter aussitôt ses observations.

temps. Puis je mis son rond bleu devant lui ; il y grimpâ et mangea de nouveau. Je le reposai doucement sur la malle et bientôt après il s'envola, non sans faire plusieurs tours en l'air pour examiner la localité avant de la quitter, comme les bourdons font toujours en pareil cas. Au bout d'un certain temps mon bourdon revint voler vers la fenêtre, mais ne put arriver à retrouver la malle. Je sortis alors par une porte-fenêtre voisine de la fenêtre (sur la même façade). Le bourdon se trouvait justement là et se mit à voler vers mon pantalon qu'il parut reconnaître, car il se posa dessus et se mit à chercher. Je rentrai alors sans qu'il s'envolât d'abord. Puis il se mit à voler dans la chambre, vit sur ma table à écrire un rond bleu sans miel et se jeta dessus. Je le dirigeai alors sur la malle où il retrouva son miel. Après avoir mangé il s'envola, examina de nouveau la localité, puis partit dégorger son miel au nid. Dès lors il ne se trompa plus et revint plusieurs fois droit au rond bleu sur la malle. Je remplaçai alors le rond bleu par une bande bleue étroite avec du miel, comme dans l'expérience ci-dessus, et mis un rond bleu sans miel à trois pouces de distance. A son retour le bourdon vola droit au rond, quoiqu'il fût à une autre place. Mais il n'y fit qu'un tour et vint à la bande étroite où il se reput de miel. Je lui redonnai alors le rond à miel où il fit de nouveau plusieurs voyages. Deux heures plus tard je mis de nouveau la bande étroite avec du miel là où avait été le rond à miel et je plaçai le rond bleu sans miel à 6 centimètres de distance. Cette fois le bourdon arriva d'abord à la bande étroite (à l'ancienne place), mais s'y arrêta à peine, ne remarqua pas le miel et vola au rond bleu vide qu'il examina en tous sens en en faisant deux ou trois fois le tour. Alors il vola sur la bande étroite où il trouva le miel. On voit par là que la couleur était pour lui l'important, et que lorsqu'un des objets bleus n'avait pas de miel l'autre l'attirait aussitôt.

Je refis sur ce bourdon une expérience bien connue de LUBBOCK : je remplaçai plusieurs fois le rond bleu par un rond rouge avec du miel et plaçai le rond bleu sans miel à 4 ou 5 pouces de distance. Chaque fois le bourdon alla droit au rond bleu, l'explora en tous sens, et ne put arriver à trouver le miel sur le fond rouge quoiqu'il fût à l'ancienne place.

Une seule fois il le trouva par hasard en furetant partout ; mais il s'en alla à peine en eût-il goûté, tellement il était dominé par l'association des représentations « *miel* et *bleu* » et se mit de nouveau à chercher sur le bleu, sans plus jamais parvenir à découvrir le miel sur le rouge. Il me paraît avoir remarqué en général que les bourdons ont plus mauvaise mémoire que les guêpes. Il faut qu'ils aient été plusieurs fois à un endroit (ou aient vu plusieurs fois un objet) pour qu'ils sachent le retrouver sans trop hésiter, tandis qu'une seule inspection suffit aux guêpes.

L'influence de la couleur est vraiment des plus frappantes. Le bourdon ne savait pas même trouver le miel sur le rond rouge lorsque je le lui tendais à le toucher, le lui mettant sous le nez ; il continuait à chercher sur le bleu avec une persévérence peu intelligente. Il est bien évident qu'il percevait la couleur d'une façon infiniment plus intense et plus nette que la forme du papier.

J'ai pu aussi confirmer fort nettement un autre résultat de LUBBOCK : tandis que les bourdons (comme les abeilles) distinguent surtout bien les couleurs, les guêpes y font fort peu attention et s'en tiennent tout au contraire surtout à la localité qu'elles reconnaissent toujours admirablement. Quand je remplaçais le papier bleu à miel par un papier rouge à miel, mettant un papier bleu sans miel à côté, une *Vespa rufa* qui était venue deux ou trois fois au papier bleu allait droit au papier rouge parce qu'il était à l'ancienne place. A peine une fois ou deux examina-t-elle

le papier bleu sans miel un instant. On n'arrive pas à tromper les guêpes avec les couleurs comme les abeilles et les bourdons, ce qui du reste ne suffirait pas à prouver qu'elles les distinguent mal. Mais lorsqu'on éloigne un peu considérablement (de 3 décimètres par exemple) le papier coloré à miel du lieu où il se trouvait précédemment, la guêpe cherche vainement à l'ancienne place; elle n'arrive pas à le découvrir ou y arrive seulement par hasard, en explorant les environs¹, et avec l'aide de l'odorat. Le bourdon par contre, guidé par la couleur, le trouve très vite. Le fait que les guêpes se dirigent si bien au vol privées de leurs antennes et, comme l'a montré LUBBOCK, sans distinguer très nettement les couleurs est une des meilleures preuves du fait qu'elles voient les formes, les contours des objets. L'objection qu'un autre sens leur servirait à se diriger est sans valeur, car nous avons vu que lorsqu'on vernit leurs yeux à facettes elles ne peuvent plus se diriger, tandis qu'elles se dirigent aussi bien sans antennes, ni bouche ni pharynx qu'avec ces organes.

Depuis 1878 EXNER a publié deux nouveaux travaux qui traitent des yeux composés². Il y fait l'historique de la question et démontre que chez le ver luisant où les cristallins sont collés fortement aux cornées on peut les isoler avec elles et observer directement le tout au microscope. On peut alors s'assurer qu'il ne se forme pas d'image, mais seulement un point lumineux au fond de chaque cristallin. Les petites images vues par LEEUWENHOEK et GOTTSCHE³ ne sont

¹ Chaque fois qu'un de ces insectes a cherché en vain un certain temps l'objet désiré à l'endroit où il croyait d'abord le voir ou le savoir, il se met à explorer les environs, mais toujours plus rapidement et d'une façon moins exacte, moins soigneuse.

² Exner: 1. Die Frage von der Functionsweise der Facettenaugen, *Biologisches Centralblatt*, Bd. I, S. 272 (1881-82). 2. Ein Microrefractometer, *Archiv f. microscop. Anatomie*, Bd. XXV.

³ Gottsche, *Müller's Archiv*, 1852.

formées que par les cornées lorsque les cristallins ont été enlevés ; le cristallin les détruit. Ces images n'ont donc pas d'autre valeur que celle produite par une gouttelette ou par tout autre corps transparent et convexe.

EXNER démontre aussi que les cristallins longs et courbés du genre *Phronima*, objectés par Oscar SCHMIDT¹ à la théorie de J. MULLER peuvent fort bien, malgré leur courbure, amener la lumière aux rétinules et confirment la théorie de J. MULLER au lieu de l'ébranler. Enfin il réfute diverses théories de NOTTHAFT² entre autres celle par laquelle cet auteur croit établir une diminution d'intensité de la lumière par l'augmentation de la distance des objets, ce qui permettrait aux insectes de juger de la distance. EXNER croit que le mouvement de l'insecte lui-même au vol l'aide à mesurer les distances. Il voit aussi dans le fait que chez l'insecte le champ visuel commun aux deux yeux est plus grand que chez les vertébrés, un degré de supériorité pour l'appréciation des distances. Il me semble qu'à ce dernier point de vue on ne peut guère comparer notre vue binoculaire stéréoscopique (convergence des axes et images distinctes) avec la vue en mosaïque de l'œil à facettes. De plus il n'est pas exact que le champ visuel commun aux deux yeux soit plus grand chez tous les insectes que chez les vertébrés. Il varie énormément suivant les espèces (énorme chez les libellules, nul chez certains *Cryptocerus*, fig. 6 a et b), comme il varie du reste aussi chez les vertébrés. Dans le second travail, EXNER corrige au moyen de son micro-réfractomètre une erreur qu'il avait faite dans son ancien calcul de la réfraction et des foyers de la cornée de l'hydrophile ; ce fait ne change du reste rien à son opinion sur la vue des yeux à facettes.

Notons ici que l'opinion de GOTTSCHÉ, d'après laquelle les

¹ Oscar Schmidt, *Zeitschrift f. wissenschaft. Zoologie*, Bd. XXX, Suppl.

² Notthhaft, *Abhandl. d. Senckenberg'schen naturf. Gesellsch.* XII Bd.

insectes voient autant d'images distinctes qu'ils ont de facettes avait rallié à elle Max SCHULZE¹, LEYDIG², DOR³ et la plupart des naturalistes, peut-être Joh. MULLER lui-même (annotation au travail de GOTTSCHE).

BOLL⁴ fut le premier à sortir de cette ornière et à revenir à la théorie de MULLER. Mais les travaux de GRENACHER et d'EXNER ainsi que l'observation biologique directe n'étaient pas de trop pour donner une base solide à la théorie de la vue en mosaïque.

Je tiens encore à faire quelques remarques :

L'observation démontre que divers insectes apprécient même quand ils sont au repos la distance d'objets immobiles. On le voit par la sûreté avec laquelle une mouche mâle se jette sur une femelle à partir du repos, par les « sauts au vol » que font beaucoup d'insectes (cicindèles, buprestes, etc.). Il est vrai que l'insecte se meut un instant, mais s'il n'avait pas mesuré son élan au moment du départ il aurait manqué son but. Ceci montre que le mouvement seul ne peut suffire à expliquer l'appréciation des distances,

Le fait que les insectes, surtout ceux qui n'ont qu'un nombre de facettes relativement restreint voient infiniment mieux les mouvements que les objets est incontestable. Dans mes innombrables observations sur les fourmis ouvrières, j'ai toujours vu que les mouvements attiraient leur attention, même ceux d'objets relativement petits (plus petits qu'elles). Nous avons vu qu'elles passent au contraire cent fois à côté d'objets souvent plus gros qu'elles et qu'elles sont occupées à rechercher sans les apercevoir. Je crois qu'il est même

¹ M. Schulze, Untersuch. üb. d. zusammenges. Augen der Krebse u. Insecten.

² Leydig, Das Auge der Gliederthiere, 1864.

³ Dor, De la vision chez les Arthropodes, *Archives des sciences physiques et nat.*, 1861.

⁴ *Archiv von Reichert und Dubois-Reymond*, 1871.

bien difficile de démontrer que les insectes aptères voient les contours des objets, tellement leur vue est nébuleuse, indistincte.

Lorsque deux peuplades de fourmis de taille à peu près égale se combattent, on est étonné de voir avec quelle sûreté et quelle rapidité les ennemis se reconnaissent et se saisissent par différentes parties du corps. Mais si l'on regarde de près, comme j'ai eu dernièrement encore l'occasion de le faire en observant une bataille entre deux fourmilières de *Formica pratensis*, on s'assurera que l'ennemi n'est vu que de très près et lorsqu'il se meut ; lorsqu'il se tient immobile il n'est discerné que par l'attouchement des antennes. A une distance de plusieurs centimètres même, ses mouvements ne sont pas remarqués. Par contre les mêmes *Formica pratensis* remarquent régulièrement les mouvements de mon bras à un mètre au-dessus d'elles, parce qu'il est beaucoup plus gros ; mais elles ne remarquent pas un petit objet qui s'agit là où était mon bras. Il existe une très petite fourmi, le *Solenopsis fugax* Ltr. (longue de deux millimètres et large d'un tiers de millimètre) qui vit souvent dans les interstices des nids de grosses espèces dont elle est ennemie, et que les grosses ne peuvent presque pas apercevoir, *même lorsqu'elle se meut*. Il faut dire que ses jambes sont courtes et que ses mouvements sont lents. Rien n'est curieux comme un combat entre cette espèce et de grosses fourmis¹.

Les petites (*Solenopsis*) s'attaquent courageusement aux membres des grosses qui se démènent, mordent avec rage

¹ Forel, *Observations sur les mœurs du Sol. fugax, Mittheilungen d. schweiz. entom. Gesellschaft*, 1869. Dans ce travail (un premier essai de jeunesse) j'ai attribué à tort aux ocelles (yeux simples) une vue distincte des objets. Cependant l'observation sur laquelle je me basais, la vue beaucoup plus distincte des fourmis (d'Europe) pourvues d'ocelles était fondée. Mais j'avais oublié de tenir compte du fait que les fourmis qui ont trois ocelles sur le front sont en même temps celles qui ont les yeux composés les plus développés.

autour d'elles, visent constamment à faux, et ne parviennent que tout à fait par hasard, de temps en temps, à attraper une de leurs ennemis. Les mêmes grosses fourmis sont par contre en état de distinguer des fourmis un peu plus grosses que les *Solenopsis fugax*, par exemple les *Tetramorium cæspitum* (longueur : 2,5 à 3,5 millim.), lorsqu'elles se meuvent.

L'utilité des ocelles frontaux est encore une énigme pour moi chez les insectes qui sont pourvus d'yeux composés. Chez quelques formes, par exemple chez les dorylides mâles, ces ocelles sont extrêmement gros. Leur cornée a par exemple jusqu'à un demi-millim. de diamètre chez le *Dorylus helvolus* ♂. La figure 4 montre le rapport de dimension des ocelles (o) avec les facettes des yeux composés (f) chez un dorylide, l'*Eciton (Labidus) Latreillei* Jurine, mâle, grossi 24 fois. Ces gros ocelles servent-ils simplement à distinguer la clarté de l'obscurité ? Perçoivent-ils une image ? Ici le nombre des éléments nerveux est bien plus grand que chez une facette ou chez les ocelles rudimentaires, et il n'y a pas de cristallin faisant tube et détruisant l'image. Comme nous l'avons vu plus haut, la perte des ocelles ne produit chez l'insecte aucun dérangement qui ait pu être apprécié jusqu'ici, ce qui ne parle pas en faveur de la perception d'une image. Les arthropodes qui n'ont que des ocelles (araignées, etc.) paraissent voir fort mal. Les araignées qui se filent une toile reconnaissent leur proie à l'ébranlement de cette toile, au moyen du toucher. Il suffit d'observer un peu attentivement pour s'en assurer. Quant aux araignées sauteuses, il m'a paru qu'elles ne voient leur proie que lorsqu'elle se meut à peu de distance d'elles. Alors elles se tournent dans sa direction et sautent dessus. Comme elles ont quelques groupes d'ocelles, on peut facilement se représenter qu'ils doivent suffire pour leur indiquer la direction du mouvement perçu, ce qui leur permet d'atteindre l'objet par un saut qui

rase terre. Du reste elles manquent cinquante mouches pour une qu'elles atteignent et tendent en marchant un fil qui les empêche de tomber quand elles sautent sur une paroi verticale et s'accrochent mal.

M. le Dr Eugène BLEULER, directeur de l'asile de Rheinau, auquel j'ai montré ce présent travail, me fait un certain nombre d'observations qu'il me permet d'y ajouter, ce dont je le remercie :

1. La position des objets *les uns relativement aux autres* varie pour l'insecte qui vole d'autant plus qu'ils sont plus rapprochés. Cela doit l'aider beaucoup à estimer les distances, grâce à sa faculté de percevoir surtout le déplacement des objets (mouvement relatif).

2. Le mouvement des objets devra non seulement être particulièrement perçu comme tel, mais encore augmenter la netteté de la perception des formes, des contours. En effet, supposons qu'une protubérance quelconque d'un objet n'atteigne que le bord du champ visuel d'une facette. Le mouvement de l'objet le fera ou bien disparaître ou bien envahir de plus en plus ce champ visuel. Cela provoquera une variation d'intensité et de qualité dans la clarté, éventuellement aussi dans la couleur perçue par la facette en question, variation qui sera utilisée par le cerveau de l'insecte pour percevoir le contour.

3. L'*attention* des insectes doit principalement être attirée par les mouvements des objets parce qu'ils n'ont pas comme les vertébrés d'axe visuel pour la vue distincte, axe qui se trouve chez les vertébrés grâce à la mobilité de leurs yeux et attire leur attention sur chaque point qu'il traverse.

4. L'opinion de NOTTHAFT, d'après lequel la quantité de lumière qu'une facette reçoit d'un objet diminue à mesure que la distance augmente ne doit pas être aussi absolument rejetée que le fait EXNER. Le champ visuel de chaque facette augmentant nécessairement avec la distance, le même objet

dont les rayons occupaient par exemple à un décimètre le champ visuel entier d'une facette se le partagera à dix mètres avec beaucoup d'autres objets, ce qui diminuera *relativement* l'action lumineuse de cet objet sur la facette.

5. Les expériences de LUBBOCK sur la perception des couleurs ne prouvent pas mathématiquement que ce sont les couleurs qui sont perçues. On pourrait objecter que ce ne sont peut-être que des différences entre clair et obscur que les insectes perçoivent. Les daltonistes, même les plus complets, arrivent à distinguer plus ou moins les couleurs et les nuances les unes des autres, non comme couleurs différentes, mais par de légères différences d'intensité (de clair et de foncé).

Je me rallie entièrement aux observations de M. BLEULER, dont la dernière n'a du reste qu'une valeur théorique. De fait les expériences de LUBBOCK sont si nombreuses et l'effet des couleurs sur les abeilles et les bourdons est tel que la manière des daltonistes ne peut suffire à expliquer les faits. Mon bourdon, par exemple, lorsque j'avais ôté le miel de ma malle, cherchait et trouvait très vite dans divers coins de ma chambre tous les morceaux de papier bleu, dans quelque entourage qu'ils se trouvassent et quelle que fût leur forme. Un daltoniste ne peut en faire autant. J'ai vu un daltoniste ne pas distinguer une rose écarlate sur un feuillage vert parce que la rose était pour lui aussi foncée que les feuilles. Or les daltonistes ont l'avantage de distinguer *nettement* les formes, ce qui n'est pas le cas des insectes. Il est clair que si mon bourdon avait été daltoniste il n'aurait pu retrouver toujours le bleu parmi des objets très divers, les uns plus foncés, les autres plus clairs.

Au moment où je terminais ce travail je reçus l'avis de nouvelles expériences faites à ce sujet par F. PLATEAU¹ et

¹ F. Plateau, Recherches expérimentales sur la vision chez les insectes.

peu après la communication originale que l'auteur a faite cette année-ci (1885) à l'Académie royale de Belgique et qu'il a eu l'obligeance de m'envoyer.

Loin de me retenir dans la publication de mon travail, la communication de PLATEAU m'y pousse bien au contraire, car je suis obligé de combattre en grande partie son contenu.

PLATEAU commence par prétendre que la théorie de J. MULLER sur la vue en mosaïque est définitivement rejetée et cela grâce au travail d'EXNER dont nous avons parlé ! C'est là une erreur complète. Nous avons vu qu'EXNER, bien au contraire, ainsi que GRENACHER, a réhabilité la théorie de J. MULLER. PLATEAU paraît donc n'avoir absolument pas compris les travaux d'EXNER, car il ajoute encore que cet auteur a déduit théoriquement que les insectes ne voyaient pas la forme des objets, ce qui est tout aussi inexact.

PLATEAU dit textuellement : « L'ancienne hypothèse de J. MULLER, consistant à admettre la production d'une image en mosaïque formée de la juxtaposition d'une série de petites images partielles dont chacune occupe le fond d'un des éléments distincts de l'œil composé est définitivement rejetée... etc. » Mais c'est là la théorie de GOTTSCHÉ et non point celle de la vue en mosaïque de J. MULLER. La théorie de la vue en mosaïque n'admet pas de petites images dans chaque facette, mais une *seule image* en mosaïque formée par la juxtaposition des rayons lumineux de différentes qualités perçus par chaque facette.

Puisque la théorie de la vue en mosaïque paraît si mal comprise, je tâche de donner ici une représentation plastique approximative de son principe dans les fig. 1, 2 et 3. Représentons-nous un segment d'un œil composé d'abeille avec les facettes *a*, *b*, *c*, *d*, *e* (fig. 1). Supposons que cet œil regarde

tes. Les insectes distinguent-ils la forme des objets? *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3^{me} série, t. X, n° 8, 1885.

le ciel bleu et qu'un très petit hyménoptère noir à abdomen jaune, éclairé par le soleil, passe devant lui (en réalité l'hyménoptère est dessiné beaucoup trop petit relativement aux facettes, mais cela simplifie). Prolongeons les côtés des facettes et supposons que ces côtés prolongés représentent les limites respectives de leurs champs visuels (en réalité le champ visuel de chaque facette est plus considérable et reçoit encore des rayons plus obliques que la cornée réfracte et amène à la rétinule; donc notre supposition n'est que relativement vraie). Supposons l'hyménoptère dans la position figurée (fig. 1). Sa tête et son thorax occuperont le champ visuel de la facette *d*, son abdomen celui de la facette *c*. Le champ visuel de la facette *b* sera occupé en partie par les rayons bleus du ciel, en partie par les rayons jaunes de l'extrémité de l'abdomen de l'hyménoptère, ce qui (puisque aucune image quelconque ne peut se former sur la rétinule) formera pour l'insecte un mélange de jaune et de bleu, probablement une nuance verte. Les autres facettes n'auront que des rayons bleus.

Transportons cela sur la mosaïque des champs visuels des facettes, et nous aurons l'image *b' c' d'* de la fig. 2, soit une grossière ébauche, mais cependant une forme très vague rappelant celle de l'insecte et la suite des couleurs. La facette *b'* percevra probablement un vert plus ou moins bleu ou jaune suivant qu'elle recevra plus de rayons du ciel ou de l'insecte.

En réalité l'insecte ne verra pas l'image hexagonale de la fig. 2, ni le bleu du ciel divisé en hexagones, car :

1. L'habitude et l'hérédité lui auront appris à faire abstraction des limites des facettes, si jamais il a été capable de les percevoir.

2. Les champs visuels des facettes se confondent plus ou moins sur leurs confins grâce aux rayons obliques (qui arriveront en nombre d'autant plus grand à la rétinule que les

facettes seront plus larges et moins profondes et que la distance augmentera). Cela produira autour de la ligne visuelle centrale de chaque facette un brouillard de couleurs ou de clartés mêlées et une image à peu près dans le genre de la fig. 3 sera probablement ce que verra notre abeille, ou du moins ce qui servira de base à sa perception visuelle. Si nébuleuse qu'elle soit, cette image sera cependant une représentation de forme.

Supposons maintenant que notre insecte soit une libellule ayant vingt mille facettes et voyant passer devant elle une mouche qui enverra des rayons au champ visuel de mille de ces facettes (suivant la distance où elle passera elle enverra à un nombre plus ou moins grand). Ici nous avons de longues facettes très étroites, isolant nettement un petit faisceau lumineux. Le nombre des rayons diffus sur les confins de chaque facette sera fort restreint, surtout si la mouche est rapprochée. Il est inutile de faire encore un grand dessin pour montrer qu'ici le nombre des petits hexagones occupés par les rayons provenant des différentes parties de la mouche sera tel qu'une véritable image assez distincte quoique un peu nébuleuse devra être perçue par la libellule. Cette image devra représenter avec des contours un peu vagues les différentes parties de la mouche. C'est exactement ce que trouvent EXNER et GRENAUDIER.

Si quelqu'un objecte qu'EXNER n'a pas absolument démontré la destruction de l'image par le cristallin, et qu'on pourrait penser encore à la formation d'une petite *portion d'image* au fond de chaque facette, l'ensemble de ces portions d'images juxtaposées formant une image entière en mosaïque, nous répondrons que deux faits rendent cette explication insoutenable :

1. Le fait que l'augmentation du nombre des facettes augmente énormément la netteté de la vue des insectes, ce qui ne serait pas le cas, dès que chaque rétinule serait capable de percevoir une portion d'image distincte ;

2. Le fait que le genre *Phronima* a des cristallins courbés (Oscar SCHMIDT), ce qui rend la chose tout à fait impossible chez lui. Nous renvoyons du reste aux arguments d'EXNER et de GRENACHER cités plus haut.

Mais passons aux expériences de PLATEAU qui croit démontrer à leur aide que les insectes ne perçoivent pas les formes. Ces expériences sont simples : PLATEAU pratique dans les volets fermés d'une chambre noire un orifice unique assez grand pour permettre à divers insectes de le traverser au vol. A une certaine distance il pratique un ensemble d'orifices en fentes ou en trous, laissant en somme passer autant de lumière que le premier orifice à lui seul, mais tous trop étroits pour laisser passer les insectes. Puis PLATEAU lâche dans la chambre divers insectes ailés diurnes et trouve qu'ils volent indistinctement soit à l'orifice unique qui leur permet de s'enfuir, soit à l'ensemble de petits orifices qui les retient prisonniers. L'ensemble des petits orifices forme naturellement une surface plus considérable que l'orifice unique. Si l'un des orifices laisse passer *en somme* plus de lumière que l'autre, c'est au premier que volent surtout les insectes, peu importe que ce soit le treillis ou l'orifice unique. PLATEAU a mesuré constamment la quantité de lumière avec un photomètre de Rumfort et paré à toute objection d'inexactitude. Je ne doute pas une seconde de l'exactitude de ses résultats que j'aurais pu prédire tous d'avance. Je n'ai qu'une objection, mais une objection capitale à faire : Les expériences de PLATEAU ne démontrent absolument pas ce qu'il veut démontrer, mais prouvent seulement que PLATEAU attribue aux insectes une faculté de raisonnement qu'ils n'ont pas.

Je vais plus loin et crois que plus d'un vertébré qui a les yeux comme les nôtres commettra en pareil cas la même erreur. PLATEAU ne fait pas la part de l'étonnement ni de la peur d'un insecte placé en pareille situation. Il oublie l'étourderie ou plutôt la faiblesse extrême de raisonnement d'un

insecte et lui demande de savoir juger d'un « coup d'œil, » à telle distance, qu'il pourra passer ou ne pas passer par tel trou. Il demande de plus que l'insecte voie ou plutôt devine que ces trous sont tous sur un même plan et séparés les uns des autres par des barres solides qu'il ne pourra déplacer. C'est demander à l'œil et au cerveau d'un insecte, ce que l'homme même dans certains cas peut ne pas distinguer, car bien des personnes se tromperont à quelques mètres de distance sur la dimension d'un orifice et ne pourront deviner s'il pourra ou non donner issue à leur corps. Enfin ce ne sont pas des objets que PLATEAU a présenté à ses insectes, mais des orifices laissant passer de la lumière. Or il suffit de réfléchir à la lumière diffuse arrivant obliquement et à ce que nous avons dit sur la vue en mosaïque, pour comprendre qu'en pareil cas les insectes ne pourront distinguer que plus ou moins nébuleusement les barres qui séparent les trous. On devait donc s'attendre à ce que les insectes voleraient surtout vers la source la plus lumineuse, sans étudier la forme des orifices, et une seule chose m'étonne, c'est que PLATEAU ait pu s'attendre à autre chose.

Nous ne pouvons juger si les insectes voient ou non les formes qu'en les mettant en défaut lorsqu'ils cherchent quelque chose, et en éliminant les autres organes des sens. Il faut qu'ils ne puissent distinguer l'objet en question que par sa forme et sa dimension, mais qu'ils soient obligés de le distinguer pour arriver à leur but. Avant tout, il ne faut rien faire qui exige un raisonnement pour être compris ou trouvé, et l'on ne doit pas attribuer trop d'importance aux résultats négatifs qui peuvent tenir à des causes tout autres qu'à la vue.

Je me permets de faire remarquer que dans la première partie de ce travail publiée déjà en 1878, en allemand, et citée ailleurs (*Palpes des insectes broyeurs, 1885*) par PLATEAU, j'avais déjà montré à l'aide d'observations et

d'expériences directes sur des insectes vivants que leur vue est presque toujours fort indistincte, ce qui a naturellement trait aux formes (par exemple, l'observation d'une guêpe qui faisant la chasse aux mouches est trompée par un clou, etc.).

PLATEAU confirme en outre que la présence d'ocelles ne modifie en rien les résultats de ses expériences, et en conclut que les ocelles ne sont que des organes rudimentaires. Je préfère le terme d'organes accessoires que nous avons employé, du moins pour les ocelles frontaux qui ne sont certainement point des rudiments primitifs, mais des organes de formation secondaire.

PLATEAU conclut encore de ses expériences que les insectes diurnes ont besoin d'une lumière assez vive pour se diriger et ne peuvent plus le faire dans une demi-obscurité, ce qu'on avait souvent attribué à tort à l'abaissement de la température. Je crois d'abord que jamais on n'a ignoré que, par exemple, les papillons de jour ne volent pas la nuit, tandis que beaucoup de papillons de nuit ne volent au contraire guère que la nuit. On a de plus toujours su que par une nuit chaude la terre et les airs fourmillent d'insectes en activité, que par conséquent la différence d'allures et d'habitudes entre les insectes nocturnes et les insectes diurnes, doit tenir à la lumière et non à la chaleur, l'influence de la température étant la même pour les uns et les autres. Mais la conclusion de PLATEAU est en elle-même trop absolue. Du fait que divers insectes diurnes ne veulent plus voler dès que le soleil cesse de luire ou que la lumière est trop peu intense, on ne peut conclure qu'ils soient incapables de se diriger. Il peut y avoir d'autres raisons d'adaptation à la conservation de l'espèce, par exemple, qui les pousse à ne pas voler dès que l'acuité de leur vue diminue par la diminution de la lumière. Il y a même certains insectes (*Sphinx*, *Melolontha solstitialis*, etc.) qui ne volent qu'à une certaine

heure bien précise du soir, et seulement pendant un temps très court. Ces mêmes insectes savent fort bien se diriger au vol, en cas de besoin à d'autres heures de la journée, par un degré de lumière fort différent. Le papillon de jour a probablement le sentiment qu'il est dangereux pour lui de voler quand le temps s'obscurcit trop. Du reste il est fort possible que PLATEAU ait en grande partie raison : les facettes très petites des yeux bombés des insectes très diurnes ont de très longs et étroits cristallins qui en mieux isolant laissent passer d'autant moins de lumière. Ce fait a déjà été signalé par Max SCHULZE à propos des papillons de nuit (voir plus haut). Je suis persuadé que les insectes ailés crépusculaires et nocturnes se dirigent au vol à l'aide de leurs yeux aussi bien que les insectes diurnes, les chats et les hiboux.

Enfin, PLATEAU, après n'avoir parlé dans le cours de sa notice préliminaire que de la non-perception des formes, conclut à la fin par ces mots : « En résumé, ils (les insectes) ne distinguent pas la forme des objets, *ou la distinguent fort mal.* » — Sur cette dernière proposition nous pourrons finir par nous entendre avec certaines réserves.

Nous pouvons résumer ce que nous savons sur la vue des insectes de la façon suivante :

1. Les insectes se dirigent au vol presque uniquement et à terre en partie au moyen de leurs yeux à facettes. Les antennes et les organes sensoriels buccaux ne peuvent servir à la direction aérienne. Leur extirpation ne diminue en rien la faculté de se diriger au vol.

2. La théorie de la vue en mosaïque de J. MÜLLER est seule vraie. Les rétinules des yeux composés ne reçoivent pas chacune une image, mais chacune un simple faisceau lumineux de provenance plus ou moins distincte de celles de ses voisines. La théorie de GOTTSCHE est entièrement fausse (J. MÜLLER, GRENACHER, EXNER).

3. Plus le nombre des facettes est considérable, plus les

cristallins sont allongés, plus la vue est distincte (J. MÜLLER, EXNER) et plus la vue relativement distincte est longue.

4. Les insectes perçoivent particulièrement bien les mouvements des objets, c'est-à-dire les déplacements des images visuelles relativement à l'œil composé. Ils voient donc mieux au vol qu'au repos, car pendant le vol l'image des objets immobiles se déplace par rapport à l'œil (EXNER). Cette perception de la mobilité des objets diminue (de même que le déplacement relatif à l'œil) à mesure que la distance augmente.

5. Les insectes ne distinguent les contours, la forme des objets que d'une façon plus ou moins indistincte, d'autant plus indistincte que le nombre des facettes est moindre, que les cristallins sont plus courts, que l'objet est plus éloigné ou qu'il est plus petit. Les insectes qui ont de gros yeux avec plusieurs milliers de facettes voient assez distinctement.

6. Les insectes apprécient au vol très nettement la direction et la distance des objets, à l'aide de leurs yeux composés. C'est du moins vrai pour les distances rapprochées. Ils peuvent aussi apprécier, lors même qu'ils sont au repos, la distance d'objets immobiles.

7. Certains insectes (abeilles, bourdons) distinguent nettement les couleurs et ceux-là reconnaissent mieux les couleurs que les formes. Chez d'autres (guêpes) la perception des couleurs paraît au contraire être très rudimentaire. Les fourmis perçoivent les rayons ultra-violets (LUBBOCK).

8. Les ocelles paraissent ne fournir qu'une vue très incomplète et n'être que tout à fait accessoires chez les insectes qui possèdent en outre des yeux composés.

Novembre 1885.