

Émissions ultrasonores de communication sociale enregistrées en canopée : attribution au lépidoptère *Pseudoips prasinana* (L.) (Noctuoidea ; Nolidae ; Chloephorinae) grâce à une analyse bibliographique

Par **Michel BARATAUD** (michel.barataud1@orange.fr)
Niels SKALS¹

¹ University of Copenhagen, Department of Geosciences and Natural Resource Management ; Rolighedsvvej 23 DK-1958 Frederiksberg C Denmark.

Résumé

Lors de séances de suivis de l'activité des chiroptères forestiers au détecteur d'ultrasons, des émissions sur 34-47 kHz provenant d'un insecte situé dans la canopée sont régulièrement enregistrées, sans que l'auteur puisse être identifié *in situ*. L'analyse sur logiciel de ces séquences montre une succession très rapide d'accents courts (< 1 ms) réunis en strophes de plusieurs dizaines à centaines de millisecondes, émises dans un but de communication intraspécifique. L'ensemble des critères descriptifs (fréquence, durée, rythme, contexte, etc.) des sons recueillis, ainsi que le contexte d'émission, sont comparés aux études réalisées en laboratoire sur de nombreux taxons. L'appartenance à un lépidoptère de la famille des Nolidae, *Pseudoips prasinana*, s'avère très probable. L'hypothèse est finalement validée par comparaison avec une séquence provenant de cette espèce.

Mots-clés : détecteur d'ultrasons, forêt tempérée, papillon émetteur.



Abstract

During field survey on forest bats with bat detectors, recordings of high frequency sequences (34-42 kHz) are regularly made in canopy of caducifolious trees, which seems to be emitted by insects, without possibility to catch them for identification. These sounds are analysed on computer, then compare with characteristics published, from several species studied in laboratory. In a step-by-step process, the conclusion seems very probable that the sequences recorded in natura come from a Lepidoptera species, *Pseudoips prasinana*, belonging to Nolidae family. The hypothesis is finally validated thanks to a comparison with a sequence resulting from this species.

Introduction

Les organes de perception d'ondes sonores chez les insectes dérivent sans doute des terminaisons nerveuses sensibles aux vibrations du substrat (GREENFIELD, 2016). La capacité d'émettre des sons est apparue ensuite chez de nombreux ordres : Dictyoptera, Orthoptera, Neuroptera, Coleoptera et Lepidoptera (FULLARD & YACK, 1993 ; HOY, 1989). Les objectifs des émissions sonores sont principalement de deux ordres : les émissions ultrasonores défensives destinées à échapper à la prédation par les chiroptères (émises ponctuellement en présence d'un prédateur offensif), rencontrées chez les papillons de la famille des Arctiidae (BLEST, 1964) ; les émissions destinées à la communication sociale intraspécifique (le plus souvent des chants de « cour » émis

par les mâles de manière plus ou moins permanente et ostensible en période d'accouplements), rencontrées chez de nombreuses espèces. On distingue deux grands types de productions sonores chez les insectes : la stridulation qui résulte d'un frottement entre deux organes, et la cymbalisation qui est un organe complexe comprenant schématiquement une surface semi-rigide reliée à un muscle qui lui imprime des déformations (contraction et détente) productrices de sons (BOULARD & MONDON, 1995). Cette dernière catégorie, bien connue chez les Cigales, est également connue chez plusieurs familles de lépidoptères (CONNER, 1999). Les insectes émettant dans la gamme ultrasonore sont étudiés depuis quelques décennies seulement, et la capacité à émettre reste encore à découvrir pour de nombreuses espèces (CONNER, 1999).

Lors de séances d'écoute axées sur les chiroptères forestiers, nous avons eu l'occasion à maintes reprises d'écouter et d'enregistrer des émissions ultrasonores produites dans les frondaisons d'arbres feuillus, sans que l'auteur puisse être identifié. Nous décrivons ici les caractéristiques de ces signaux, puis nous formulons des hypothèses de rattachement de nos séquences enregistrées à un taxon étudié dans la littérature, dans une démarche de type heuristique.

Matériel et méthode

Les émissions sonores ont été collectées et enregistrées grâce à un détecteur d'ultrasons Pettersson D1000X de Pettersson Elektronik KB. La fréquence d'échantillonnage est de 384 kHz, la résolution de 16 bits. L'enregistrement était réalisé depuis le sol ou en canopée grâce à un micro déporté hissé à 20 mètres

en moyenne.

L'analyse des sons a été réalisée grâce au logiciel BatSound (Pettersson Elektronik KB) ; les mesures de fréquence sont effectuées sur un graphique de densité spectrale (fréquence/intensité), les mesures de durée sur oscillogramme ou spectrogramme selon le rapport signal/bruit.

La nomenclature retenue pour la description des émissions est la suivante :

Accents : unité de sensation auditive d'une stridulation ou d'une cymbalisation, correspondant à un pic d'amplitude irréductible auditivement (son appréciation nécessite impérativement un ralentissement de 10 ou 20 fois). Un accent correspond à un contact ponctuel entre deux parties rigides (épine du tibia et nervure alaire chez un criquet par exemple) pour une stridulation, et à une déformation unique de la timbale pour une cymbalisation de cigale.

Cycle : évènement sonore correspondant à un mouvement double de va-et-vient, chacun constituant une **syllabe** pouvant contenir un ou plusieurs accents : ouverture et fermeture des tegmina pour une stridulation de Sauterelle ; contraction-détente de la timbale pour une cymbalisation de cigale.

Phase : succession de cycles analogues. Dans le cas où des cycles analogues se succèdent sans discontinuité temporelle ou sans variation significative des intervalles, les notions de phase et de strophe se confondent.

Strophe : ensemble de phases analogues (**strophe homogène**) ou non analogues (**strophe hétérogène**) formant un motif cohérent sur le plan

temporel (intervalles entre strophes > à celui entre phases et/ou cycles).

Séquence : ensemble de strophes séparées par des intervalles variables.

Description du phénomène sonore observé sur le terrain

Emissions ultrasonores

Parmi les 18 séquences collectées, 13 ont été retenues comme représentatives de la diversité des paramètres mesurés ; 40 strophes ont été analysées. Ces 13 séquences proviennent de 10 localités situées dans trois départements du Massif Central (Creuse, Corrèze, Haute-Vienne) et un département des Pyrénées (Ariège).

La distance de perception des émissions est supérieure à 15 mètres avec le matériel utilisé. Les émissions sont constituées de strophes d'une durée moyenne de $228 \pm 102,4$ ms, séparées par des intervalles de $286,4 \pm 166,3$ ms (**Tableau 1**). La fréquence du maximum d'énergie (FME) est de $39,9 \pm 2,4$ kHz, donc largement dans la gamme ultrasonore ; aucun harmonique n'est visible ; une majorité des individus émettent dans une gamme de FME située entre 39 et 42 kHz, même si les extrêmes vont de 33,9 à 46,4 kHz (**Figure 1**). Pour un même individu, la variation de FME d'une strophe à l'autre est faible ($0,6 \pm 0,5$ kHz) ; lorsqu'une strophe débute, l'intensité comme la FME (différence de $2,7 \pm 1,1$ kHz entre les 20 premières millisecondes et la suite) augmentent progressivement durant les 20 premières millisecondes environ, pour se stabiliser ensuite (**Figure 2**).

Les accents sont distribués selon une rythmique irrégulière de type « 2 ; 1 ; 2 ;

Tableau 1.

Valeurs mesurées sur les émissions sociales d'un insecte non identifié.

Légende : FME = Fréquence du Maximum d'Énergie ; ms = millisecondes ; FI = Fréquence Initiale ; FT = Fréquence Terminale ; LB = Largeur de Bande.

N = 40 strophes (13 individus ; 10 localités)	N.accents / seconde	Durée intervalles entre strophes (ms)	Durée strophe (ms)	FME (kHz) 20 premières ms	FME (kHz) après 20 ms	Décalage FME avant / après 20 ms	Différence FME pour un même individu	FI (kHz)	FT (kHz)	LB (kHz)
Moyenne	641,9	286,4	228,0	37,1	39,9	2,7	0,6	44,3	30,8	13,5
Écart-type	75,3	166,3	102,4	2,3	2,4	1,1	0,5	2,6	3,5	3,1
Minimum	520	16	34	31,5	33,9	0	0	38	25	6
Maximum	773	629	538	42,6	46,4	5,5	1,7	48,6	38,2	18

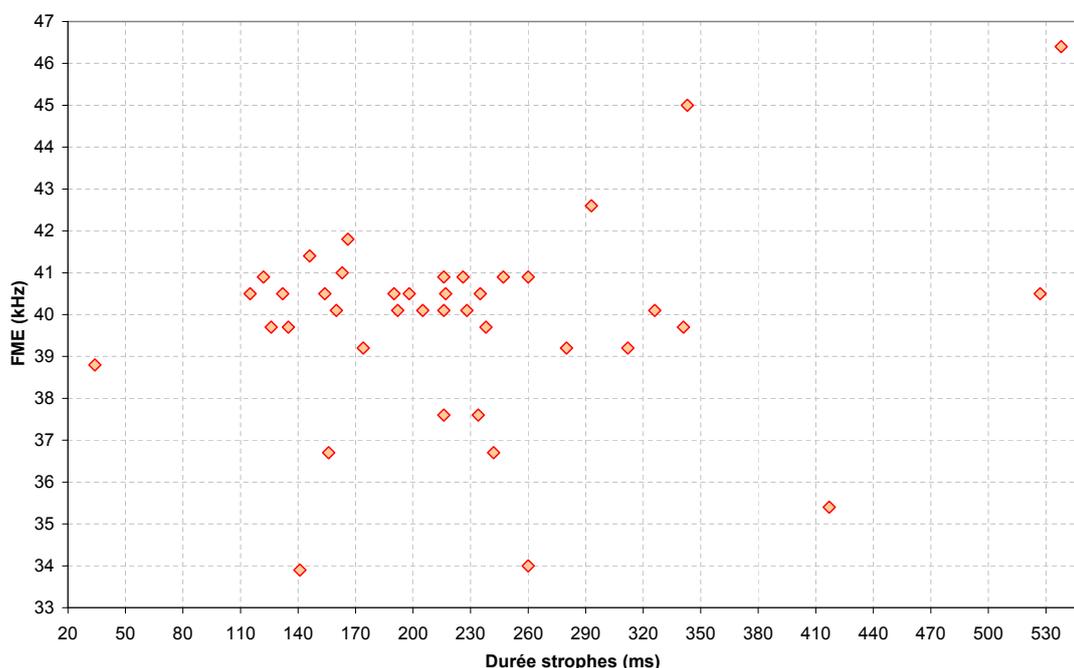
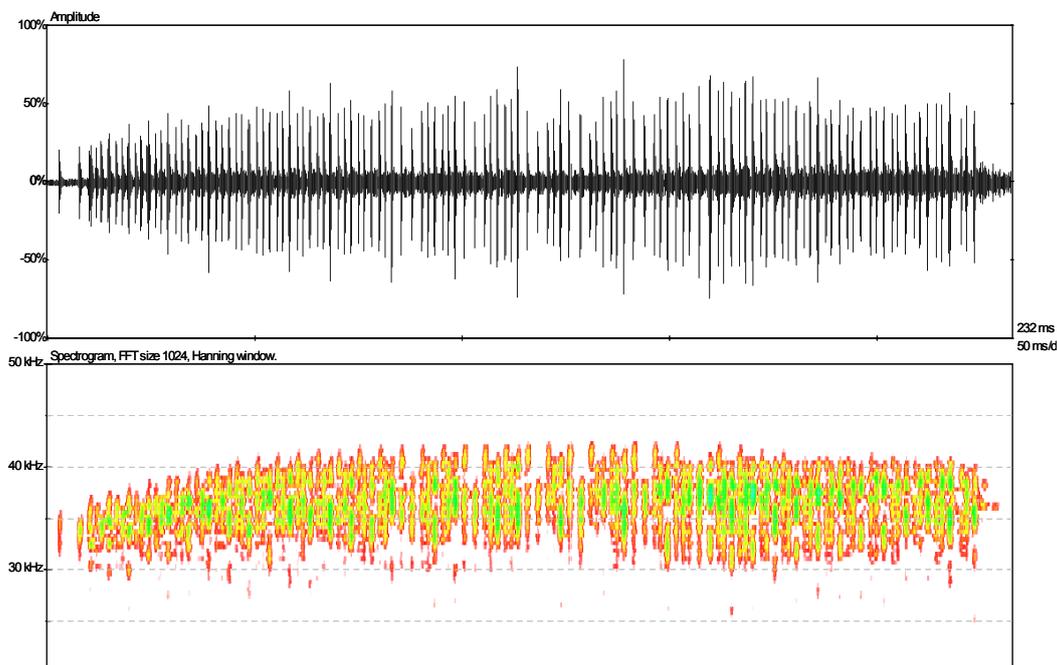


Figure 1.

Valeurs mesurées sur les émissions sociales d'un insecte non identifié. Distribution des valeurs de FME (Fréquence du Maximum d'Énergie) en fonction de la durée des strophes.

Figure 2.
Spectrogramme (en bas) et oscillogramme (en haut) d'une strophe produite par un insecte non identifié. On distingue l'augmentation de l'intensité (sur les deux graphiques) et celle de la fréquence (sur le spectrogramme) durant les 20 premières millisecondes.



1 ; etc. » visible sur la **Figure 3**, qui se révèle être en réalité des paires d'accents avec deux nettement séparés et deux autres accolés (**Figure 4**) ; ces derniers sont parfois en recouvrement, ce qui est cohérent avec l'existence de deux organes d'émission sonore indépendants, chacun produisant sa syllabe d'ouverture/contraction et de fermeture/détente (selon qu'il s'agisse d'une stridulation ou d'une cymbalisation) plus ou moins en décalé. Ainsi chaque groupe de quatre accents (a ; c ; b+d) constituerait un double cycle ou (a & b) et (c & d) seraient produits par deux organes différents. La durée de chaque accent séparé (a ; c) est de 0,35 à 0,55 ms et celle de la paire d'accents accolés (b+d) est de 0,60 à 0,70 ms. L'intensité du premier accent (b) des paires accolées est plus forte que celle des autres

accents. Les intervalles de silence entre deux accents séparés (a ; c) ont une durée de 0,70 à 0,80 ms, inférieure à celle (1,9 à 2,25 ms) séparant une paire d'accents accolés (b+d) de l'accent qui le suit (a) ou le précède (c). Le nombre d'accents par secondes est élevé, avec une moyenne de $510,5 \pm 49,9$ Hz ; la variation est importante (minimum 410, maximum 590) et semble, d'après nos relevés de terrain, non corrélée à la température ambiante comme c'est le cas pour les ensifères (Julien BARATAUD, en prép.).

Les strophes sont émises en séquences qui durent le plus souvent entre deux et quatre minutes, entrecoupées de phases de repos de cinq à dix minutes.

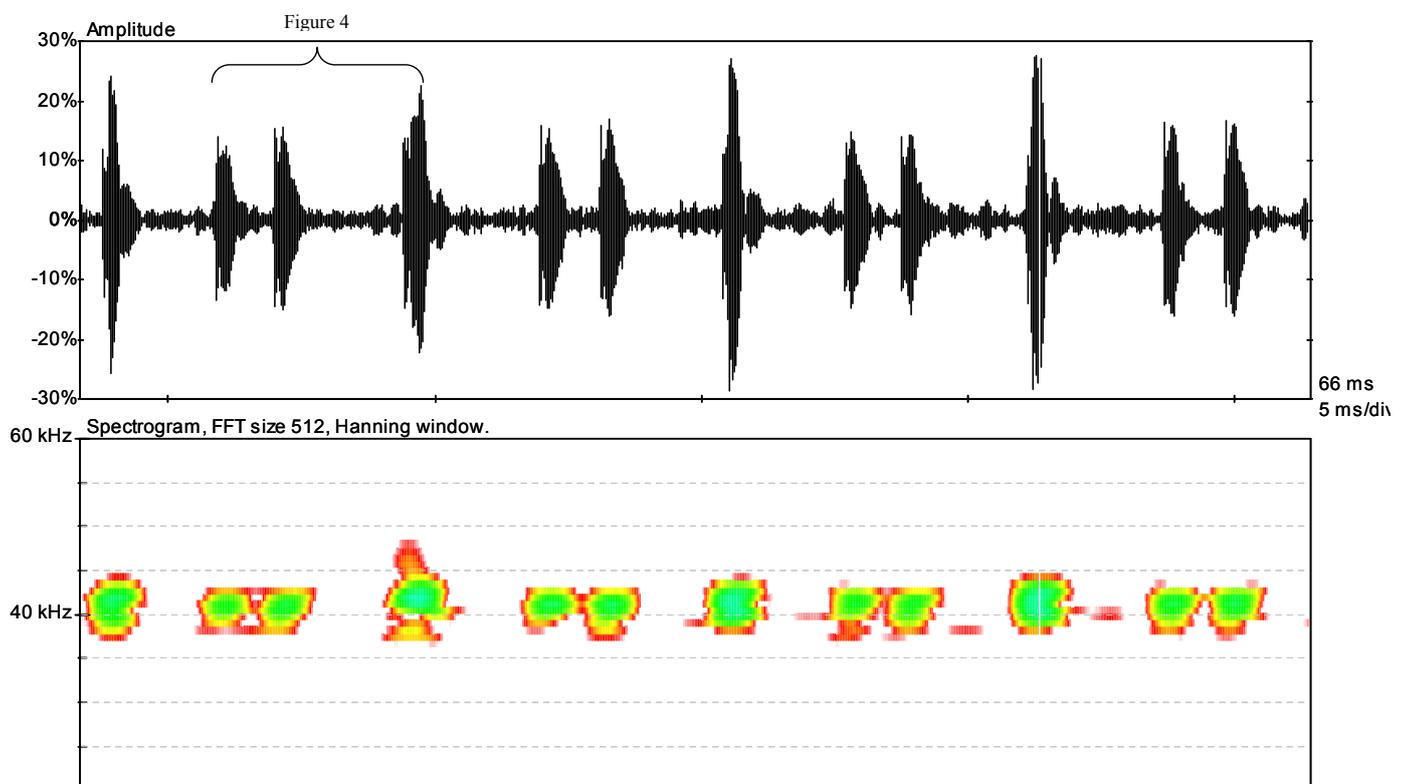


Figure 3. Spectrogramme d'une partie d'une strophe, montrant la distribution temporelle des accents apparemment groupés selon un rythme « 2 ; 1 ; 2 ; 1 ; etc. ».

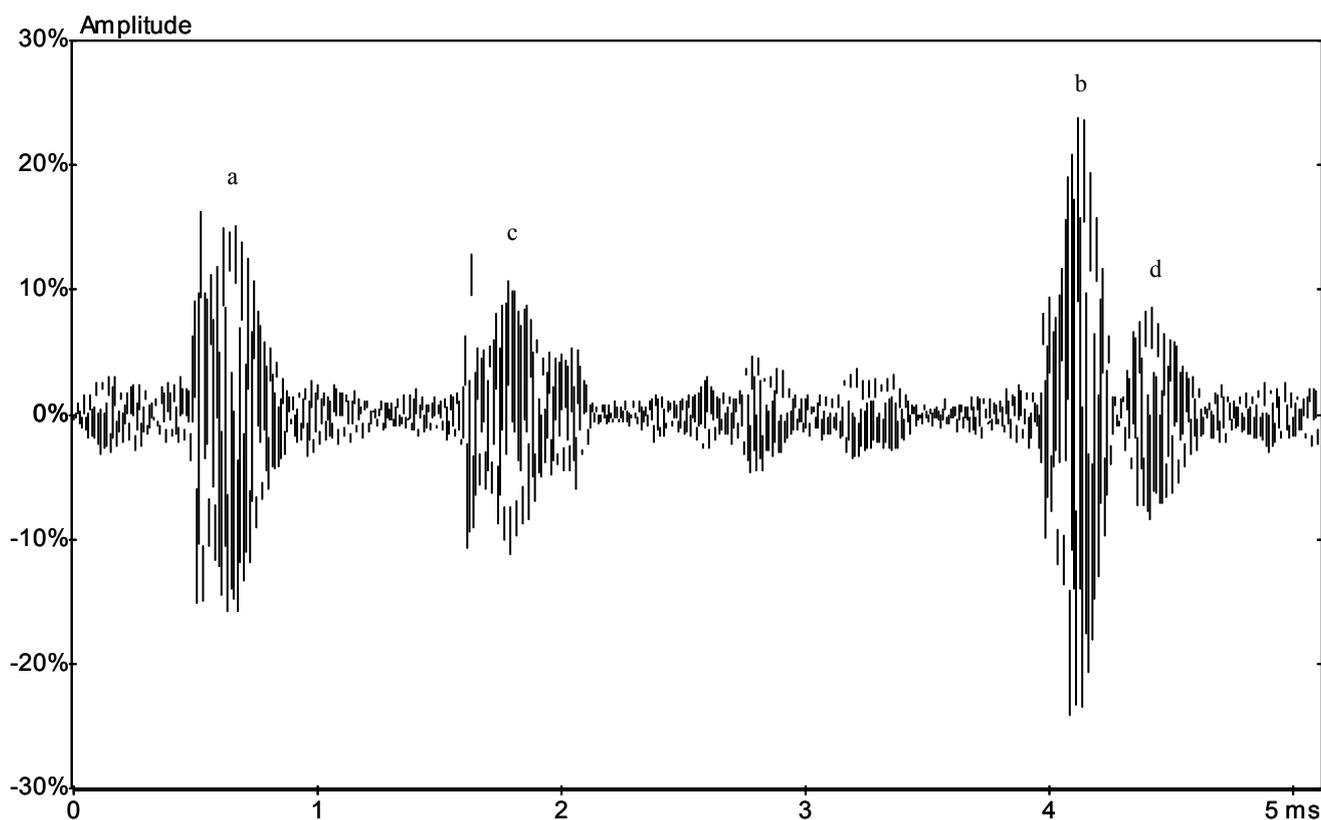


Figure 4.

Oscillogramme montrant en détail un groupe d'accents correspondant au rythme « 2 ; 1 », où l'accent supposé unique se révèle être un double accent avec deux pics très proches (b et d), d'intensités différentes. Les accents a et b puis b et c pourraient correspondre, s'il s'agit d'une cymbalisation, aux cycles d'ouverture et contraction de chacune des deux timbales.

Phénologie et habitat

La saison où les émissions sont entendues commence dès le 27 avril à Troye d'Ariège (chênaie pubescente vers 500 m d'altitude), et s'étale en Limousin de mi-mai au 30 juin, avec deux exceptions le 4 août à Chabrières (Guéret – 23) et le 6 août à Maisonniaux (Sardent – 23) en hêtraie fraîche à 550 m. Les émissions semblent uniquement crépusculaires ; elles se produisent durant environ 30 minutes (de 22h15 à 22h45 le 10 juin à Ambazac (87) par exemple) pour cesser ensuite sans aucune reprise au moins durant les 5 premières heures de la nuit.

Les individus émetteurs n'ayant pu être vus, il est difficile d'être sûr qu'ils puissent se déplacer en vol, mais cela paraît probable à l'examen des séquences d'émissions

pour un même individu, qui produit une série de strophes à une distance donnée du microphone durant quelques minutes pour se taire durablement ensuite, alors qu'une autre émission se produit peu après à une distance différente.

L'altitude varie de 350 m au pont des Ajustants (Sérandon - 19) à 800 m à Pigerolles (Gentioux – 23).

Les individus émetteurs (généralement plusieurs sont audibles sur un même point, à des distances différentes) sont situés en forêts caducifoliées composées essentiellement de Chêne pédonculé *Quercus robur*, Chêne sessile *Quercus petraea* et de Hêtre *Fagus sylvatica*, à l'étage de la canopée (15 à 25 m, parfois un peu plus bas dans le feuillage de lisière d'une trouée).

Enquête bibliographique

L'identité de l'espèce produisant ces séquences ultrasonores restait inconnue, faute d'une observation visuelle directe *in situ* ou une collecte physique, rendue très difficile par plusieurs facteurs (faible lumière crépusculaire ou nocturne, insecte de petite taille situé entre 10 et 20 mètres de hauteur dans les frondaisons). Par élimination, une restriction du champ des possibilités pouvait être tentée grâce aux données issues de la littérature.

Ce type de signaux, par leurs caractéristiques de durée et de fréquence, ne peuvent correspondre au répertoire d'un vertébré.

Parmi les invertébrés, seuls les insectes sont connus pour produire des sons de communication à distances moyennes (GREENFIELD, 2016). Des organes stridulatoires sont connus chez 30 familles de coléoptères (DI GIULIO *et al.*, 2014), mais elles correspondent pour la plupart à des stridulations de très faible intensité, en aller-retour distinct, sur des fréquences plus basses. Les émissions stridulées des orthoptères sont bien connues en Europe (RAGGE & REYNOLDS, 1998 ; Julien BARATAUD, en prép.) et aucune ne correspond aux caractéristiques décrites ici (seules quatre espèces de Tettigonidae, appartenant aux genres *Leptophyes* et *Yersinella*, émettent entre 34 et 47 kHz, et leurs strophes sont très différentes).

Une séparation simple entre les deux techniques courantes utilisées par les insectes émetteurs – stridulation *versus* cymbalisation – semble difficile à établir de façon certaine, les deux pouvant engendrer des émissions très diverses aux caractéristiques recouvrantes. En effet, la cymbalisation et la stridulation n'engendrent pas de différences notables dans les caractéristiques de sons produits :

dans les deux cas, il s'agit d'un phénomène d'aller et retour pouvant être haché ou continu, d'intensité forte ou faible, de fréquences diverses (5 à 120 kHz), avec un nombre d'accents moyen à très élevé (les stridulations du criquet *Chortippus montanus* ont 80 accents à la seconde et celles de la sauterelle *Polysarcus denticauda* 1000 à la seconde environ ; les cymbalisations de cigales vont de 200 (*Cicada orni*) à 1000 (*Cicadatra atra*) accents à la seconde. Des accents de durée très courte (< 1 ms) sont réputés provenir plutôt de timbales (NAKANO *et al.*, 2012), ce qui est le cas ici avec une durée de 0,5 ms environ ; cependant, la sauterelle *Polysarcus denticauda*, dotée d'un organe stridulatoire, produit des accents de seulement 0,4 ms. De nombreux exemples, tirés de la bibliographie et de notre expérience personnelle, montrent pourtant qu'une longue série d'accents très courts, parfaitement analogues en structure, fréquence et intensité est courante en cymbalisation, alors qu'elle est assez rare en stridulation. Dans notre tentative d'attribution à un taxon des séquences étudiées ici, une attention particulière est donc à accorder à ceux équipés de ce dispositif.

Parmi les Hémiptères, les Cigales cymbalisent sur des fréquences inférieures à 25 kHz, et durant la période printanière elles sont au stade larvaire (BOULARD & MONDON, 1995). Par ailleurs, les Punaises dotées d'organes de cymbalisation communiquent via le substrat sur des distances courtes et des fréquences souvent basses (COCROFT *et al.*, 2014 ; REBAR & RODRIGUEZ, 2016).

Les lépidoptères semblent donc, par élimination, les meilleurs candidats. Au sein de cet ordre, la cymbalisation comme la stridulation dans la gamme ultrasonore sont répertoriées chez quelques rares familles (CONNER, 1999). Plusieurs espèces émettent des signaux de forte intensité,

audibles à 20 ou 30 mètres (GWYNNE & EDWARDS, 1986 ; HELLER & ACHMANN, 1993 ; LAPSHIN & VORONTSOV, 2000 ; LIMOUSIN & GREENFIELD, 2009 ; NAKANO *et al.*, 2012 ; SANDERFORD & CONNER, 1995 ; SKALS & SURLYKKE, 1999 ; SURLYKKE & GOGALA, 1986). Chez les Arctiidae de nombreuses espèces cymbalisent, mais dans ce groupe la production de sons semble surtout réservée à la communication interspécifique : elle constitue une alarme contre la prédation par les chiroptères (SKALS *et al.*, 1996). Le caractère ponctuel de ces émissions, uniquement dans les fractions de secondes qui correspondent à la phase d'approche du prédateur, écarte cette hypothèse pour les émissions décrites ici, qui sont cohérentes avec le schéma d'un chant destiné aux congénères (durées longues des strophes et des séquences, limitation au crépuscule et à la période printanière). Des émissions de communication inter sexes ont cependant été mises en évidence chez un Arctiidae d'Amérique Centrale, *Syntomeida epitais*, qui émet une cymbalisation de « cour » (dans un but de communication sociale entre sexes d'une même espèce) sur 32 kHz (SANDERFORD & CONNER, 1995). La cymbalisation de cour est notée chez plusieurs espèces appartenant aux familles des Crambidae et Pyralidae (CONNER, 1999 ; GREENFIELD, 2014). En Europe, *Galleria mellonella* et *Achroia grisella* cymbalisent en battant des ailes ; *Galleria mellonella* émet sur 75 kHz (SPANGLER, 1986) ; *Achroia grisella* est tantôt notée sur 89,5 kHz avec une faible intensité, ses émissions n'étant audibles qu'à deux mètres environ (SPANGLER, 1985 ; SPANGLER *et al.*, 1984), tantôt entre 70 et 130 kHz avec des émissions intenses de 90–95 dB SPL à 1 cm (LIMOUSIN & GREENFIELD, 2009) ; *Corcyra cephalonica*, la Pyrale du riz, cymbalise sur 125 kHz (SPANGLER, 1987) ; la Pyrale du maïs, *Ostrinia nubilalis*, stridule en battant des ailes, grâce à des écailles modifiées sur les

ailes et le thorax, de longues strophes sur 40 kHz avec une faible intensité (TAKANASHI *et al.*, 2010) ; trois espèces parasites de nos denrées alimentaires : *Ephestia cautella*, *Ephestia kuehniella* et *Plodia interpunctella* produisent lors de battements d'ailes des strophes dont les accents sont espacés toutes les 14 à 24 ms, sur 50 à 80 kHz (TREMATERRA & PAVAN, 1995). Aucune de ces caractéristiques n'est proche de notre cas d'étude.

Chez les Noctuidae, une espèce européenne automnale, *Thecophora fovea*, stridule (20 accents par seconde) des strophes de 10 à 12 ms de durée sur 32 kHz avec une forte intensité (83 dB SPL à 1 m) la rendant audible par ses congénères à environ 30 mètres de distance (SURLYKKE & GOGALA, 1986). En Europe toujours, *Amphipyra perflua* produit en vol des accents isolés à grande largeur de bande, sur 58 et 78 kHz (LAPSHIN & VORONTSOV, 2000). Ces espèces sont donc également à écarter.

Dans la famille des Nolidae (anciennement incluse dans les Noctuidae), *Bena bicolorana* (Halias du chêne, répandu en Europe), cymbalise sur 50 kHz des strophes dispersant des courtes séries d'accents intenses entre des séries plus longues d'accents faibles (SKALS & SURLYKKE, 1999).

Une autre espèce de Nolidae étudiée par ces mêmes auteurs, *Pseudoips prasinana* (anciennement *P. fagana*, le Halias du hêtre, très commun sur notre zone d'étude) cymbalise entre 35,2 et 42,7 kHz des strophes de 10 à 500 ms, très intenses (105 dB SPL à 8 cm), contenant de courts accents (0,3 ms) à raison de 400 par seconde minimum : ces caractéristiques sont très proches de nos enregistrements non identifiés. **L'hypothèse que nos sons récoltés *in natura* proviennent de l'espèce *Pseudoips prasinana* (L.) est donc très probable** : au contraire de toutes les autres espèces étudiées dans la



Pseudoips prasinana (mâle).

© Michel RAUCH (11/04/2007)

littérature qui présentent des différences plus ou moins nombreuses et/ou profondes, les émissions de *Pseudoips prasinana* en laboratoire concordent avec nos critères de fréquence (FME, largeur de bande), de durées (accents, intervalles, strophes) de rythmique et d'intensité ; de plus, la biologie de l'espèce (activité crépusculaire, phénologie saisonnière, habitat, répartition) concordent parfaitement.

Chez cette espèce, la cymbalisation est produite par une paire de timbales situées à la base ventrale de l'abdomen, chacune formée d'une cuticule lisse (ce qui entraîne l'émission d'un accent unique à chaque mouvement de contraction ou de détente, contrairement à *Bena bicolorana* où la cuticule de la timbale est striée) au fond d'une poche, actionnée par un muscle s'insérant sur une crête médiane entre les deux poches et se prolongeant sous la cuticule (SKALS & SURLYKKE, 1999).

Un chant de cour de forte intensité de la part d'un papillon pose un problème de balance entre l'avantage d'un recrutement

des femelles à plus grande distance, et l'inconvénient du manque de discrétion vis-à-vis des chiroptères prédateurs. Une espèce comme *Thecophora fovea* décale son cycle de chant en octobre (SURLYKKE & GOGALA, 1986), période où les chiroptères sont moins actifs en chasse ; ce n'est pas le cas de *Pseudoips prasinana* qui chante de mai à juillet. Mais la caractéristique observée, de réduire la période de chant à une trentaine de minutes au crépuscule (contraignante en termes de stratégie de communication intraspécifique) pourrait être une adaptation visant à minimiser la prédation : comme nous le constatons lors de nos relevés de terrain, les chiroptères glaneurs (seuls susceptibles d'avoir accès à une proie posée sur un substrat) démarrent leur activité en fin de crépuscule (contrairement aux espèces de lisière et de haut vol, plus précoces) ; il y a ainsi un très faible recouvrement temporel, vérifié sur le terrain grâce aux écoutes au détecteur d'ultrasons.



Pseudoips prasinana (femelle).

© Jean-François CORNUET (19/07/2007)

Deux séquences sonores
(wave standard)
de *Pseudoips prasinana*
enregistrées sur le terrain
peuvent être téléchargées ici :

Séquence enregistrée
en hétérodyne :

http://www.plume-de-naturalistes.fr/wp-content/uploads/2018/04/Pseudoips-prasinana_HETERODYNE-41kHz_Croze19_30juin2013_M-Barataud.wav

Séquence enregistrée
en expansion de temps x 10 :

http://www.plume-de-naturalistes.fr/wp-content/uploads/2018/04/Pseudoips-prasinana_EXPANSIONx10_Croze19_30juin2013_M-Barataud.wav

Validation de l'hypothèse

Après qu'il existât une hypothèse restreinte à une espèce précise, la preuve pouvait être apportée par une démarche inverse : capturer un mâle d'*Halias* du hêtre, le mettre en conditions de chant et comparer ses séquences aux nôtres enregistrées en aveugle sur le terrain.

Informé de la nature de l'hypothèse, Niels Skals a contribué de façon définitive au processus en fournissant un enregistrement issu de son étude de 1999 avec Anne-Marie Surlikke. La comparaison des deux sources – terrain versus laboratoire - a montré une similitude probante des différents critères, à l'analyse auditive comme à l'analyse informatique.

Ainsi, au terme d'une démarche déductive, nos enregistrements de terrain réalisés en aveugle ont pu aboutir à une identification certaine.

Remerciements

Julien Barataud et Sylvie Giosa ont participé aux enregistrements de terrain. Stéphane Aulagnier a fourni plusieurs articles sur le sujet avec sa diligence et son efficacité habituelles.

Merci à Michael D. Greenfield pour sa disponibilité à répondre aux questionnements dans la phase exploratoire.

Merci à Jean-François Desmet pour le contact avec ses collègues photographes, et à Jean-François Cornuet et Michel Rauch pour leurs magnifiques photos.

Enfin, nous adressons une pensée attristée et reconnaissante à Annemarie Surlikke, décédée trop tôt en 2015.

Bibliographie

BARATAUD, J., en prép. *Emissions acoustiques des sauterelles de France*. Biotope, Mèze.

BLEST, A. D., 1964. Protective display and sound production in some new world arctiid and ctenuchid moths. *Zoologica* 49, 161–181.

BOULARD, M. & B. MONDON. 1995. *Vie et mémoires de cigales. Provence, Languedoc, Méditerranée*. Ed. de L'Equinoxe, Barbentane. 159 pp.

CONNER, W.E. 1999. Review - 'Un chant d'appel amoureux': acoustic communication in moths. *The Journal of Experimental Biology* 202, 1711–1723.

COCROFT, R.B., M. GOGALA, P.S.M. HILL & A. WESSEL. 2014. *Studying Vibrational Communication*. Springer, Switzerland. 462 pp.

DI GIULIO, A., S. FATTORINI, W. MOORE, J. ROBERTSON & E. MAURIZI. 2014. Form, function and evolutionary significance of stridulatory organs in ant nest beetles (Coleoptera: Carabidae: Paussini). *European Journal Entomology* 111(5): 692-702.

FULLARD, J. H. & J. E. YACK. 1993. The evolutionary biology of insect hearing. *Trends Ecol. Evol.* 8: 248–252.

GREENFIELD, M.D. 2014. Acoustic Communication in the Nocturnal Lepidoptera. In: B. HEDWIG (ed.), *Insect Hearing and Acoustic Communication, Animal Signals and Communication*, vol. 1. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

GREENFIELD, M.D. 2016. Evolution of Acoustic Communication in Insects. In: G.S. POLLACK et al. (eds.). *Insect Hearing*. Springer, Switzerland.

GWYNNE, D. T. & E. D. EDWARDS. 1986. Ultrasound production by genital stridulation in *Syntonarcha iriastis* (Lepidoptera: Pyralidae): long distance signalling by male moth? *Zool. J. Linn.Soc.* 88: 363–376.

HELLER, K-G. & R. KRAHE. 1994. Sound production and hearing in the pyralid moth *Symmoracma minoralis*. *J. exp. Biol.* 187, 101–111.

HOY, R.R. 1989. Startle, categorical response and attention in acoustic behavior of insects. *Annu. Rev. Neuroscience* 12: 355–375.

LAPSHIN, D.N. & D.D. VORONTSOV. 2000. Ultrasonic Emission by Noctuid Moths (Lepidoptera, Noctuidae): Main Characteristics of Signals and Possible Mechanisms of Their Generation. *Entomological Review* 80(9): 1157-1169.

LIMOUSIN, D. & M.D. GREENFIELD. 2009. Evaluation of amplitude in male song: female waxmoths respond to fortissimo notes. *The Journal of Experimental Biology* 212: 4091-4100.

NAKANO, R., T. TAKANASHI, F. IHARA, K. MISHIRO & M. TOYAMA. 2012. Male courtship ultrasound produced by mesothoracic tymbal organs in the yellow peach moth, *Conogethes punctiferalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Appl Entomol Zool* 47: 87–93.

- RAGGE, D.R. & J. REYNOLDS. 1998.** *The songs of the grasshoppers and crickets of Western Europe*. Ed. Harley Books, London. 591 pp.
- REBAR, D. & R.L. RODRIGUEZ. 2016.** Males adjust their signalling behaviour according to experience of male signals and malefemale signal duets. *J. Evol. Biol.* 29: 766–776.
- SANDERFORD, M.V., & W.E. CONNER. 1995.** Acoustic Courtship Communication in *Syntomeida epilais* Wlk. (Lepidoptera: Arctiidae, Ctenuchinae). *Journal of Insect Behavior* 8(1): 19-31.
- SKALS, N. & A. SURLYKKE. 1999.** Sound production by abdominal tymbal organs in two moth species: the green silverline and the scarce silverline (Noctuoidea: Nolidae: Chloephorinae). *J Exp Biol* 202:2937–2949.
- SKALS, N., A. SURLYKKE & H. SORENSEN. 1996.** Sound Production with an Abdominal «Tymbal» Organ in a Noctuid Moth, *Pseudoips fagana*. 15th Symp. Int. Bioacoust. Counc., Pavia, p. 263.
- SPANGLER, H. G. 1985.** Sound production and communication by the greater wax moth (Lepidoptera: Pyralidae). *Ann. ent. Soc. Am.* 78, 54–61.
- SPANGLER, H. G. 1986.** Functional and temporal analysis of sound production in *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Comparative Physiology A* 159(6): 751–756.
- SPANGLER, H. G. 1987.** Ultrasonic communication in *Corcyra cephalonica* (Stainton) (Lepidoptera: Pyralidae). *J. stored Prod. Res.* 23, 203–211.
- SPANGLER, H. G., M. D. GREENFIELD & A. TAKESSIAN. 1984.** Ultrasonic mate calling in the lesser wax moth. *Physiol. Ent.* 9: 87–95.
- SURLYKKE, A. & M. GOGALA. 1986.** Stridulation and hearing in the noctuid *Thecophora fovea* (Tr.). *J. Comp. Physiol. A* 186: 267–273.
- TAKANASHI, T., R. NAKANO, A. SURLYKKE, H. TATSUTA, J. TABATA, Y. ISHIKAWA, & N. SKALS. 2010.** Variation in Courtship Ultrasounds of Three Ostrinia Moths with Different Sex Pheromones. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013144>
- TREMATERRA, P. & G. PAVAN. 1995.** Ultrasound production in the courtship behaviour of *Ephestia cautella* (Walk.), *E. kuehniella* Z. and *Plodia interpunctella* (Hb.) (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Stored Prod. Res.* 31: 43–45.

Pour citer cet article :

BARATAUD, M. & N. SKALS. 2018.

Emissions ultrasonores de communication sociale enregistrées en canopée : attribution au lépidoptère *Pseudoips prasinana* (L.) (Noctuoidea ; Nolidae ; Chloephorinae) grâce à une analyse bibliographique. *Plume de Naturalistes 2* : 11-22.

ISSN 2607-0510

Pour télécharger tous les articles de Plume de Naturalistes : www.plume-de-naturalistes.fr

RZRZRZRZRZRZR
ZRZRZRZRZRZR
RZRZ...

