

## Les ultrasons dans le monde animal : un aperçu (\*)

R. M. Libois

Docteur en Sciences, Premier assistant à l'Université de Liège

**Abstract.** Ultrasounds are produced and heard by a great variety of animals. Every zoological group considered has its own system of emission-audition. Ultrasounds appear to be used only in order to exchange some information with other members of a group or to echolocate, i.e. to detect possible preys or obstacles with a sonar-like system. The best known echolocating mammals are cetaceans and bats. Bats produce two kinds of ultrasonic signals : constant frequency emissions and frequency modulated pulses. Pure tones allow quick detection and identification of the preys, whereas echoes of F.M. pulses carry valuable informations on the quality of sound reflecting surfaces. Despite these highly sophisticated detection systems, the preys, mainly moths, can sometimes escape their predator. Some of them adopt an irregular flight, others are able to deter the bats or to jam their echolocation clicks.

### Introduction

L'objet de cette note n'est pas de faire une synthèse, même brève, de ce qui est actuellement connu de l'utilisation des ultrasons par les animaux. Le sujet est trop vaste et exigerait bien plus qu'une dizaine de pages de développement. Nous nous contenterons ici de généralités, en espérant toutefois que leur exposé fera entrevoir à la fois la complexité des systèmes utilisés par les animaux pour émettre et capter des ultrasons et la diversité des situations dans lesquelles ils interviennent. Tout lecteur intéressé pourra approfondir la question en se reportant aux ouvrages de SALES et PYE, 1974, de BUSNEL et FISH, 1980 ou de PURVES et PILLERI, 1983.

Dans un premier temps, nous verrons par qui, comment et pourquoi sont produits les ultrasons dans le règne animal ; nous tenterons ensuite de détailler quelque peu un système très perfectionné de détection ultrasonique mis au point par certains animaux.

Avant d'entrer dans le vif du sujet, il n'est cependant pas inutile d'attirer l'attention sur le fait que la distinction entre sons et ultrasons est strictement anthropocentrique. Les sons (20 à 20 000 Hz) sont des vibrations détectables par l'oreille humaine ; les ultrasons, non audibles pour l'homme en raison de leur fréquence trop élevée, peuvent être entendus par certains animaux. La sensibilité auditive maximale de plusieurs d'entre eux peut d'ailleurs se situer à des

fréquences non perçues par l'homme : les chauves-souris, les cétacés et bon nombre de papillons nocturnes sont dans ce cas (fig. 1).

### Production et réception

La production d'ultrasons est le fait de nombreux groupes zoologiques appartenant essentiellement à l'embranchement des insectes et à la classe des mammifères euthériens.

Chez les insectes, ce sont surtout des orthoptères (criquets et sauterelles), des lépidoptères (notamment des papillons nocturnes de la famille des *Arctiidae*) et des coléoptères (bousiers et nécrophores) qui produisent des ultrasons. Les modes de production sont très divers :

- râpe de stridulation des élytres chez les sauterelles (*Tettigonoidea*),
- denticulations du fémur postérieur chez les criquets (*Acridoidea*),
- tymbales métathoraciques des lépidoptères arctiides,
- coxa mésothoraciques chez les bousiers (*Geotrupes*) (LEROY, 1979).

Certaines larves de trichoptères (elles sont aquatiques) émettent elles aussi des ultrasons (SILVER, 1980).

(\*) Exposé lors de la 2<sup>e</sup> journée de médecine physique de l'U.L.B. «Les ultra-sons en thérapeutique», 4 mai 1985.

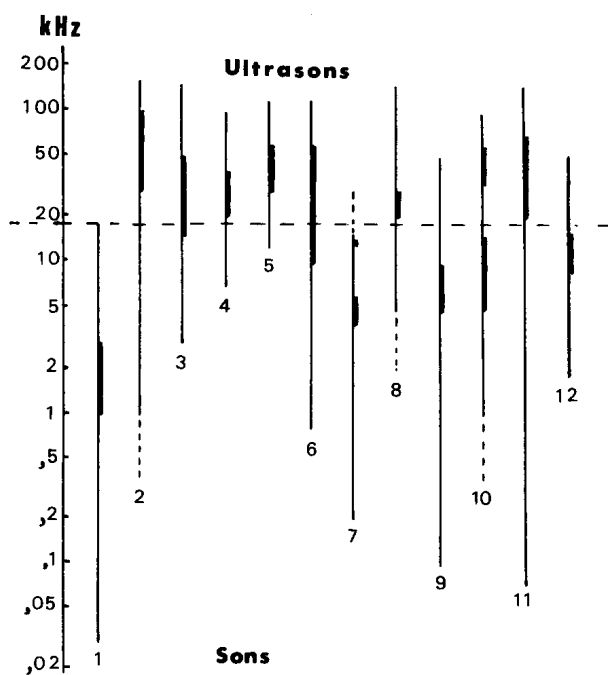


Fig. 1

Domaine de sensibilité acoustique de différents groupes animaux. Les traits gras indiquent les zones de sensibilité maximale. 1 : homme ; 2 : chiroptères ; 3 : nortuelles ; 4 : sphingidés ; 5 : chrysopes ; 6 : sauterelles ; 7 : grillons ; 8 : courtilières ; 9 : criquets ; 10 : rongeurs ; 11 : cétacés ; 12 : tenrecs (d'après SALES et PYE, 1974, modifié).

De nombreuses espèces sont à la fois émettrices et réceptrices mais le paon de jour (*Inachis io*), bien qu'il produise des ultrasons très intenses (100 dB 10 cm) leur est totalement sourd (MØHL et MILLER, 1976). La chrysope (*Chrysopa carnea*) par contre, reçoit les ultrasons mais n'en émet pas. Elle est équipée de petits organes récepteurs fort simples disposés sur la première nervure des ailes antérieures (MILLER, 1970). D'autres insectes ont des systèmes de réception très sophistiqués : les papillons noctuidés ont de véritables organes tympaniformes situés de part et d'autre du métathorax. Ils leur permettent même d'apprécier la direction de la source émettrice (ROEDER et TREAT, 1957). Chez les géométridés et les pyralidés, autres papillons nocturnes, ces récepteurs se trouvent au niveau du premier segment abdominal (LEROY, 1979) tandis que chez certains sphingidés, c'est au niveau de pièces mandibulaires modifiées qu'ils se situent (ROEDER, 1972). Le tympan des sauterelles, situé sur les tibias postérieurs réagit à un gradient de pression sonore tandis que celui des criquets est plus complexe encore : à certaines fréquences, il réagit aussi à la pression sonore ; à d'autres, il est sensible au mouvement des particules qui marque le déplacement de l'onde sonore (LEROY, 1979).

En bref, organes émetteurs et récepteurs sont, chez les insectes, des structures complexes tout à fait propres à chaque groupe considéré.

Chez les mammifères, les ultrasons sont perçus par le système auditif et sont produits par le larynx (LEROY, 1979) sauf chez les cétacés où les émissions sonores et ultrasonores semblent bien résulter du jeu des sacs nasaux et de l'évent (HOLLIEN *et al.*, 1976 ; MACKAY et LIAW, 1981). La question reste toutefois encore fort controversée (PILLERI, 1983).

La production d'ultrasons et la faculté de les entendre ont été mises en évidence chez bon nombre de mammifères appartenant aux ordres des marsupiaux et des édentés pour les métathériens et, pour les euthériens, aux ordres de insectivores, des chiroptères, des rongeurs, des pinnipèdes et des cétacés (LEROY, 1979 ; GOULD, 1984). En outre, certains carnivores et certains primates ont la faculté d'entendre les ultrasons (LEROY, 1979). Il semble que la fréquence la plus élevée ait été enregistrée chez un dauphin (*Steno bredanensis*) (350 kHz) mais la plupart des émissions ultrasonores des mammifères se situent dans la gamme 20-150 kHz (SALES et PYE, 1974).

## Fonction

Les animaux utilisent les ultrasons essentiellement dans deux contextes différents : d'une part pour se situer par rapport à leurs conspécifiques : fonction de communication et d'autre part pour se situer par rapport à leur environnement immédiat, qu'il soit biologique ou non : fonction d'écholocation.

## La communication

Nous ne nous étendons pas sur le rôle des ultrasons dans la communication, c'est-à-dire dans l'échange d'informations entre individus. Il serait en effet ridicule, dans l'examen du système de communication d'une espèce, de considérer les seuls ultrasons, à l'exclusion des sons audibles par l'homme alors que ces émissions ultrasonores sont perçues par cette espèce au même titre que les sons de fréquence inférieure à 20 kHz.

Dans le contexte de la communication, ils remplissent le même rôle que les sons audibles et tout comme ces derniers, apparaissent dans des situations très diverses. Chez les rongeurs par exemple, on a pu observer qu'ils étaient émis lors de combats entre mâles (SALES, 1972a), lors de la rencontre d'un mâle et d'une femelle (OKON, 1972 ; SALES, 1972b ; GYGER et SCHENK, 1984), pendant la période de gestation

(SCHRIEFER, 1982) ou dans un contexte social général (HOFFMEYER et SALES, 1977 ; GYGER et SCHENK, 1980). Ils auraient un rôle d'inhibition ou de modulation des comportements agressifs. Chez les bébés rongeurs, les ultrasons seraient émis en relation avec une situation de détresse, la faim, et surtout le froid (OKON, 1970) et induiraient chez la mère les comportements de transport et de réchauffement (NOIROT, 1966 ; ROUBERTOUX *et al.*, 1984). Au fur et à mesure que les jeunes grandissent et acquièrent une homéothermie parfaite, les caractéristiques physiques de ces émissions se modifient : leur durée et leur intensité diminuent, leur bande de fréquence se rétrécit (NOIROT, 1969).

### L'Écholocation

Le principe de l'écholocation est simple : il s'agit d'envoyer des trains d'ondes de fréquence donnée puis de recevoir et d'analyser les échos produits par ces trains d'ondes sur les obstacles environnant la source. Cette faculté est particulièrement bien connue chez les cétacés et chez les chauves-souris. Elle n'est toutefois pas l'apanage de ces deux groupes : certains insectivores tels que les tenrecs (*Tenrecidae*) et les musaraignes (*Soricidae*) peuvent écholocaliser (PODUSCHKA, 1977). Il en va de même pour certains rongeurs (GRIFFIN, 1977). Par ailleurs, l'écholocation n'implique pas nécessairement l'utilisation d'ultrasons. Un poisson-chat marin, *Arius felis* (TAVOLGA, 1982), un chiroptère du genre *Roussetus* et des oiseaux (GRIFFIN, 1977 ; SUTHERS et HECTOR, 1982) utilisent ce système à partir de cris parfaitement audibles. Ces oiseaux nichent dans des grottes obscures. Il s'agit du guacharo (*Steatornis caripensis*), sorte d'engoulevent sud-américain et des salanganes (*Collocalia hirundinacea* et *C. spodiopygia*), martinets du sud-est asiatique qui construisent, au moyen de leurs sécrétions salivaires, un nid qu'il nous arrive de manger sous la dénomination de potage «aux nids d'hirondelles».

Le principe de l'écholocation a beau être simple, sa mise en pratique pose plus d'un problème ; aussi allons-nous essayer de voir comment certaines chauves-souris ont résolu les difficultés.

### Deux types de signaux

Les chauves souris écholocalisatrices utilisent deux types de signaux physiquement très différents (NEUWEILER, 1983) : des signaux très brefs (0,5 à 5 msec) à large bande de fréquences ou des signaux plus longs (5 à 100 msec) de fréquence constante. Ces signaux ne

sont pas utilisés de la même façon ni dans les mêmes circonstances. Certaines espèces n'ont à leur répertoire que des émissions en fréquence modulée (F.M.) : cas de la roussette (*Roussetus aegyptiacus*), du molosse du Brésil (*Tadarida brasiliensis*) et de certains vespertillons, tel que le grand murin (*Myotis myotis*). Il s'agit généralement d'espèces dites glaneuses. D'autres qui chassent dans des milieux encombrés, tels que la frondaison d'un arbre, ont des émissions invariables constituées d'un son pur (fréquence constante : F.C.) suivi d'une ou deux parties fortement modulées des hautes vers les basses fréquences. C'est le cas de bon nombre d'hipposidés. D'autres enfin, chassent en plein air dans des volumes peu encombrés d'obstacles et utilisent alternativement des sons purs, éventuellement multiharmoniques, en vol de croisière et des impulsions brèves, fortement modulées, lorsqu'elles ont repéré une proie. C'est le cas des noctules (*Nyctalus sp.*) et des pipistrelles (*Pipistrellus sp.*). Ces deux types de signaux ont leurs avantages et leurs inconvénients respectifs.

### Les signaux à fréquence constante

Quelles sont les informations susceptibles d'être encodées par ce type de signal, ou plutôt, par leur écho ?

SCHNITZLER et ses collaborateurs (1983) ont placé un insecte dans un faisceau d'ultrasons de fréquence constante et ont enregistré les échos qu'il produisait dans différentes situations. Ils purent observer que l'écho le plus intense était renvoyé lorsque l'insecte

- était à la même hauteur que la source d'ultrasons,
- se déplaçait perpendiculairement à la direction de propagation du signal et
- avait les ailes pratiquement au sommet de leur «révolution».

L'amplitude de l'écho varie donc en fonction de ces paramètres mais après avoir essayé de la relier à la «surface acoustique» de la cible, SCHNITZLER *et al.* (1983) ont constaté que la relation n'était pas simple : il y a probablement un effet de miroir acoustique produit par les ailes lorsqu'elles sont dans une position donnée.

La fréquence de l'écho varie aussi en fonction de la direction de l'insecte par rapport à la source. Si l'insecte s'éloigne, on constate une modulation du signal vers des fréquences plus hautes : il est réfléchi par des parties de l'insecte qui se rapprochent de la source. C'est évidemment l'inverse si l'insecte se rapproche. De surcroît, les modulations de fréquence ne sont pas identiques d'une espèce à l'autre : elles dépendent de la

vitesse du battement des ailes de l'insecte, de sa taille, de la longueur de ses ailes. La modulation s'effectue sur une bande de fréquences qui est d'autant plus large que la fréquence du battement des ailes est élevée (SCHNITZLER *et al.*, 1983).

Les informations encodées par l'écho de signaux F.C. portent donc sur la direction de la proie, sur sa vitesse et sur son identité déterminée en fonction de la vitesse de son battement d'ailes.

Une autre question est de savoir si les chauves-souris interprètent et utilisent ces informations et, le cas échéant, comment elles y parviennent. Chez le grand fer à cheval (*Rhinolopus ferrum-equinum*), plusieurs constatations font penser que ces informations sont de première importance :

- cette chauve-souris localise ses proies dans un bruit de fond très important ;
- elle opère une véritable sélection de ses proies ;
- elle ne capture que des proies (papillons, surtout) dont les ailes sont en mouvement (BELL et FENTON, 1984) ;
- elle allonge la durée de son signal F.C. lorsqu'elle s'intéresse à une proie.

À titre de vérification, l'équipe de SCHNITZLER a transposé les échos reçus (fréquence voisine de 80 kHz) dans la gamme des 2 kHz et a pu remarquer que des auditeurs humains pouvaient discriminer les échos modulés des échos non modulés, étaient capables de distinguer les différentes espèces d'insectes en fonction de la vitesse de leur battement d'ailes et d'apprécier des différences dues à l'orientation de la direction de vol de l'insecte. Le système auditif des chauves-souris étant beaucoup plus perfectionné que le nôtre, on était en droit d'attendre qu'elles se montrent capables d'utiliser ces informations. SCHNITZLER et FLIEGER (1983) viennent d'en apporter la preuve expérimentale.

Les rhinolophes, tout au moins, ont une fenêtre très étroite de sensibilité aux ultrasons dont la fréquence est proche de celle des signaux qu'ils émettent (fig. 2). L'existence de cette fenêtre s'explique par l'extension de la zone où sont représentées les fréquences 80-86 kHz sur la membrane basilaire de la cochlée (fig. 3). En outre, les rhinolophes peuvent compenser l'effet Doppler dû à leur propre mouvement de manière à ce que les échos restent centrés sur une fréquence comprise dans leur fenêtre de sensibilité (8 à 2 kHz) : le signal est émis à une fréquence inférieure à celle de l'écho entendu (NEUWEILER, 1983). Cette faculté semble tout à fait particulière aux rhino-

lophidés. Elle n'a en tout cas pas pu être mise en évidence chez les hipposidériés (SCHULER, 1980).

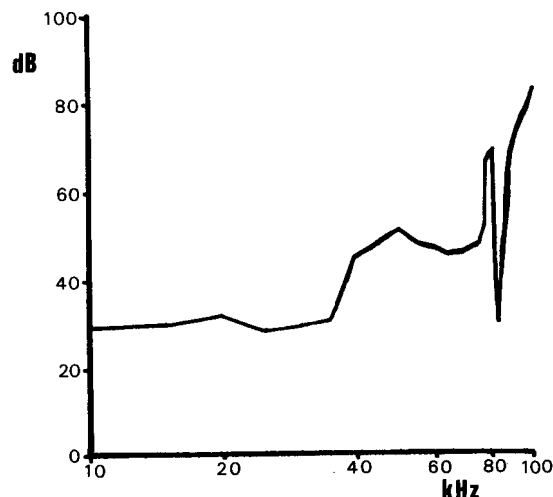


Fig. 2

Audiogramme de la chauve-souris *Rhinolophus ferrum-equinum* : courbe de la sensibilité auditive exprimée en décibels en fonction de la fréquence des sons (ultrasons) (d'après NEUWEILER, 1983, modifié).

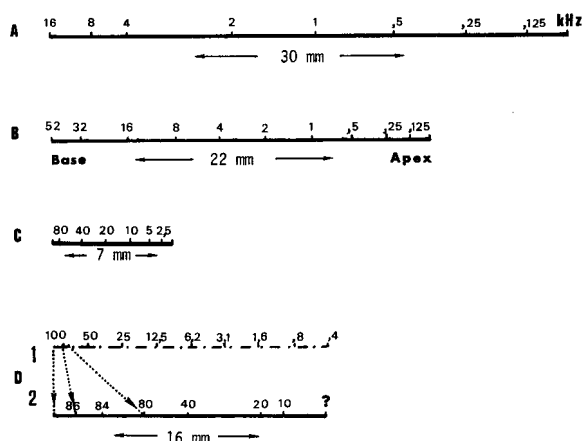


Fig. 3

Carte de la sensibilité de la membrane basilaire de la cochlée chez quelques espèces de mammifères. LA longueur de la membrane est donnée entre les flèches (dessin effectué à l'échelle).

A : Homme ; B : Chat domestique ; C : Souris domestique ; D : Grand rhinolophe (*Rh. ferrum-equinum*) 1 : représentation attendue ; 2 : résultats expérimentaux. Remarquer l'extension de la zone sensible aux fréquences comprises entre 80 et 86 kHz qui sont celles des échos des signaux d'écholocation (d'après NEUWEILER, 1983, modifié).

Chez une autre espèce, *Pteronotus parnellii*, il existe aussi un filtre mais il est d'un type tout à fait différent de celui des rhinolophes : la membrane basilaire de *Pteronotus* n'est pas morphologiquement différenciée comme celle des rhinolophes. De plus, le filtre peut être fatigué et même mis hors circuit lorsqu'il est surstimulé, ce qui n'est pas le cas de celui des rhinolophes. Chez *Pteronotus*, le filtre est probablement un résonateur vrai, ce qui explique sa fatiguabilité et aussi le fait que l'amplitude des potentiels microphoniques soit maximale à la fréquence centrale du filtre (62 kHz) (NEUWEILER, 1983).

L'analyse fine des fréquences dans une bande étroite a donc été inventée deux fois au moins chez les chauves-souris écholocalisatrices et de manière indépendante ! Elle est le fait de chauves-souris spécialisées dans la détection de proies en mouvement. Les signaux F.C. ne peuvent toutefois donner d'information précise sur la distance de la source à l'obstacle ou à la proie que s'ils sont précédés ou suivis d'une légère modulation de fréquence qui peut jouer le rôle de marqueur temporel. Ce genre de signal est bien connu chez certaines espèces mais jusqu'à présent, on n'a pas découvert de chiroptère se contentant d'émettre exclusivement des signaux F.C. : les espèces qui, pour le repérage se servent de sons purs (F.C.), émettent, dans les phases d'approche et de capture de la proie ou au voisinage d'un obstacle, des signaux F.M. (NEUWEILER, 1983).

#### Les signaux en fréquence modulée

À quelle nécessité obéissent ces signaux F.M. à large bande de fréquences ? Les émissions F.M. constituent en fait un moyen optimal de mesure précise de la distance par mesure du temps écoulé entre le début de l'émission et le début de la réception de l'écho. Mais cela, un son pur modulé en début d'émission ou dont l'attaque est abrupte, peut servir à le réaliser. Les signaux F.M. paraissent par contre irremplaçables pour transmettre des informations sur la qualité des surfaces des miroirs acoustiques.

NEUWEILER (1983) a pu montrer que le grand murin pouvait discriminer une surface parfaitement plane d'une autre qui présentait de très légères irrégularités inférieures à 30 microns. Trente microns de différence sont donc suffisants pour induire au niveau de l'écho d'un signal modulé des interférences analysables. Avec un son pur, le murin ne pourrait utiliser qu'une analyse temporelle et le délai entre les échos renvoyés par la surface principale et par l'aspérité est beaucoup trop petit (1/10 è de microseconde) pour être perçu par le

système auditif des chauves-souris. Bien que très poussées, leurs capacités d'analyse temporelle des échos n'atteignent pas ces performances.

Mais comment fonctionne ce système de mesure du temps écoulé entre le début de l'émission du signal et le début de la réception de l'écho de ce signal ? Bien entendu, cela se passe au niveau des neurones qui encodent l'information mécanique transmise à la membrane basilaire. Certaines espèces possèdent des adaptations fonctionnelles particulières qui facilitent cette mesure du temps.

Certains neurones détecteurs de *Pteronotus parnellii* répondent de manière optimale à des paires de stimuli dont le second est séparé du premier par un délai d'au moins 0,4 msec (distance min = 15 cm). Ces neurones ne sont activés que par un signal qui reproduit certaines caractéristiques du cri d'écholocalisation (O'NEILL et SUGA, 1982).

Chez les rhinolophidés, certains neurones répondent spécifiquement à des paires de signaux pour autant que le second signal reçu ait une fréquence supérieure à celle du premier. D'autres suppriment la réponse au premier stimulus et amplifient celle au second qu'il n'intervient pas plus de 20 msec après le premier et cela, même si son intensité est de 30 dB inférieure à celle du premier (NEUWEILER, 1983). D'autres neurones encore, ne réagissent que si la chauve-souris a préalablement émis une vocalisation et il s'avère que la repasse de cette vocalisation n'est pas suffisante pour déclencher une réponse (SCHULER, 1979). Tous ces effets de blocage ou de facilitation d'une réponse nerveuse sont toutefois limités à un laps de temps très court variant de 0 à 60 msec. Ce délai correspond à une distance source-cible de 10,5 mètres au plus (NEUWEILER, 1983).

Bref, nous dirons que les chiroptères ont développé, sur base d'un même principe, des systèmes d'analyse qui bien que différents, présentent des adaptations morphologiques et fonctionnelles très poussées reliées aux caractéristiques des signaux produits.

Ces derniers ne sont pas non plus quelconques : ils ont des caractéristiques physiques particulières à chaque espèce (cela a permis la mise au point de détecteurs de chauves-souris (FENTON *et al.*, 1983 ; MILLER et ANDERSON, 1984)) voire même à chaque individu. La communication entre membres d'un groupe est ainsi rendue possible (LEONARD et FENTON, 1984) et la confusion avec les échos des cris du voisin est évitée. Chez *Rhinopoma hardwickei*, HABERSETZER (1981) a constaté une modification de la fréquence des signaux émis lorsque différents individus de cette espèce chassent en groupe. Une autre spécialisation existe chez les

rhinolophes : ils auraient la possibilité de focaliser leur signal grâce aux excroissances membraneuses qui ornent leur museau.

### *La riposte des proies*

Face à des systèmes de repérage aussi sophistiqués, les proies ont-elles encore quelque chance de s'échapper ? Certains insectes parviennent à s'esquiver. Voyons comment.

Selon SIMMONS et KICK (1983), la chasse d'un chiroptère se subdivise en trois stades :

– la phase de recherche : la chauve-souris émet des signaux à un rythme assez faible : 10/sec environ. Si, dans un rayon de 1 à 2 m, quelque chose est détecté, le rythme des signaux s'accélère, passe à 20-40/sec et la chauve-souris oriente la tête dans la direction de la proie : c'est

– la phase d'approche qui dure quelques dixièmes de seconde. Le type de signal change aussi : il se raccourcit et la composante «son pur» des espèces qui utilisent ce système fait place à des signaux F.M. Seules les espèces qui émettent de longs signaux F.C. continuent à émettre des sons purs mais elles les raccourcissent et les associent à des signaux F.M. C'est vraisemblablement au cours de la phase d'approche que les chauves-souris identifient leurs proies éventuelles. Des expériences ont montré qu'une discrimination entre morceaux de vers de farine et fragments de lastique avait lieu à ce moment, juste avant de passer à la troisième phase ;

– la phase terminale ou phase de capture. Le rythme de répétition des signaux, lorsque la chauve-souris se trouve à environ 30-50 cm augmente de manière très abrupte, allant jusqu'à 100 émissions/sec ! Les signaux sont très courts, et modulés en fréquence. Les chauves-souris à longues émissions F.C. utilisent encore des sons purs mais leur durée est réduite à quelques millisecondes. La chauve-souris suit la position changeante de la proie et se place de manière à l'intercepter au moyen de ses membranes alaires ou inférieure.

Certains insectes ont développé une stratégie particulière pour échapper à leurs prédateurs mammifères. Nous avons vu que certains d'entre eux entendaient les ultrasons. Si un papillon perçoit des ultrasons de faible intensité, cela signifie que le prédateur est encore loin. Il fait alors demi-tour et s'éloigne. Si les ultrasons perçus sont plus intenses, émis à un rythme plus soutenu, la proie se sent repérée et adopte dans ce cas un vol très saccadé, très irrégulier, se laissant parfois tomber comme une pierre. Cela lui donne ses chances.

Adoptée au stade terminal, cette tactique est encore payante. Des expériences réalisées sur des chrysope monrent que les chauves-souris ne parviennent pas à en capturer plus de 27% dans des conditions normales alors qu'elles en prennent 89% si les chrysope sont rendues osurdes (MILLER, 1983). Les papillons arctiides ont la possibilité d'émettre des ultrasons et ils ne s'en privent pas (FULLARD et FENTON, 1977). Dès qu'elles se sentent repérées, certaines espèces au goût très désagréable émettent des ultrasons, signalant ainsi leur non comestibilité (DUNNING, 1968). D'autres attendent le stade terminal avant de lancer leur cri. Son intensité, 68 dB à 1 m, est sans doute suffisante pour effrayer la chauve-souris : elle se détourne brusquement, comme si elle évitait un obstacle (MILLER, 1983).

S'agit-il d'un cri qui effraye ou d'une émission de brouillage ? Les choses ne paraissent pas encore très claires mais pour le papillon, l'essentiel est que le système fonctionne ... (FULLARD *et al.*, 1979).

En résumé, nous avons vu que de nombreux animaux ont recours à l'utilisation d'ultrasons. Ils les émettent ou les reçoivent grâce à des systèmes propres à chaque groupe zoologique. Les ultrasons apparaissent essentiellement dans le contexte général de la communication, c'est-à-dire qu'ils servent à échanger des informations entre individus de même espèce ou dans celui de l'écholocation où ils sont utilisés par un animal pour se situer par rapport à son environnement proche ou pour repérer ses éventuelles proies.

Les mammifères écholocalisateurs les mieux connus sont les cétacés et les chiroptères. Ces derniers utilisent deux types d'émissions ultrasonores : des signaux en fréquence constante qui permettent une détection et une identification rapides des proies en mouvement et des signaux modulés en fréquence dont les échos fournissent de précieuses indications sur la nature des surfaces réfléchissant les ultrasons. Face au perfectionnement des systèmes de détection des chauves-souris, les insectes proies, principalement des lépidoptères, ont développé des stratégies antiprédatrices qui, dans certains cas, leur permettent de déjouer les attaques de leurs prédateurs.

### **Bibliographie**

- BELL G. P., FENTON M. B. 1984. The use of Doppler shifted echoes as a flutter detection and clutter rejection system : the echolocation and feeding behavior of *Hipposideros ruber* (Chiroptera, Hipposideridae). *Behav. Biol. Sociobiol.*, **15** : 109-114.
- BUSBEL R. G., FISH J. F. 1980. *Animal sonar systems* Plenum Publ. Corp., New York.
- DUNNING D. C. 1968. Warning sounds of moths. *Z. Tierpsychol.*, **25** : 129-138.

- FENTON M. B., MERRIAM H. G., HOLROYD G. L. 1983. Bats of Kootenay, Glacier and Mount Revelstoke National Parks in Canada : identification by echolocation calls, distribution and biology. *Can. J. Zool.*, **61** : 2503-2508.
- FULLARD J. H., FENTON M. B. 1977. Acoustic and behavioural analyses of the sounds produced by some species of Nearctic arctiidae (*Lepidoptera*). *Can. J. Zool.*, **55** : 1213-1224.
- FULLARD J. H., FENTON M. B., SIMMONS J. A. 1979. Jamming bat echolocation : the clicks of arctiid moths. *Can. J. Zool.*, **57** : 647-649.
- GOULD E. 1984. Ultrasonic communication in terrestrial mammals with some new data about *Monodelphis domestica* (*Marsupialia*). *Acta Zool. Fenn.*, **171** : 93-96.
- GRIFFIN D. R. 1977. Echolocation and its relevance to communication behavior. In T. A. SEBEOK : *How animals communicate*. Ed. Indiana Univ. Press, Bloomington and London, pp. 252-262.
- GYGER M., SCHENK F. 1980. Effet des traces d'un congénère sur la production d'ultrasons du mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* L.). *Behav. Processes*, **5** : 311-322.
- GYGER M., SCHENK F. 1984. Ultrasonic vocalization in the wood-mouse. *Apodemus sylvaticus* L. *Acta Zool. Fenn.*, **171** : 97-99.
- HABERSETZER J. 1981. Adaptive echolocation sounds in the bat *Rhinopoma hardwickei* : a field study. *J. Comp. Physiol.*, **144** : 559-566.
- HOFFMEYER I., SALES G. D. 1977. Ultrasonic behaviour of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*. *Oikos*, **29** : 67-77.
- HOLLIER H., HOLLIER P., CALDWELL D. K., CALDWELL M. C. 1976. Sound production by the atlantic bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*). *Cetology*, **26** : 1-8.
- LEONARD M. L., FENTON M. B. 1984. Echolocation calls of *Euderma maculatum* (*Vespertilionidae*) : use in orientation and communication. *J. Mammal.*, **65** : 122-126.
- LEROY Y. 1979. *L'univers sonore animal*. Gauthiers Villars, Paris.
- MACKAY R. S., LIAW H. M. 1981. Dolphin vocalization mechanisms. *Science*, **4495** : 676-678.
- MILLER L. A. 1970. Structure of the green lacewing tympanal organ (*Chrysopa carnea*, *Neuroptera*). *J. Morphol.*, **131** : 359-382.
- MILLER L. A. 1983. How insects detect and avoid bats. In HUBER F., MARKL H. *Neuroethology and behavioural physiology*. Springer Verlag, Berlin, pp. 251-266.
- MILLER L. A., ANDERSEN B. B. 1984. Studying bat echolocation signals using ultrasonic detectors. *Z. Säugetierkd.*, **49** : 6-13.
- MÖHL B., MILLER L. A. 1976. Ultrasonic clicks produced by the peacock butterfly : a possible bat-repellent mechanism. *J. Exp. Biol.*, **64** : 639-644.
- NEUWEILER G. 1983. Echolocation and adaptivity to ecological constraints. In HUBER F., MARKL H. *Neuroethology and behavioural physiology*. Springer Verlag, Berlin, pp. 280-302.
- NOIROT E. 1966. Ultrasons et comportements maternels chez les petits rongeurs. *Ann. Soc. roy. zool. Belg.*, **95** : 47-56.
- NOIROT E. 1969. Soud analysis of ultrasonic distress calls of mouse pups as a function of their age. *Anim. Behav.*, **17** : 340-349.
- OKON E. E. 1970. The effects of environmental temperature on the production of ultrasounds by the isolated non handled albino mouse pup. *J. Zool., Lond.*, **162** : 71-83.
- OKON E. E. 1972. Factors affecting ultrasound production in infant rodents. *J. Zool., Lond.*, **168** : 139-148.
- O'NEILL W. E., SUGA N. 1982. Encoding of target range and its presentation in the auditory cortex of the mustached bat. *J. Neurosci.*, **2** : 17-33.
- PILLERI G. 1983. The sonar system of the dolphins. *Endeavour*, **7** : 59-64.
- PODUSCHKA W. 1977. Insectivore communication. In SEBEOK T. A. : *How animals communicate*, Indiana Univ. press, Bloomington and London, pp. 600-633.
- PURVES P.E., PILLERI G. E. 1983. *Echolocation in whales and dolphins*. Academic press, London.
- ROEDER K. D. 1972. Acoustic and mechanical sensitivity of the distal lob of the pilifer in choerocampine hawkmoths. *J. Insect. Physiol.*, **18** : 1249-1264.
- ROEDER K. D., TREAT A. E. 1957. Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moth. *J. Exp. Zool.*, **134** : 127-158.
- ROUBERTOUX P., CHARLIER M., COHAN-SALMON Ch., JOUHAUNEAU J. 1984. Correlations between retrieving behavior in females and ultrasonic vocalizations in newborn mice. *Acta Zool. Fenn.*, **171** : 101-102.
- SALES G. D. 1972a. Ultrasound and aggressive behaviour in rats and other small mammals. *Anim. Behav.*, **20** : 88-101.
- SALES G. D. 1972b. Ultrasound and mating behaviour in rodents with some observations on other behavioural situations. *J. Zool. Lond.*, **168** : 149-164.
- SALES G. D., PYE J. D. 1974. *Ultrasonic communication by animals*. Chapman et Hall, London.
- SCHNITZLER H. U., FLIEGER E. 1983. Detection of oscillating target movements by echolocation in the greater horseshoe bat. *J. Comp. Physiol.*, (A), **153** : 385-391.
- SCHNITZLER H. U., MENNE D., KOBER R., HEBLICH K. 1983. Theacoustical image of fluttering insects in echolocating bats. In HUBER G. et MARKL H. *Neuroethology and behavioural physiology*. Springer Verlag, Berlin, op. 235-250.
- SCHRIEFER J.A. 1982. Ultrasound production by pregnant rats. *Behav., Neural Biol.*, **35** : 422-425.
- SCHULLER G. 1979. Vocalization influences auditory processing in collicular neurons of the CF-FM bat. *Rhinolophus ferrum-equinum*. *J. Comp. Physiol.*, **132** : 39-46.
- SCHULLER G. 1980. Hearing characteristics and Doppler-shift compensation in South Indian CF-FM bats. *J. Comp. Physiol.*, **139** : 349-356.
- SILVER S. C. 1980. Ultrasound production during stridulation by hydropsychid larvae (*Trichoptera*). *J. Zool., Lond.*, **191** : 323-331.
- SIMMONS J. A., KICK S. A. 1983. Interception of flying insects by bats. In HUBER F., MARKL H. *Neuroethology and behavioural physiology*. Springer Verlag, Berlin, pp. 267-279.
- SUTHERS R. A., HECTOR D. H. 1982. Mechanism for the production of echolocating clicks by the grey swiftlet. *Collocalia spodiopygia*. *J. Comp. Physiol.*, **148** (A) : 457-470.
- TAVOLGA W. N. 1982. Auditory acuity in the sea catfish (*Arius felis*). *J. Exp. Biol.*, **96** : 367-376.