

Les Phéromones Sexuelles des Zygènes III. - le Comportement de *Zygaena Filipendulae* I. (*Lepidoptera*, *Zygaenidae*).

Pierre Zagatti & Michel Renou

To cite this article: Pierre Zagatti & Michel Renou (1984) Les Phéromones Sexuelles des Zygènes III. - le Comportement de *Zygaena Filipendulae* I. (*Lepidoptera*, *Zygaenidae*)., *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 20:4, 439-454, DOI: [10.1080/21686351.1984.12278756](https://doi.org/10.1080/21686351.1984.12278756)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/21686351.1984.12278756>



Published online: 09 Sep 2025.



Submit your article to this journal 



Article views: 6



View related articles 

LES PHÉROMONES SEXUELLES DES ZYGÈNES III. — LE COMPORTEMENT DE *ZYGAENA FILIPENDULAE* L. (LEPIDOPTERA, ZYGAENIDAE).

Pierre ZAGATTI & Michel RENOU

Laboratoire des Médiateurs Chimiques, INRA-CNRS,
Domaine de Brouessy, Magny-les-Hameaux, F-78470 St-Rémy-lès-Chevreuse.

Mots-clés : *Lepidoptera*, *Zygaenidae*, *Zygaena filipendulae*, comportement sexuel, phéromone sexuelle, vision, leurres.

Résumé. — Le comportement sexuel de *Zygaena filipendulae* L. a été étudié dans la nature et au laboratoire. La rencontre des sexes est assurée à distance par une phéromone émise par la femelle. La vision intervient ensuite pour guider le mâle en vol à une distance inférieure à 50 cm. Des expériences avec différents leurres ont révélé que cette attraction visuelle était peu spécifique. L'isolement entre les espèces ressemblantes de Zygènes serait plutôt de nature chimique, au moins lorsque leurs périodes de vol coïncident. Les différentes phases du comportement de cour ont été observées; il apparaît que la femelle réceptive adopte une posture d'acceptation en relevant les ailes quand le mâle la touche de ses antennes. D'autres expériences avec des leurres ont montré l'importance des échanges tactiles entre les pièces génitales du mâle et l'abdomen de la femelle lors des tentatives d'accouplement. Des observations concernant l'importance d'une source de phéromone discontinue, ou l'apparition de phénomènes d'apprentissage, nous ont conduit à discuter de l'importance que pourraient présenter ces phénomènes lors de l'utilisation des phéromones pour le piégeage d'espèces nuisibles aux cultures.

Summary. — The mating behaviour of the six-spotted burnet moth, *Zygaena filipendulae* L. was studied in the field and in the laboratory. The long-range attraction is mediated by a female-emitted pheromone. Then visual cue affects the guidance of the flying male moth in the 50 cm range. Experiments with dummies have shown that the specificity of the visual attraction was low. Therefore the sexual isolation between different species of burnet moths identically coloured should be chemically mediated. By observing the courtship behaviour, it appears that a receptive female exhibits an acceptance posture by moving her wings upwards when the male touches her with his antennae. Further experiments with dummies revealed the importance of tactile stimuli between male genitalia and female's abdomen during copulation attempts. The efficiency of discontinuous pheromone stimulations and the development of learning processes during our experiments suggested that such phenomena could alter the trapping of pests with sex attractants.

Si les Lépidoptères sont depuis longtemps un sujet de prédilection pour ceux qui étudient le comportement sexuel, force est de constater que ce sont surtout les Rhopalocères (*Papilionoidea*) qui ont été choisis par les éthologistes (Tinbergen *et al.*,

1942; Brower *et al.*, 1965). Depuis une vingtaine d'années toutefois, le développement des travaux sur les phéromones sexuelles d'espèces nuisibles a conduit quelques équipes à aborder le comportement d'Hétérocères, principalement dans les familles des *Tortricidae*, *Noctuidae* et *Pyrilidae* (revues dans Shorey, 1973; Roelofs & Cardé, 1977). Il ressort de ces travaux deux schémas de base bien établis : chez les *Papilionoidea*, la rencontre des sexes dépend surtout de stimuli visuels alors que chez les Hétérocères nocturnes, elle est très influencée par des signaux chimiques (Guillaumin, 1977). Par contre, lors du comportement de cour, des phéromones n'agissant qu'à courte distance (aphrodisiaques) existent dans tous les groupes de Lépidoptères.

A côté de ces travaux, les informations concernant d'autres groupes de moindre importance économique, mais parfois d'un grand intérêt biologique ou phylogénétique, demeurent très fragmentaires. C'est dans cet esprit que nous avons abordé l'étude des Zygènes, à la suite de captures de mâles de *Zygaena hippocrepidis* Hübner et *Z. ephialtes* L. dans des pièges appâtés avec des attractifs de synthèse pour tordeuses (Decamps *et al.*, 1981). Après avoir étudié par électroantennographie la perception antennaire de ces composés (Renou & Decamps, 1982), il restait à établir par l'observation et l'expérience que c'était bien une phéromone sexuelle émise par la femelle qui guidait le mâle de *Z. filipendulae* vers sa partenaire, et jusqu'à quel point ce comportement interférait avec une attraction visuelle chez ces insectes exclusivement diurnes et à coloration aposématique.

Matériel et méthodes

a) La population naturelle

L'observation d'une population naturelle de *Z. filipendulae* a été menée dans les dunes littorales près de Barneville-Carteret (Manche). Ces insectes sont associés à *Salix repens* L. (Chevin, 1965) qui vit dans les parties basses et humides de la dune fixée (fig. 1).

Les adultes, bien visibles, volent fin juillet-début août. Ils butinent les capitules de Composées dans les creux abrités du vent. Leurs larves se nourrissent sur *Lotus corniculatus* L. puis remontent le long des tiges de Graminées et surtout de juncs, entre lesquelles pousse leur plante-hôte, pour tisser leur cocon de nymphose.

Les extrémités de feuilles de juncs portant un cocon sont prélevées et piquées verticalement dans le sable humide couvrant le fond d'une boîte transparente. Mâles et femelles sont séparés dès l'émergence des adultes par examen de leur extrémité abdominale. Les mâles sont relâchés dans le biotope et les femelles vierges sont conservées dans des bouteilles de matière plastique fermées par un voile de gaze; elles peuvent s'alimenter sur des fleurs de centaurees fraîchement cueillies.

b) Attraction des mâles

Pour mettre en évidence une attraction des mâles par voie olfactive dans le biotope naturel, des femelles vierges ont été enfermées dans une cagette grillagée, cubique, de 6 cm d'arête. Les parois de la cagette ont été doublées d'un papier léger de façon à rendre ses occupantes invisibles de l'extérieur tout en laissant diffuser d'éventuelles phéromones.

La cagette est posée, soit directement sur le sol, soit à l'intérieur d'un piège à phéromone prismatique blanc (piège type INRA) suspendu à un mètre du sol; dans ce cas, le fond englué du piège a été enlevé pour nous permettre de répéter les observations sans prélever trop de mâles dans cette population très isolée et localisée.

c) Travail au laboratoire

Environ 250 cocons des deux sexes ont été rapportés de Carteret au cours des deux saisons successives pour la poursuite des observations au laboratoire. Mâles et femelles ont été isolés dès leur émergence et conservés dans des pièces séparées, sous photopériode naturelle, jusqu'au moment des tests.

Pour décrire l'accouplement avec précision et analyser en détail le comportement des mâles sur des leurres, nous avons utilisé un système d'enregistrement vidéo portable (magnétoscope SANYO VTC 7100 et caméra SANYO VC 510) avec dispositif de ralenti (1/4) et d'examen image par image.

d) Expériences de leurres

Ces expériences se sont déroulées sur un terrain dégagé — pelouse rase d'une superficie de 800 m² — adossée au laboratoire. Elles ont consisté à analyser le comportement des mâles envers différents leurres, après qu'ils aient été attirés à distance par 3 femelles vierges enfermées dans une cagette opaque. Les leurres sont constitués d'une petite baguette de moelle de sureau de 20 mm de long, peinte en noir mat, figurant le corps d'un papillon adulte et portant 2 triangles de carton, colorés et en forme d'ailes. L'ensemble a approximativement la taille d'une femelle, soit 2 cm de long; une épingle à insecte, piquée dans le « corps » du leurre, maintient celui-ci incliné de 45° sur son support (fig. 8). Huit leurres différents sont alors disposés en cercle sur une plaque de liège, autour de la cagette contenant les femelles appelantes. La plaque est posée au centre de la pelouse et une girouette, constituée d'un ruban de papier léger fixé à un mât, permet d'apprécier à chaque instant la force et la direction du vent.

Lorsque les femelles sont en posture d'appel sexuel, les mâles sont lâchés un par un, à une distance de 20 m de la cagette, et sous le vent de celle-ci. Pour le lâcher, la boîte contenant un mâle est maintenue ouverte jusqu'à ce que le papillon s'envole de lui-même. L'approche aérienne du mâle et son comportement au voisinage de la plaque et sur les leurres sont observés et enregistrés sur bande vidéo.

● Dans une 1^{re} expérience, nous avons proposé aux mâles une série de 8 leurres colorés (fig. 8), en blanc, en rouge et en noir; ces deux dernières couleurs étant propres aux *Zygènes*. Différents schémas de coloration ont été reproduits : soit un ensemble de taches sur fond de couleur différente, comme l'aile antérieure des adultes (leurres n°s 3, 6 et 7), soit une coloration « bi-partie », l'aile artificielle étant divisée en deux plages rouge et noire, d'égale surface (leurre n° 8), soit enfin des leurres monochromes (leurres n°s 1, 4 et 5). Le dernier leurre (n° 2) est un leurre entièrement noir, comme le n° 4, auquel ont été collées les ailes d'un mâle de *Z. filipendulae*, ailes antérieures au-dessus, ailes postérieures au-dessous et en quinconce de façon à laisser apparaître leur bord anal.

Pour chaque leurre on a dénombré les contacts, sans tenir compte de leur durée ou de leur intensité. Les observations se sont déroulées entre 12 h 00 et 16 h 30, heure solaire, durant trois après-midi successifs (10, 11 et 12-VIII-1982), au cours desquels 27 mâles furent utilisés. Pendant l'expérimentation, des rotations aléatoires des leurres ont été opérées pour limiter l'influence de la position d'un leurre par rapport au vent et les interactions entre leurres voisins.

● Dans une 2^e expérience, nous avons étudié le comportement du mâle une fois posé et en particulier l'influence de stimuli tactiles provenant du leurre. Huit nouveaux leurres ont été employés; les cinq premiers ont été construits à partir du leurre biparti rouge et noir (n° 8 de la première expérience), choisi en raison de l'attractivité dont il avait fait preuve :

- leurre A : biparti, sans modification;
 - leurre B : biparti auquel on a fixé les cinq derniers segments de l'abdomen d'une femelle après 3 rinçages à l'acétone;
 - leurre C : biparti avec un manchon formé de la cuticule et des écailles des segments 3 à 5 de l'abdomen d'une femelle.
 - leurre D : biparti avec un morceau de tissu de coton noir collé à son extrémité postérieure;
 - leurre E : biparti avec la tête et les antennes d'un mâle, collées à l'extrémité antérieure;
- Les trois derniers leurres sont :
- des cadavres secs de mâles, entier dans le cas du leurre F, après amputation des ailes pour le leurre G;
 - leurre H : modèle noir portant les ailes d'un mâle (leurre n° 2 de l'expérience précédente).

Treize mâles ont été lâchés les 16, 18 et 23-VIII-1982, dans les mêmes conditions que lors de la série précédente de tests. De plus pour cette 2^e série, le système de prise de vues vidéo, installé à environ 1,50 m de la plaque portant les leurres, nous a permis d'enregistrer le comportement des insectes. Après examen des enregistrements les paramètres retenus pour quantifier les réponses ont été pour chaque leurre : le nombre de contacts, la durée totale des contacts, la durée des phases de vibration d'ailes et de tentatives d'accouplement typiques avec le leurre. De plus, à chaque lâcher d'un nouveau mâle, on a noté la position relative des leurres entre eux et par rapport au vent.

● Au cours d'une 3^e expérience, nous avons présenté aux mâles de *Z. filipendulae* 4 cadavres de femelles de leur propre espèce simultanément à 4 cadavres de femelles de *Z. hippocrepidis*, dont la coloration des ailes est très voisine de celle de *filipendulae*, tout au moins pour l'œil humain. Ces femelles de *Z. hippocrepidis* sont issues de cocons récoltés sur les tiges de graminées d'une prairie calcaire à Bréchamps (Eure-et-Loir).



Fig. 1, Biotope de la population de *Z. filipendulae* à Barneville (Manche). — Fig. 2, Femelle de *Z. filipendulae* en appel sexuel, la flèche indique la position de la glande à phéromone évaginée. — Fig. 3, Accouplement sur cocon vide.

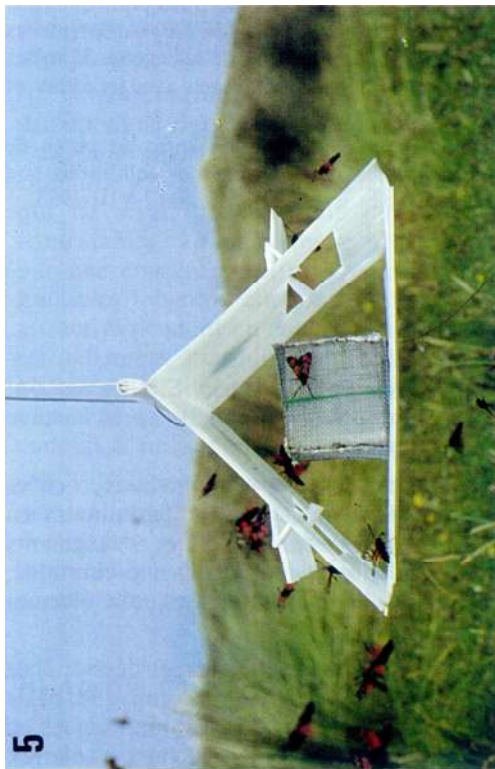


Fig. 4. Mâles attirés par les phéromones émises par 3 femelles vierges enfermées dans une cage posée au sol. — Fig. 5. Mâles attirés par un piège appâté avec 3 femelles vierges. — Fig. 6. Tentative d'accouplement sur un leurre (expérience I). — Fig. 7. Comportement du mâle sur un cadavre de femelle *Z. pendulae* (expérience III).

Les femelles ont été tuées par l'acétate d'éthyle, piquées sur une épingle d'entomologie, puis séchées à l'étuve à 80° pendant 3 heures. Cette dernière précaution a été prise pour que tous les insectes présentés aux mâles soient dans le même état de dessiccation. Les corps des femelles des deux espèces ont été ensuite disposés en alternance sur la plaque, autour de la cagette. 35 mâles ont été lâchés, durant deux après-midi successifs, les 8 et 9-VIII-1983. 179 contacts avec les cadavres ont été dénombrés pour chacune des 2 espèces.

● Dans la 4^e expérience, les mâles de *filipendulae* avaient à choisir entre les corps de 4 mâles et de 4 femelles de leur propre espèce, rigoureusement dans les mêmes conditions que dans l'expérience précédente. 26 nouveaux mâles ont été testés les 10, 12, 16 et 17-VIII-1983.

RÉSULTATS

A) Le comportement dans la nature

1 — *Le comportement des femelles*

Les adultes émergent durant les premières heures de la journée. Si elles ne sont pas dérangées, les femelles s'immobilisent près de leur dépouille nymphale après séchage de leurs ailes.

En milieu d'après-midi les femelles émergées le matin même se tiennent accrochées aux tiges, verticalement, la tête vers le haut, et les derniers segments abdominaux en extension. Une poche jaune fait alors saillie dorsalement entre les 8^e et 9^e segments abdominaux (fig. 2). Nous avons pu vérifier, après extraction et analyse physico-chimique, que cette poche supportait bien la glande sécrétrice de phéromone sexuelle (Renou & Zagatti, résultats non publiés).

Cette posture est tout à fait comparable à la posture d'appel sexuel décrite chez de nombreux Hétérocères; chez la femelle de *Z. filipendulae* elle ne s'accompagne, ni de vibrations d'ailes, ni de mouvements de l'abdomen. Les femelles captives, maintenues en condition de photopériode naturelle, appellent entre 13 h 30 et 16 h 30 (heure solaire).

2 — *Les accouplements*

L'accouplement a été observé dans la population naturelle en plaçant une femelle vierge sur un capitule de Centaurée pendant la période d'appel sexuel. Au bout de quelques minutes, la femelle — qui ne cherche pas à fuir — reprend sa posture d'appel. Très rapidement, un mâle survient et se pose à côté d'elle, puis recourbant son abdomen, il cherche à le mettre au contact de celui de la femelle. L'accouplement survient immédiatement et, en l'absence de matériel de prise de vues, il est impossible de détailler davantage les séquences de la parade nuptiale.

Des tandems s'observent très fréquemment à proximité d'un cocon vide et il est probable que de nombreuses femelles ne se déplacent pas entre l'émergence matinale et l'accouplement dans l'après-midi (fig. 3).

3 — *L'attraction olfactive des mâles*

La cagette opacifiée renfermant une femelle en appel est sortie d'un sac étanche et placée à l'air libre, dans un piège situé au creux d'une dune, au sein du biotope. Alors que l'on ne décelait que de rares Papillons butinant, le piège est rapidement (1 à 2 mn) entouré d'une cinquantaine de mâles. Ce phénomène met en évidence l'attraction des mâles par l'intermédiaire d'une phéromone sexuelle émise par les femelles, par ailleurs complètement invisibles dans leur cagette opaque.

Au voisinage de la cagette, et sur celle-ci, les mâles présentent une intense activité sexuelle qui se traduit par des bourdonnements d'ailes et des mouvements des valves génitales. Ils s'agglutinent en grappes compactes (fig. 4 et 5) et l'on observe de nombreuses tentatives d'accouplement homosexuel. Ces amas de mâles et ces comportements homosexuels suggèrent qu'à proximité de la source de phéromone interviennent des stimuli visuels.

Cependant, en l'absence d'une femelle accessible, les mâles se dispersent en une dizaine de minutes et délaissent le piège. Il est toutefois possible d'attirer à nouveau

plusieurs dizaines de mâles si l'on occulte la cagette pendant une quinzaine de minutes en l'enfermant dans un sac étanche. Les mâles apparaissent à nouveau lorsque l'on découvre la cagette et se dispersent ensuite. Cette expérience a pu être répétée à 5 reprises, avec le même succès, le nombre de mâles attirés diminuant toutefois à chaque réexposition.

Au contraire, le déplacement de la cagette et son ouverture sur un nouveau site, distant d'une cinquantaine de mètres, provoquent un recrutement plus important de mâles. Ces faits pourraient mettre en évidence l'importance de la « nouveauté du signal chimique ». Néanmoins une telle hypothèse mériterait une expérimentation supplémentaire qui ne serait pas conduite en milieu ouvert, où les paramètres sont difficilement contrôlables. Le phénomène observé ne peut toutefois pas être expliqué entièrement par une concentration progressive des phéromones à l'intérieur du sac étanche, car de multiples observations ont montré qu'une cagette non occultée était toujours plus attractive pendant un déplacement que lorsqu'on la laissait à un endroit fixe (le phénomène est tellement marqué que l'observateur était environné de mâles avant même qu'il n'atteigne le site d'expérience choisi, dès lors qu'il se déplaçait la cagette à la main; c'est cette impossibilité de débiter une expérience dans de bonnes conditions qui nous a conduit à utiliser un sac étanche).

Ces expériences confirment bien qu'il existe une attraction chimique des mâles par les femelles. En présence constante de l'odeur de leurs femelles, l'activité sexuelle des mâles s'affaiblit progressivement et ceux-ci s'éloignent peu à peu. Il semble y avoir intervention de mécanismes d'adaptation et/ou d'habituation envers une source permanente de phéromone.

B) Analyse du comportement sexuel au laboratoire

1 — Description du comportement de cour

Trois accouplements ont été successivement enregistrés à l'aide du système vidéo puis analysés en visionnant les séquences image par image : la femelle en appel est déposée sur un support vertical (fleur de trèfle) et un mâle est libéré à une quinzaine de mètres; seule la phase finale du vol du mâle est filmée.

A proximité immédiate (moins de 50 cm) de la femelle appelante, le mâle décrit une courbe qui l'amène à frôler la femelle (fig. 9), remontant puis redescendant en se laissant entraîner par le courant d'air. Cette boucle le ramène près de la femelle, légèrement en dessous de celle-ci. Il peut alors décrire une nouvelle boucle ou se poser près de sa partenaire (fig. 10a).

L'atterrissage se produit juste en dessous de la femelle, puis le mâle remonte et provoque un premier contact en venant toucher de ses antennes l'abdomen et le bord postérieur des ailes de la femelle. Ce contact déclenche le relèvement des ailes de la femelle (fig. 10b) qui prend alors une posture d'acceptation, ailes écartées et soulevées; les valves génitales du mâle sont largement écartées à ce moment. Le mâle remonte ensuite à côté de la femelle pour venir se placer à sa hauteur tout en vibrant continuellement des ailes (fig. 10c). Par un mouvement de recourbement latéral de l'abdomen, il se met en contact avec l'extrémité abdominale de la femelle (fig. 10d). L'accrochage des pièces génitales des deux partenaires provoque l'arrêt de la vibration des ailes du mâle, indiquant la fin du comportement précopulatoire (fig. 10e). La durée totale de la séquence allant de l'atterrissage à l'accrochage des genitalia est très brève; dans le cas des 3 accouplements observés, elle n'a pas excédé 4 secondes (respectivement 3,75; 4 et 4 s).

Le mâle pivote ensuite de façon à placer son corps dans le prolongement de celui de la femelle et les insectes se maintiennent ainsi, immobiles, plusieurs heures, ailes rabattues, dans la position tête-bêche habituelle chez les Lépidoptères (fig. 10f).

2 — Expériences avec les leurres

Rappelons que des mâles vierges sont lâchés individuellement sous le vent d'une cagette contenant 3 femelles en période d'appel sexuel. Autour de la cagette sont disposés

en cercle 8 leurres qui sont l'objet de visites et parfois de tentatives de cour de la part des mâles.

L'envol des mâles en direction de la cagette est largement soumis aux variations du vent. Dans la majorité des cas observés, le mâle ne présente les premiers signes d'excitation (vibrations d'ailes) qu'à la suite d'une rafale de vent, bien qu'il soit déjà théoriquement soumis aux effluves des femelles.

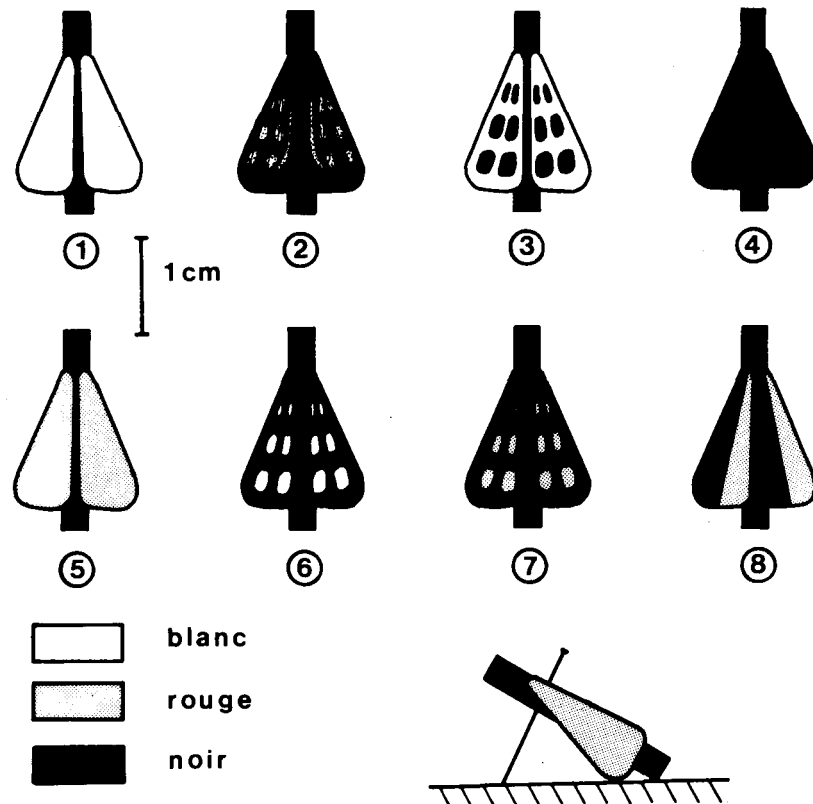


Fig. 8, Schéma des leurres colorés utilisés lors de la 1^{re} expérience, et schéma d'un leurre vu de profil.

A proximité de la plaque portant la cagette et les leurres, les mâles décrivent fréquemment une boucle (6 fois sur 10 observations) analogue à celle que l'on a pu observer en présence d'une femelle accessible.

Le mâle se pose ensuite, rarement directement sur la cagette (3 fois sur 40), mais le plus souvent sur un leurre ou à son voisinage immédiat sur la plaque. Le mâle montrant des signes d'excitation sexuelle ne marche pas d'un leurre à l'autre, mais « saute » plutôt sur ceux-ci. Quand l'excitation sexuelle est maximale, son comportement est très caractéristique : accroché à la partie antérieure du leurre, ou à l'épingle qui le supporte, le corps parallèle à l'axe du leurre, il vibre continuellement des ailes puis tente d'en pincer l'extrémité postérieure avec ses valves génitales écartées (fig. 6 et 7). C'est ce comportement de pincement bien visible que nous avons adopté comme critère d'une tentative d'accouplement.

Après un certain nombre de visites aux leurres, il est fréquent que le mâle vienne se poser sur la cagette et y fasse de longues stations, ses valves génitales largement écartées.

Quand le mâle s'envole définitivement de la plaque, il recommence à voler au-dessus de la pelouse et son vol peut recouper la traînée d'effluves émanant de la cagette des femelles. Il reprend alors immédiatement un vol à contre-vent en direction de la

plaque et entame une nouvelle boucle au-dessus des leurres. Mais à ce stade, il renonce à se poser et s'éloigne. Un même mâle a été observé lors de 4 approches successives, volant vers les femelles, et interrompant sa boucle, comme si un simple repérage visuel lui permettait à ce moment de reconnaître les leurres et l'absence de femelle accessible.

● *Analyse de l'attraction visuelle (expérience I).* Nous avons tenu compte, dans cette expérience, du nombre total des contacts observés (295), mais également du premier contact que présente le mâle qui vient d'être lâché, ce qui correspond davantage au choix que peut faire un mâle en vol. Sur les 27 approches ainsi observées, le premier contact avec le dispositif expérimental a eu lieu sur un leurre dans 23 cas, seulement 3 fois

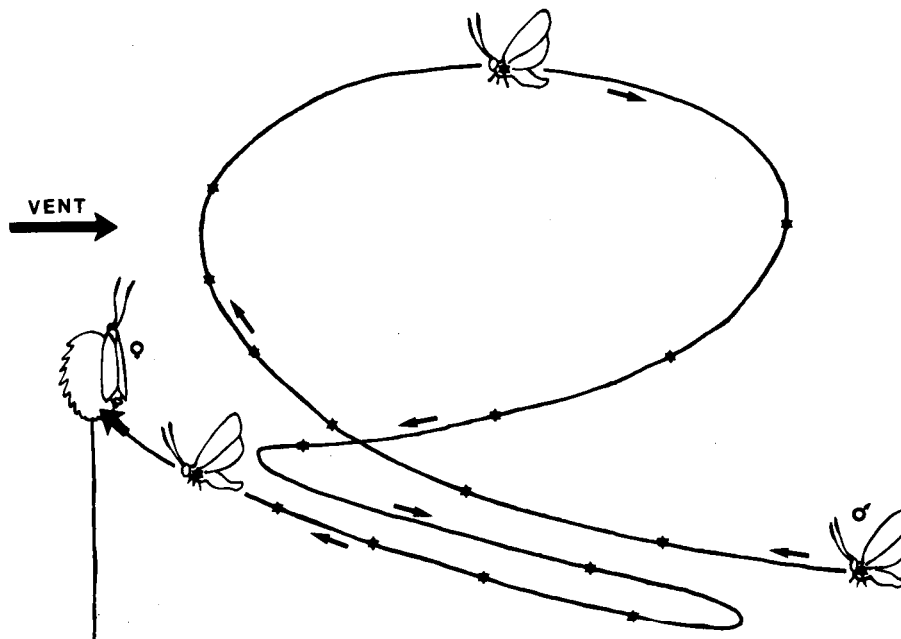


Fig. 9. Schéma de l'approche typique d'un mâle vers une femelle en appel, synthèse de 3 approches enregistrées en vidéo et analysées image par image. Chaque étoile représente la position du mâle toutes les 0,12 seconde (soit toutes les 10 images).

avec la cagette et une fois avec la plaque. Cette expérience met donc bien en évidence une composante visuelle, prépondérante dans l'attraction des mâles à courte distance.

Le tableau I montre la répartition des 295 contacts observés au total, en fonction des leurres. Deux groupes apparaissent en fonction de la fréquence des contacts : les leurres (5) à (8) ont été visités deux fois plus que les leurres (1) à (4) ($\chi^2 = 45$, 14 à 7 d.d.l., significatif avec $P < 0,001$) (la position des leurres les uns par rapport aux autres ayant été constamment modifiée, leur numérotation est totalement arbitraire). Par contre, les différences d'attractivité entre leurres ne sont pas significatives à l'intérieur de ces deux groupes.

Si cette expérience laisse apparaître des préférences visuelles, celles-ci sont néanmoins difficiles à établir avec certitude; toutefois, les 3 leurres les plus fréquentés, (5), (7) et (8), présentent de forts contrastes des couleurs rouge et noire. Le leurre le plus réaliste (7), qui imite le mieux la disposition et la couleur naturelle des taches, a été le plus choisi lors du premier contact (7 fois sur 27) mais ce résultat porte sur trop peu de répétitions pour être statistiquement significatif.

Notons que le leurre (2), fabriqué avec les ailes d'un mâle (les mâles ne différencient pas visuellement les mâles des femelles, cf. expérience IV), s'est montré très peu attractif (25 contacts seulement). Mais ceci est peut-être dû à une perte d'éclat des ailes durant les manipulations et le collage nécessaires à sa construction.

● *Analyse des contacts avec les leurres (expérience II).* Treize mâles ont été lâchés au cours de cette étude et ont visité, au total, 175 fois les leurres. L'activité de chaque mâle a été assez inégale puisqu'il y a eu de 1 à 40 contacts par individu. L'utilisation du système d'enregistrement vidéo nous a permis de mesurer la durée des contacts. Tous les leurres n'ont pas été visités avec la même fréquence (Tableau II) et par conséquent la durée totale de fréquentation d'un leurre varie beaucoup. Cependant la durée moyenne des contacts sur chaque leurre ne varie que faiblement d'un leurre à l'autre.

TABLEAU I

Résultats de la 1^{re} expérience de leurres (27 mâles testés) : 1, blanc uni. — 2, collage avec ailes d'un mâle. — 3, blanc à points noirs. — 4, noir uni. — 5, rouge uni. — 6, noir à points blancs. — 7, noir à points rouges. — 8, biparti noir et rouge.

	TYPE DES LEURRES								TOTAL
	①	②	③	④	⑤	⑥	⑦	⑧	
NOMBRE TOTAL DE CONTACTS	21	25	21	24	55	45	51	53	295
NOMBRE DE 1 ^{ERS} CONTACTS	3	2	2	1	2	3	7	3	23
	91 CONTACTS				204 CONTACTS				

Ceci est, en grande partie, dû au temps assez long passé par un mâle sur un leurre peu séduisant par rapport à la durée de réactions sexuelles plus intenses sur un leurre plus excitant.

Aussi avons-nous choisi de mesurer la *durée moyenne des tentatives d'accouplement sur chaque leurre*, évaluée en déterminant la durée du bourdonnement d'ailes lorsque le mâle cherchait à pincer le leurre à l'aide de ses pièces génitales (tentative d'accouplement : TA). On a donc mesuré la durée totale d'excitation des mâles chaque fois qu'il y a eu tentative d'accouplement, et cette durée a été ramenée au nombre de contacts avec TA. La durée moyenne ainsi calculée ne mesure pas l'attractivité du leurre mais sa capacité à déclencher et à entretenir des comportements copulatoires chez le mâle.

La plupart des tentatives d'accouplement sont dirigées sur l'extrémité postérieure du leurre : sur 55 TA, 7 seulement se sont produites vers l'extrémité antérieure.

Pour le leurre (G), formé du corps d'un mâle sans les ailes, la durée moyenne des TA est très nettement supérieure à celle observée sur les autres leurres (Tableau II). Les leurres (F), constitués du cadavre intact d'un mâle, et (B), biparti avec l'extrémité abdominale d'une femelle, ont également déclenché des réactions intenses et soutenues chez les mâles.

Ces trois leurres sont les seuls à posséder une extrémité abdominale d'origine naturelle et, bien qu'une exploitation statistique des résultats n'ait pas été envisagée (à cause de la variance considérable : à titre d'exemple, les durées des 9 visites avec TA sur le leurre (G) ont été respectivement : 0,5; 0,75; 1,75; 8,5; 4,5; 6,25; 1,75; 28; 75 et 18 secondes), l'observation directe a montré pour ces leurres une excitation maximale à l'instant où le mâle enserme l'extrémité du leurre dans ses valves génitales.

Ces résultats mettent en évidence la stimulation tactile des pièces génitales du mâle par l'objet sur lequel sa tentative d'accouplement est dirigée, entre la phase de recourbement de l'abdomen, et ce qui serait le début de l'intromission dans le cas d'un accouplement réel. Notons que l'accouplement avec un cadavre de femelle peut être complet, le mâle et sa partenaire ne pouvant plus être séparés, ce qui démontre le rôle passif du leurre dans cette stimulation tactile.

● *Non reconnaissance de l'espèce du leurre (expérience III)*. Dans cette expérience qui consistait à présenter aux mâles de *Z. filipendulae*, 4 femelles de leur propre espèce mêlées à 4 femelles de *Z. hippocrepidis*, 25 mâles *Z. filipendulae* ont été utilisés et un total de 179 contacts observés.

Les résultats ne montrent aucune orientation préférentielle des mâles vers les femelles de leur propre espèce plutôt que vers celles de l'autre espèce. On dénombre 96 visites pour les femelles *filipendulae* soit 54 % des visites, contre 83 visites pour les femelles *hippocrepidis*, soit 46 %; la différence n'étant pas significative ($\chi^2 = 0,94$ à 1 dd1).

Lorsque l'on ne compte que les premiers contacts, le mâle sélectionne alors le leurre durant son vol d'approche et le choix est moins influencé par les rapports de voisinage des leurres, les résultats sont encore plus serrés : 11 mâles ont choisi une femelle *filipendulae* en premier et 14 une femelle *hippocrepidis* ($\chi^2 = 0,36$).

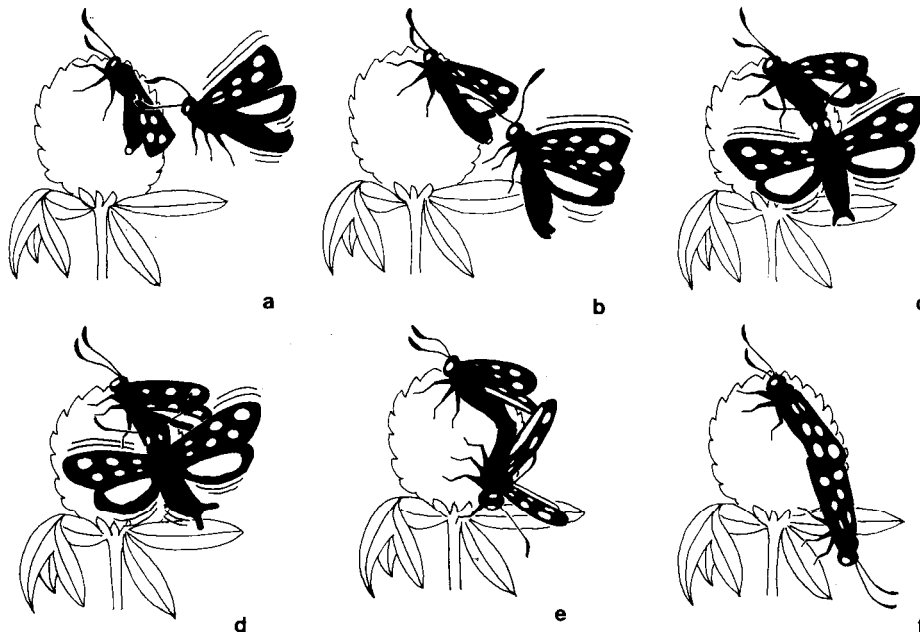


Fig. 10, Schéma du comportement de cour (analyse image par image d'un enregistrement vidéo). — a, approche du mâle. — b, atterrissage, contact mâle-femelle et prise de la posture d'acceptation par la femelle. — c, le mâle se place à côté de la femelle, les valves génitales écartées. — d, tentatives d'intromission par recourbement latéral de l'abdomen. — e, intromission et arrêt du bourdonnement. — f, formation du tandem.

● *Non reconnaissance du sexe du leurre (expérience IV)*. Il s'est agi de déterminer si les mâles *filipendulae* pouvaient discriminer entre les sexes alors que l'œil humain ne fait pas de différence entre mâles et femelles. Nous avons lâché 26 mâles qui ont visité 111 fois les leurres au total. 60 contacts se sont produits avec les mâles morts (soit 54 %) et 51 avec des femelles mortes (soit 46 %); la différence entre ces 2 valeurs n'est pas significative ($\chi^2 = 0,73$ à 1 dd1). Si l'on ne considère que le premier contact, on obtient 15 visites pour les mâles et 11 vers les femelles (différence non significative : $\chi^2 = 0,62$). Là encore, notre expérience ne met en évidence aucune orientation préférentielle de type visuel vers les cadavres femelles plutôt que mâles.

On note de nombreuses tentatives de copulation avec des insectes morts : 13 sont dirigées sur des mâles et 22 sur des femelles. Si l'on mesure la durée moyenne des tentatives d'accouplement, comme lors de la 2^e expérience, on s'aperçoit que ces tentatives sont, en moyenne, plus soutenues envers les femelles qu'envers les mâles : 5,4 contre 3,2 secondes; la différence est significative avec $P < 0,05$ (test de Mann-Whitney, $t = 1,963$).

Devant l'état d'obsolescence de certains leurres (à la suite de nombreuses visites, les insectes étaient frottés et avaient perdu pattes ou antennes), ceux-ci ont été remplacés par les corps de 3 mâles et 2 femelles fraîchement tués et séchés à l'étuve. Parmi les 27 contacts observés le jour même du renouvellement des leurres, il apparaît une préférence marquée pour les cadavres frais (22 contacts) par rapport aux 3 leurres âgés (5 contacts) indépendamment de leur sexe ($\chi^2 = 4,15$, significatif avec $P < 0,05$).

TABLEAU II

Résultats de la 2^e expérience de leurres (13 mâles testés) : A, biparti simple. — B, biparti muni d'un abdomen de femelle. — C, biparti muni d'un manchon de segments abdominaux de femelle. — D, biparti muni d'un carré de tissu noir. — E, biparti muni de la tête et des 2 antennes d'un mâle. — F, cadavre d'un mâle. — G, cadavre d'un mâle sans ailes. — H, collage avec ailes d'un mâle.

	TYPE DES LEURRES							
	(A)	(B)	(C)	(D)	(E)	(F)	(G)	(H)
NOMBRE DE CONTACTS	17	36	21	34	15	16	21	15
DUREE TOTALE DES CONTACTS	74,75	174,75	120	99	43,25	79	114,25	71,5
DUREE MOYENNE DES CONTACTS	4,4	5,1	5,7	2,9	2,9	4,9	5,4	4,8
DUREE TOTALE DES V.B.	36,25	93,5	23,75	60	8	63,5	77,5	17
DUREE MOYENNE DES V.B.	2,1	2,8	1,1	1,8	0,5	4	3,7	1,1
DUREE TOTALE DES T.A.	0	43,25	16	41,25	2,25	57,75	70,75	4,25
DUREE MOYENNE DES T.A.	0	4,3	2,7	3,2	0,8	4,8	7,9	2,1

(SECONDES)

T.A.: TENTATIVES D'ACCOUPLEMENT
V.B.: VIBRATIONS D'AILES

DISCUSSION

A) Attraction chimique des mâles

L'attraction des mâles au moyen d'une phéromone sexuelle qu'émet la femelle vierge de *Z. filipendulae* est maintenant bien établie, tant par les expériences au laboratoire que par nos observations de terrain. Ces substances ont d'ailleurs été identifiées par l'analyse physico-chimique (Renou & Zagatti, résultats non publiés) et ont fait l'objet d'études électrophysiologiques (Renou & Decamps, 1982).

Nous avons pu vérifier sur le terrain que cette attraction s'exerçait au moins jusqu'à 50 m de distance, sous le vent des femelles, mais n'atteignait certainement pas plusieurs centaines de mètres puisque la cagette de femelles n'était environnée de mâles que lorsque nous la disposions au sein même du biotope caractéristique de l'espèce. Cette observation concorde avec l'étude quantitative menée sur *Cydia (Grapholita) molesta* Busck (Tortricidae), où la distance effective d'attraction sexuelle des mâles est de l'ordre de 100 m (Baker & Roelofs, 1981).

Z. filipendulae est une espèce strictement diurne, comme d'ailleurs l'immense majorité des représentants de ce groupe. On pouvait s'attendre à voir se développer chez ces Zygènes des mécanismes d'attraction visuelle à distance identiques à ceux décrits chez les Rhopalocères (références dans Chovet, 1982). L'existence, chez

Z. filipendulae d'un système de phéromone émise par la femelle est fort intéressante et tendrait à démontrer qu'un tel processus de rencontre des sexes est un caractère ancestral des Ditrysiens (les données concernant l'attraction sexuelle chez les autres Lépidoptères manquant totalement). On remarquera ici qu'un autre groupe d'Hétérocères diurnes a conservé (ou redécouvert?) l'intégralité du mécanisme d'attraction par phéromones femelles : les Sesiidae (Tumlinson *et al.*, 1974).

Le schéma de base pour la rencontre des sexes semble le même chez tous les Lépidoptères Ditrysiens, sauf pour deux groupes où des mécanismes différents se seraient substitués à l'attraction chimique des mâles par les femelles. Ainsi, il existe une attraction chimique des femelles par les mâles chez les Pyrales Galleriinae, (Zagatti, 1981; Greenfield & Coffelt, 1983) et une attraction visuelle initiale chez les Papilionoidea. Par contre, l'existence, dans tous ces groupes, de phéromones aphrodisiaques n'intervenant que lors de la cour ne peut en aucun cas prendre une signification phylogénétique, car il s'agit à l'évidence d'acquisitions secondaires liées à des pressions de sélection très variables (Baker & Cardé, 1979).

B) Attraction visuelle

Si le recrutement à distance des partenaires est assuré par voie chimique, il est indéniable qu'à courte distance le mâle est guidé vers la femelle par la vision. Il semble probable que la boucle effectuée en vol au-dessus de la femelle corresponde à cette phase de reconnaissance; on estimera donc la limite supérieure de la distance d'attraction visuelle à 50 cm.

L'utilisation de la vision à courte distance lors du comportement sexuel est fréquente chez de nombreux Hétérocères nocturnes (Shorey & Gaston, 1970; Castrovillo & Cardé, 1980; Carpenter & Sparks, 1982). Chez l'Arctiide *Hyphantria cunea* Drury, Hidaka (1972) a défini une « sphère efficace » d'attraction visuelle de 3 m de rayon, centrée autour de la femelle. Dans ce cas, attractions visuelle et olfactive sont associées et l'image d'une femelle — ou du moins un dessin blanc l'imitant grossièrement — est indispensable pour attirer les mâles, même en présence de la phéromone.

Nos expériences avec des leurres suggèrent l'existence de préférences pour les contrastes entre les couleurs noire et rouge, sans que l'habitus même de l'adulte se révèle beaucoup plus significatif que des leurres plus grossiers. La 1^{re} expérience de leurres, ainsi que la 4^e mettant en évidence la supériorité des cadavres frais, permettent cependant de supposer qu'il existe un certain choix du phénotype femelle par les mâles, puisque ceux-ci se dirigent plus volontiers vers les leurres aux couleurs les plus éclatantes (ou les plus contrastées?). Nous reviendrons plus loin sur les conséquences évolutives de ce phénomène qui mériterait de faire l'objet d'expériences quantitatives, avec des mesures physiques de la couleur et de ses propriétés.

C) Échanges tactiles

L'observation de l'accouplement montre une intervention de stimuli tactiles dans le comportement de cour. Le mâle touche de ses antennes l'abdomen ou les ailes de la femelle qui relève alors les ailes pour prendre une posture d'acceptation.

Parallèlement, la 2^e expérience de leurres a révélé que l'excitation sexuelle des mâles culminait lorsque ceux-ci s'efforçaient de saisir l'extrémité postérieure d'un leurre, tant mâle que femelle, pourvu que celle-ci soit suffisamment dégagée. Ono (1977) a mis en évidence l'importance des écailles pour le déclenchement des tentatives d'accouplement chez *Phthorimaea operculella* Zeller (Gelechiidae), *Bombyx mori* L., et 3 espèces de Pyrales Phycitinae. Dans chaque cas, il a montré qu'il s'agissait de stimuli tactiles mais non chimiques et a émis l'hypothèse que les mécanorécepteurs impliqués se trouvaient sur les antennes des mâles.

Il est possible que la présence d'écailles soit également importante dans le cas de *Z. filipendulae*, cependant, afin de déterminer à quel niveau étaient perçus ces stimuli tactiles, nous avons enregistré les contacts antennaires avec le leurre, pour chaque tentative

d'accouplement, dans la 2^e expérience. Il est apparu que les « explorations antennaires » des leurres n'étaient pas la règle, et que nombre de tentatives soutenues d'accouplement se produisaient sans contact antennaire préalable. Nos observations nous conduiraient à envisager une perception tactile à l'aide des pièces génitales plutôt que par les antennes; un tel mécanisme a d'ailleurs été décrit chez *Pieris brassicae* L. (Chovet, 1982).

L'image d'une femelle serait donc suffisante pour déclencher une tentative d'accouplement chez les mâles stimulés et attirés par la phéromone, mais l'intensité et l'évolution vers l'intromission de ces tentatives dépendrait du contact des valves génitales du mâle avec l'extrémité abdominale de la femelle.

D) Mimétisme müllerien et spécificité de la rencontre des sexes

Les adultes de *Z. filipendulae* sont impliqués dans un complexe de mimétisme müllerien avec de nombreuses espèces du genre (*Z. loti*, *Z. transalpina*, *Z. hippocrepidis*, *Z. ephialtes*, etc.) : c'est le « complexe *filipendulae* » de Sbordoni *et al.*, (1979). Toutes ces espèces volent fréquemment ensemble et sont très difficiles à distinguer les unes des autres pour l'observateur humain. Dans ces conditions, on peut se demander si la vision participe à l'isolement reproducteur entre les espèces ou si un mécanisme purement chimique en est responsable. Les espèces sympatriques, actives au même moment, produiraient alors des phéromones différentes.

Toutes nos observations, et en particulier l'expérience de choix entre femelles mortes de *filipendulae* et de *hippocrepidis*, suggèrent que la discrimination visuelle interspécifique n'est pas assez stricte pour empêcher les accouplements entre partenaires d'espèces voisines.

Un isolement spécifique de nature essentiellement chimique paraît donc probable, d'autant que les antennes des mâles des deux espèces considérées ont des sensibilités différentes vis-à-vis des mêmes composés phéromonaux (Renou & Decamps, 1982).

Toutefois, dans le biotope que nous avons étudié, *Z. filipendulae* est la seule espèce présente (Chevin, 1965); il est possible que certaines populations de cette espèce, vivant en sympatrie avec d'autres Zygènes, présentent une spécificité visuelle plus stricte que la population isolée de Carteret. De plus les mécanismes d'isolement reproducteur participent largement, chez les Lépidoptères, du comportement de cour et une inadéquation des parades sexuelles entre espèces différentes aboutit parfois à la prise d'une posture de refus par la femelle (Grant *et al.*, 1975).

La sélection par le mâle des phénotypes les plus contrastés (1^{re} et 4^e expériences de leurres) pourrait participer au maintien du phénotype de coloration aposématique. En effet, une prédation d'apprentissage, principalement par les oiseaux, s'exerce sur ces insectes et il est logique de supposer que dans une population naturellement polymorphe, cette prédation se fait surtout aux dépens des insectes les plus voyants. Une sélection par les mâles des phénotypes les plus voyants pourrait contrebalancer cette pression exercée par la prédation et contribuer ainsi au maintien de la coloration aposématique. Il est possible également que ces préférences conduisent les mâles à choisir des femelles jeunes plutôt que des femelles âgées de plusieurs jours, dont les couleurs se ternissent rapidement.

E) Conséquences sur l'utilisation de phéromones de synthèse pour attirer les mâles

Lors de nos expériences, nous avons constaté deux phénomènes susceptibles d'influencer l'efficacité du piégeage sexuel des mâles à l'aide de phéromones de synthèse, tel qu'il est communément pratiqué dans le cadre de la lutte intégrée.

Apprentissage visuel. — Dans la majorité des cas, un mâle ne se pose sur la plaquette d'expérience que lors de sa première visite. Ultérieurement, on observe une rupture de la phase d'approche lors de la « boucle de reconnaissance visuelle » au-dessus de la plaquette. Avec un piège à fond englué, il est probable que les mâles n'auraient été capturés que lors de leur première visite, d'où la nécessité d'employer des pièges efficaces au premier contact, ce qui n'est pas toujours le cas d'un piège englué.

Nouveauté du stimulus odorant. — Lorsque l'on dispose des femelles vierges encagées sur le terrain, l'attraction d'un nombre maximal de mâles se produit dans les 5 minutes qui suivent. On note ensuite une certaine dispersion des insectes et un nouveau recrutement ne peut être obtenu qu'après un temps d'occultation des femelles ou leur déplacement de quelques dizaines de mètres. Or la diffusion des attractifs de synthèse se fait de manière continue mettant ainsi les pièges en position d'infériorité par rapport à des sources discontinues de phéromone comme les femelles vierges. Chez *Z. filipendulae* l'attraction visuelle à courte distance exercée par les femelles viendrait de surcroît renforcer leur avantage sur le piège.

Il a été fréquemment rapporté que le rendement d'un piège était en relation inverse avec l'importance de la population de femelles (Touzeau, 1979). Nos observations pourraient fournir un début d'éclaircissement à ce phénomène. Le piège diffuse continuellement l'attractif de synthèse, il se produit ainsi un « bruit de fond » de phéromone, peu significatif pour les mâles, à côté des bouffées de phéromone qui apparaissent brusquement lorsqu'une femelle fraîchement émergée commence son appel sexuel.

CONCLUSION

Nous avons pu apprécier le rôle des différentes modalités sensorielles dans le comportement précopulatoire de *Z. filipendulae*. L'attraction à distance est assurée par une phéromone sexuelle émise par la femelle. En deçà d'une cinquantaine de centimètres, la vision guide le mâle vers sa partenaire et détermine la direction de ses tentatives copulatoires. Enfin interviennent des échanges mutuels parmi lesquels nous avons pu constater l'importance des stimuli tactiles.

Un tel comportement ne s'éloigne en rien de ceux décrits chez les Hétérocères nocturnes, mais diffère complètement des mécanismes visuels de rencontre des sexes chez les Papilionoidea. De plus, l'isolement spécifique doit beaucoup plus à la composition chimique de la phéromone qu'à des signaux visuels provenant des femelles.

Outre l'étude d'un groupe dont le comportement sexuel avait été peu abordé jusqu'à présent, ce travail nous a permis de formuler des hypothèses nouvelles comme l'apprentissage visuel, et qui, si on les vérifie sur les espèces nocturnes, pourraient nous conduire à réviser certaines de nos conceptions en matière de surveillance des populations de ravageurs à l'aide des phéromones de synthèse.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement M. H. Chevin (INRA Zoologie, Versailles) qui nous a fait découvrir le milieu dunaire et qui nous a prodigué ses conseils. Nous remercions également M. G. Bernardi (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) pour ses commentaires sur le manuscrit.

AUTEURS CITÉS

- BAKER T.C. & CARDE R.T., 1979. — Courtship behavior of the Oriental fruit moth (*Grapholitha molesta*): experimental analysis and consideration of the role of sexual selection in the evolution of courtship pheromones in the Lepidoptera. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 72 : 173-188.
- BAKER T.C. & ROELOFS W.L., 1981. — Initiation and termination of Oriental fruit moth male response to pheromone concentrations in the field. — *Envir. Ent.*, 10 : 211-218.
- BROWER L.P., BROWER J.V.Z. & CRANSTON F.P., 1965. — Courtship behavior of the queen butterfly, *Danaus gilippus berenice* (Cramer). — *Zoologica, N. Y.*, 50 : 1-39.
- CARPENTER J.E. & SPARKS A.N., 1982. — Effects of vision on mating behavior of the male corn earworm. — *J. econ. Ent.*, 75 : 248-250.
- CASTROVILLO P.J. & CARDE R.T., 1980. — Male codling moth (*Laspeyresia pomonella* L.) orientation to visual cues in the presence of pheromone and sequences of courtship behaviors. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 73 : 100-105.
- CHEVIN H., 1965. — Végétation et peuplement entomologique des terrains sablonneux de la côte ouest du Cotentin. — *Mém. Soc. nat. Sc. nat. Math. Cherbourg.*, 52 : 1-138.
- CHOVET G., 1982. — Le comportement sexuel de *Pieris brassicae* L. (*Lep. Pieridae*) — *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 18 : 461-474.

- DECAMPS C., DU MERLE P., GOURIO C. & LUQUET G., 1981. — Attraction d'espèces du genre *Zygaena* F. par des substances phéromonales de Tordeuses (*Lepidoptera Zygaenidae* et *Tortricidae*). — *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 17 : 441-447.
- GRANT G.G., SMITHWICK E.B. & BRADY U.E., 1975. — Courtship behavior of phycitid moths. II. Behavioral and pheromonal isolation of *Plodia interpunctella* and *Cadra cautella* in the laboratory. — *Can. J. Zool.*, 53 : 827-832.
- GREENFIELD M.D. & COFFELT J.A., 1983. — Reproductive behaviour of the lesser wax moth *Achroia grisella* F. (Pyrallidae Galleriinae) : signalling, pair formation, male interactions and mate guarding. — *Behaviour*, 84 : 287-315.
- GUILLAUMIN M., 1977. — Rôles respectifs de la vision et de la communication chimique (phéromones sexuelles) dans le comportement reproducteur et l'isolement spécifique chez les Lépidoptères. — *Année biol.*, 16 : 77-90.
- HIDAKA T., 1972. — Biology of *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera, Arctiidae) in Japan. XIV. Mating behavior. — *Appl. Ent. Zool. Tokyo*, 7 : 116-132.
- ONO T., 1977. — The scales as a releaser of the copulation attempt in Lepidoptera. — *Naturwissenschaften*, 64 : 386-387.
- RENOU & DECAMPS C., 1982. — Les phéromones sexuelles des Zygènes (Lepidoptera, Zygaenidae) : données d'électroantennographie. — *C. R. Acad. Sc. Paris, Ser. III*, 295 : 623-626.
- ROELOFS W.L. & CARDE R.T., 1977. — Responses of Lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues. — *A. Rev. Ent.*, 22 : 377-405.
- SBORDONI V., BULLINI L., SCARPELLI G., FORESTIERO S. & RAMPINI M., 1979. — Mimicry in the burnet moth *Zygaena ephialtes* : population studies and evidence of a Batesian-Müllerian situation. — *Ecol. Ent.*, 4 : 84-93.
- SHOREY H.H., 1973. — Behavioral responses to insect pheromones. — *A. Rev. Ent.*, 18 : 349-380.
- SHOREY H.H. & GASTON L.K., 1970. — Sex pheromones of Noctuid moths XX. Short range visual orientation by pheromone stimulated male of *Trichoplusia ni*. — *Ann. ent. Soc. Am.*, 63 : 829-832.
- TINBERGEN N., MEEUSE B.J.D., BOEREMA L.K. & VAROSSIEAU W.W., 1942. — Die Balz des Samtfalters, *Eumenis (Satyrus) semele* (L.). — *Z. Tierpsychol.*, 5 : 182-226.
- TOUZEAU J., 1979. — L'utilisation du piégeage sexuel pour les avertissements agricoles et la prévision des risques. — *Annls Zool. Écol. anim.*, 11 : 547-563.
- TUMLINSON J.H., YONCE C.E., DOOLITTLE R.E., HEATH R.R., GENTRY C.R. & MITCHELL E.R., 1974. — Sex pheromones and reproductive isolation of the lesser peachtree borer and the peachtree borer. — *Science*, 185 : 614-616.
- ZAGATTI P., 1981. — Comportement sexuel de la pyrale de la canne à sucre *Eldana saccharina* (Wlk.) lié à deux phéromones émises par le mâle. — *Behaviour*, 78 : 81-98.

© Société Entomologique de France

Le Directeur de la Publication : L. Tsacas

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Imprimé par I.N., 53, quai de la Seine, 75019 Paris. 1256-1984 — Dépôt légal 1984
— 4^e trimestre 1984 — Commission paritaire n° 59604 — Printed in France.