

LES MOYENS DE DÉFENSE DES PAPILLONS NOCTURNES CONTRE LES CHAUVES-SOURIS INSECTIVORES

Johanne Gouaillier

Les papillons nocturnes représentent une part importante de la nourriture des chauves-souris insectivores. Ces prédateurs repèrent leurs proies par écholocalisation. Le camouflage, l'avertissement optique par des couleurs vives ou le mimétisme ne protègent donc pas les papillons de nuit contre de tels prédateurs. Pour cette raison, ils ont dû développer des mécanismes de défense autres que ceux employés par les papillons diurnes. Certains d'entre eux se sont munis d'organes auditifs et même d'organes pouvant produire des sons pour contrer cette prédation. Ceux qui n'ont pas développé de tels organes ont trouvé des moyens tout aussi efficaces pour faire face à leurs prédateurs. Au fil de cette revue de littérature, vous découvrirez les différents moyens de défense dont disposent les papillons de nuit vis-à-vis des chauves-souris insectivores et comment la nature a joué d'ingéniosité pour diminuer la pression de prédation qu'ils subissent.

LES PAPILLONS DE NUIT AVEC ORGANES TYMPANIQUES

Les Lépidoptères sont apparus au Crétacé avant les chauves-souris qui, elles, n'ont vu le jour qu'à l'Éocène. Il est donc raisonnable d'assumer qu'en l'absence de cris d'écholocalisation émis par les chauves-souris, les premiers papillons étaient sourds. Suite à la trop forte pression de prédation que les chauves-souris ont fait subir aux petits papillons nocturnes, la majorité de ceux-ci ont développé, au cours de leur évolution, des organes auditifs. Quant aux gros papillons et aux papillons diurnes, qui étaient déjà protégés soit par leur morphologie, soit par leurs caractéristiques de vol, ils sont demeurés sourds (Morrill et Fullard 1992).

Les Lépidoptères sont l'ordre d'Insectes qui a été le plus grandement étudié en ce qui a trait à la capacité auditive (Morrill et Fullard 1992). Plusieurs familles de papillons de nuit sont munies d'organes tympaniques : Noctuidae, Notodontidae, Geometridae, Arctiidae et Drepanidae (Morrill et Fullard 1992). Ces organes auditifs, d'origine polyphylétique, sont situés des deux côtés du troisième segment thoracique chez les Noctui-

dae et les Notodontidae ou dans le premier segment abdominal chez les Geometridae (Fullard 1984). Ce sont des cavités paires qui transmettent les vibrations de l'air perçues à une membrane tympanique (Steinbach 1988). De là, l'impression sensorielle est transmise comme impulsion au système nerveux. Les signaux que le papillon reçoit, l'informent de la proximité et de la direction de l'approche du prédateur, ce qui lui permet de l'éviter (Fullard 1994).

Les organes de l'ouïe des papillons nocturnes réagissent aux mêmes fréquences que celles que les chauves-souris émettent pour lors de l'écholocalisation. Avec des fréquences situées entre 30 et 80 kHz, ce sont des ondes trop courtes (ultrasons) pour être perçues par l'oreille humaine (Steinbach 1988).

L'AUDITION COMME MOYEN DE DÉFENSE

L'organe tympanique est l'un des plus importants moyens de défense que la nature a élaborés pour aider les papillons de nuit à faire face aux prédateurs insectivores qui chassent leurs proies par écholocalisation. Ce moyen de défense permet au papillon de percevoir les sons émis par les chauves-souris près de lui, ce qu'il l'amène à modifier son vol, à l'accélérer ou, dans la majorité du temps, à se laisser tomber en chute libre pour déjouer l'adversaire (Steinbach 1988). Cependant, quelques espèces de chauves-souris utilisent des signaux d'écholocalisation à des fréquences au dessus du seuil d'audition du papillon. Celui-ci ne pouvant pas entendre la chauve-souris venir, il se fait alors attraper (Dunning et Krüger 1995).

Plusieurs études ont aussi démontré l'utilité de l'organe tympanique dans la communication intraspécifique chez quelques espèces de papillons. C'est le cas du mâle *Endrosa aurita* (Arctiidae) (Surlykke and Gogola 1986) qui émet, grâce à un petit sac vocal situé sur le thorax, des sons qui sont perçus par la femelle. Celle-ci répond par un tremblement d'ailes pour montrer qu'elle est disposée à l'accouplement (Steinbach 1988). La proportion de papillons qui se servent de

leurs organes tympaniques pour communiquer entre eux est si faible que l'on peut affirmer que la détection des chauves-souris reste la fonction primaire de ces structures (Morrill et Fullard 1992).

LA PRODUCTION DE SONS

Certains papillons ont perfectionné ce moyen de défense qu'est l'audition. C'est le cas, entre autres, de certaines espèces d'Arctiidae qui sont dotées d'organes capables d'émettre des sons de haute fréquence. L'émission de ces sons vient du repliement de la bande striée sur la surface du métépistème thoracique modifiée (timbale) du papillon (Fullard et Fenton 1977). Cependant, une analyse neurophysiologique a permis d'établir que seules les espèces d'Arctiidae qui se métamorphosent en été sont douées des deux systèmes de défense, à la fois l'audition et la production de son, tandis que celles du printemps ne possèdent que l'audition (Fullard et Barclay 1980). Ceci serait attribuable au fait que la pression de prédation exercée par les populations de chauves-souris insectivores augmente à l'été à la suite de recherches intensives de nourriture de la part des femelles pour nourrir leurs petits (Fullard et Barclay 1980). La pression de prédation est assez faible au printemps pour permettre aux Arctiidae de survivre à l'aide d'un seul système de défense (l'audition) mais, lorsque la pression devient plus forte en été, la nature les munit d'un deuxième système de défense celui de la production de son.

Ce moyen complémentaire peut protéger le papillon de trois façons différentes : soit en brouillant les ondes émises par les chauves-souris, soit en prévenant leurs prédateurs de leur mauvais goût ou soit en surprenant le prédateur (Dunning et Krüger 1995).

Brouillage des ondes. L'analyse faite par Fullard *et al.* (1979) démontre que certains claquements (sons) produits par des Arctiidae ont des caractéristiques étonnamment semblables à celles des cris d'écholocation émis par plusieurs chauves-souris lorsqu'elles approchent de leurs proies. Selon ces chercheurs, il est fort probable que ces claquements soient enregistrés par les systèmes auditifs des chauves-souris comme des échos, causant ainsi de la confusion dans leur système d'acquisition de l'information. Il se pourrait aussi que le bruit produit par le papillon lui serve de camouflage sonore, c'est-à-dire que la chauve-souris, entendant un signal sonore identique à celui qu'elle émet, pense que c'est une autre chauve-souris qui l'envoie. Dans les deux cas, la chauve-souris se désintéresse du papillon qui peut continuer à voler.

Avertissement sonore. Certains papillons peuvent aussi émettre des "clics" ultrasoniques dans le but d'avertir un prédateur qu'ils sont inconsommables, voire toxiques. On dit alors de ces papillons qu'ils produisent des sons aposématiques. Ceci a d'abord été prouvé dans une étude menée par Dunning *et al.* (1992) sur les interactions entre les chauves-souris et les papillons Arctiidae. Ces chercheurs ont pu constater que les chauves-souris, sur un territoire donné, ont consommé moins d'Arctiidae qu'elles auraient pu d'après la disponibilité de ces papillons. De plus, les Arctiidae avaient une moins grande tendance à changer de trajectoire en réaction aux pulsations ultrasoniques des chauves-souris que les papillons de même taille appartenant à d'autres familles également capables d'entendre ces ultrasons. Ces constatations démontrent que les chauves-souris reconnaissent les sons émis par les Arctiidae et qu'elles ont appris à les associer à un repas de mauvais goût. Ainsi elles laissent tomber leur attaque contre les papillons qui produisent de tels sons. Donc, les papillons Arctiidae utilisent leurs "clics" et leur défense chimique pour se protéger des chauves-souris qui les chassent et ces "clics" sont des signaux aposématiques. Plusieurs autres recherches dont celle réalisée par Dunning et Krüger (1995) sur des papillons africains arrivent à la même conclusion.

Signal surprise. Les sons produits par certains papillons peuvent aussi surprendre des chauves-souris inexpérimentées et les empêcher d'attaquer. Comme Bates et Fenton (1990) l'expliquent, si une chauve-souris détecte un stimulus acoustique inattendu durant son approche vers la proie, cela provoque chez elle de la confusion et cause chez certaines d'entre elles l'avortement de leur attaque.

DÉVELOPPEMENT EXTERNE DE "L'OREILLE"

Malgré leur audition, plusieurs papillons de nuit néotropicaux sont exposés à une forte pression de prédation par les chauves-souris insectivores qui émettent des signaux d'écholocation très faibles à des fréquences pouvant dépasser les 70 kHz (Fullard 1984). En réponse à cette pression de prédation, certains Notodontidae, durant leur évolution, ont développé une adaptation consistant en un développement externe de l'oreille leur permettant d'amplifier la réception des signaux trop faibles (Fullard 1984). Le principe est semblable à celui que joue le pavillon de l'oreille humaine.

LES PAPILLONS DE NUIT SANS ORGANES TYMPANIQUES

Les papillons de nuit qui sont dépourvus d'organes tympaniques ou de tout autre moyen de détection des chauves-souris ont trouvé d'autres astuces pour contrer une trop forte prédation par les chauves-souris insectivores. C'est le cas de quatre superfamilles de macrolépidoptères soit les Bombycidae, la majorité des Sphingidae (Yack 1988), les Saturniidae et les Lasiocampidae (Morrill et Fullard 1992).

MORPHOLOGIE DU PAPILLON

Selon Morrill et Fullard (1992), certains Saturniidae sont tout simplement trop larges pour être attaqués. Il en est de même pour les Sphingidae qui sont protégés selon Yack (1988) par leur grande taille et leur vol rapide.

COMPORTEMENT DE VOL

Toujours selon Morrill et Fullard (1992), certains papillons de nuit dépourvus de tympanes (par exemple, les Lasiocampidae) réduisent leur vulnérabilité par un vol rapide et erratique au ras du sol, loin de la hauteur de chasse des chauves-souris. De plus, ces chercheurs ont démontré dans l'une de leurs études menées dans le sud-est de l'Ontario que les papillons sans organes tympaniques réduisent aussi leur chance de se faire attraper par un prédateur en diminuant leur temps de vol durant la nuit. Puisque les papillons nocturnes sont surtout exposés à la prédation par les chauves-souris lorsqu'ils volent, ces chercheurs ont comparé le temps de vol (ou tendance au vol) des papillons munis de tympanes à celui de ceux sans tympanes. Pour ce faire, ils ont supposé que le temps qu'un papillon met à s'envoler d'un perchoir stationnaire reflète sa capacité générale à voler pendant toute la nuit. Ils ont trouvé que l'intervalle moyen écoulé avant l'envol chez les taxons de papillons sans organes tympaniques était significativement plus grand que celui enregistré chez les taxons à organes tympaniques. Cela veut dire que les papillons "sourds" sont plus susceptibles de rester à leur place et prennent plus de temps à s'envoler que les papillons munis d'organes tympaniques. Donc, ceci démontre que les papillons dépourvus de tympanes ont une tendance au vol moins marquée que les papillons munis d'organes tympaniques ce qui permet de croire qu'ils ont développé un système de protection par réduction du vol.

ISOLEMENT SAISONNIER

Pour les familles dont les papillons sont dépourvus de tympanes, une autre façon de se défendre contre l'attaque des chauves-souris est de suivre une distribution de fréquences saisonnières à l'inverse des périodes d'activités des chauves-souris (Yack 1988). Par exemple, la plupart des Saturniidae se retrouve de la mi-mai à la mi-juin, avant la période d'activité maximale des chauves-souris (juillet-août). De même, les Lasiocampidae évitent la période de forte activité des chauves-souris en émergeant au début de mai, à la fin de juin et à la fin d'août (Yack 1988). Donc, ces familles de papillons de nuit réduisent la pression de sélection que leur font subir les chauves-souris par un mécanisme d'isolement temporel (Yack 1988).

DIMORPHISME SEXUEL DANS L'ACTIVITÉ DU VOL

Chez certains papillons, la période de vol de la femelle durant la nuit n'est pas la même que celle du mâle. On dit de ces papillons qu'ils démontrent un dimorphisme dans l'activité du vol (Acharya 1995). Les mâles ont un pic d'activité de vol qui correspond au même pic d'activité que les chauves-souris tandis que le point le plus élevé d'activité de vol des femelles se trouve tôt durant la nuit quand l'activité des chauves-souris est relativement basse (Acharya 1995). Cette différence dans la période de vol, jumelée au fait que les femelles volent moins que les mâles, permettent aux papillons femelles qui portent la progéniture de mieux se protéger des prédateurs et diminuent ainsi leur risque d'être attrapés par ces derniers.

CONCLUSION

Les papillons nocturnes ont développé plusieurs mécanismes de défense pour se protéger des chauves-souris. La majorité de ces mécanismes sont passifs (l'audition, le développement externe de l'oreille, la morphologie du papillon, l'isolement saisonnier), mais quelques-uns sont actifs (la production de sons, le comportement de vol et le dimorphisme dans l'activité du vol). Parmi eux, la possession d'organes tympaniques est sans contredit la meilleure protection qu'un papillon de nuit puisse avoir pour se défendre contre les chauves-souris insectivores. Il est aussi important de mentionner que ces moyens de défense ne protègent pas toujours à 100 % le papillon contre l'attaque d'une

chauve-souris. Cependant ces mécanismes contribuent à préserver un équilibre dans la chaîne alimentaire des insectivores.

LISTE DE RÉFÉRENCES

- ACHARYA, L. 1995. Sex-biased predation on moths by insectivorous bats. *Anim. Behav.* **49** : 1461-1468.
- BATES, D.L. et M.B. FENTON. 1990. Aposematism or startle? Predators learn their responses to the defenses of prey. *Can. J. Zool.* **68** : 49-52.
- DUNNING, D.C. et M. KRUGER. 1995. Aposematic sounds in African moths. *Biotropica* **27 (2)** : 227-231.
- DUNNING, D.C., L. ACHARYA, C.B. MERRIMAN et L. DAL FERRO. 1992. Interactions between bats and arctiid moths. *Can. J. Zool.* **70** : 2218-2223.
- FULLARD, J.H. 1984. External auditory structures in two species of neotropical notodontid moths. *J. Comp. Physiol.* **155** : 625-632.
- FULLARD, J.H. 1994. Auditory changes in noctuid moths endemic to a bat-free habitat. *J. Evol. Biol.* **7 (4)** : 435-445.
- FULLARD, J.H. et R.M.R. BARCLAY. 1980. Audition in spring species of arctiid moths as a possible response to differential levels of insectivorous bat predation. *Can. J. Zool.* **58** : 1745-1750.
- FULLARD, J.H. et M.B. FENTON. 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., M.B. FENTON et J.A. SIMMONS. 1979. Jamming bat echolocation : the clicks of arctiid moths. *Can. J. Zool.* **57** : 647-649.
- MORRILL, S.B. et J.H. FULLARD. 1992. Auditory influences on the flight behaviour of moths in a Nearctic site. I. Flight tendency. *Can. J. Zool.* **70** : 1097-1101.
- STEINBACH, G. 1988. Papillons. Sigloch Edition, Allemagne.
- SURLYKKE, A. et M. GOGOLA. 1986. Stridulation and hearing in the noctuid moth *Thecophora fovea* (Tr.). *J. Comp. Physiol. A*, **159** : 267-273.
- YACK, J.E. 1988. Seasonal partitioning of atympanate moths in relation to bat activity. *Can. J. Zool.* **66** : 753-755.

Johanne Gouaillier est biologiste diplômée de l'UQÀM; elle travaille comme éducatrice au Zoo de Granby.