Comment l'entomologie et la musique peuvent se nourrir l'une de l'autre : le cas de la communication acoustique des moustiques

Lionel Feugère, Gabriella Gibson, Camille Noûs

▶ **To cite this version:**

Lionel Feugère, Gabriella Gibson, Camille Noûs. Comment l'entomologie et la musique peuvent se nourrir l'une de l'autre : le cas de la communication acoustique des moustiques. Benjamin Lassauzet; Alain Montandon. Les insectes et la musique, Hermann, pp.37-57, 2022, Gream, 9791037022493. hal-03914043

HAL Id: hal-03914043
https://hal.science/hal-03914043

Submitted on 27 Dec 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Ce document est la version des auteurs (licence CC BY-NC-ND 4.0) du chapitre d'ouvrage suivant :

Feugère, L., Gibson, G., Noûs, C. (2022), "Comment l'entomologie et la musique peuvent se nourrir l'une de l'autre : le cas de la communication acoustique des moustiques", dans Lassauzet, B. et Montandon, A. (dir.), *Les insectes et la musique*, coll. "Gream", Hermann, Paris, p. 37-57. ISBN 9791037022493

Première soumission : 15 janvier 2021
Révision : 8 février 2022

Comment l'entomologie et la musique peuvent se nourrir l'une de l'autre : le cas de la communication acoustique des moustiques

I. Résumé 37
II. Le son des moustiques 38
III. Voler à l'unisson 41
IV. Converger à la quinte 44
V. Converger comme épiphénomène d'une optimisation de la sensibilité auditive 45
VI. Interprétation anthropomorphique d'un comportement acoustique 48
VII. Manipulation de l'épiphénomène à des fins musicales 49
VIII. Conclusion 52
IX. Financement 54
X. Contributions des auteurs 54
XI. Bibliographie 54

Comment l'entomologie et la musique peuvent se nourrir l'une de l'autre : le cas de la communication acoustique des moustiques

Lionel Feugère, Gabriella Gibson,
Natural Resources Institute, University of Greenwich, UK,

Camille Noûs,
Cogitamus laboratory.

I. Résumé

Les dernières décennies ont vu de nombreuses avancées dans la compréhension de la communication sonore chez les moustiques, arthropodes possédant une sensibilité auditive inégalée dans ce groupe phylogénétique. Nous discutons ici d'un possible biais anthropocentrique des recherches scientifiques et de leurs interprétations lié à un imaginaire musical de la fonction sonore. Nous verrons que malgré le caractère discutable de ces interprétations, ce biais a stimulé la recherche et a participé à son tour à la création musicale.

En 2006, une étude décrit l'habilité de certaines espèces à ajuster à l'unisson leurs battements d'ailes, travail exploité par des artistes faisant réagir des moustiques à de la musique tonale. Plus tard, cette découverte s'enrichit à d'autres espèces qui accordent leurs tonalités de vol respectives à la quarte ou la quinte avant la copulation. On parle alors de « convergence harmonique dans les chants d'amour des moustiques », corrélée aux chances d'accouplement ou à la reconnaissance inter-espèces. Puis, vient une étude montrant que cette convergence pourrait n'être qu'un épiphénomène du fonctionnement particulier du système

auditif et avoir pour but indirect de localiser son partenaire. Cette étude n'aura pas le même retentissement scientifique et médiatique que celle invoquant l'image du chant d'amour.

Aujourd'hui, il semblerait qu'un artefact statistique soit en partie à l'origine de ces convergences. La tentation de prêter aux moustiques une capacité à échanger des sons jugés harmonieux a tout de même permis de mieux comprendre le fonctionnement auditif des moustiques. Toujours est-il que ces phénomènes de convergence harmonique peuvent exister dans des conditions particulières, même s'ils n'ont pas le rôle qui leur ait a été attribué initialement. Ainsi, nous présenterons pour finir un projet basé sur l'interaction musicale avec un essaim d'espèces mixtes réagissant sélectivement à des stimuli sonores. Nous conclurons par une critique du système de la recherche scientifique actuel basé sur la bibliométrie, en l'illustrant par les travaux sur la théorie de la « convergence harmonique » chez les moustiques.

II. Le son des moustiques

Nous avons tous été confrontés un jour ou l'autre au son menaçant d'un moustique, s'approchant pour nous prélever quelques gouttes de sang. Pourquoi les femelles produisent-elles un son si fort, alors que cela permet à leur hôte de les tuer d'un claquement de main ? Le son produit par leurs battements d'ailes nous est tous familier mais il ne constitue qu'une petite partie du monde acoustique des moustiques. D'abord, les espèces qui nous approchent sont seulement celles qui se nourrissent de sang humain. Au Royaume-Uni par exemple, on compte 36 espèces et seulement 5 occasionnent une nuisance aux humains[1]. De plus, seules les femelles piquent, afin de se fournir en protéines pour la production des œufs. Ainsi le son des mâles, sensiblement différent de celui des femelles dû à une différence de taille significative, ne parvient quasiment jamais jusqu'à nos oreilles. D'autre part, la visite des femelles à la surface de notre peau n'est qu'un moment particulier de son cycle de vie, qui comprend, outre les stades larvaires et de nymphe, l'oviposition (dont la recherche du lieu de ponte) et la recherche de

[1] Hawkes (Frances M.), Medlock (J. M.), Vaux (A. G. C.), Cheke (R. A) et Gibson (Gabriella), *Wetland Mosquito Survey Handbook: Assessing suitability of British wetlands for mosquitoes,* Chatham, Natural Resources Institute, 2020, 138 p.

mâles pour constituer une réserve de semence masculine. Or le volume sonore produit par les battements d'ailes des moustiques s'avère nécessaire quand il s'agît de localiser et d'identifier un congénère, d'où le probable compromis entre être détectée par l'hôte sanguin et être localisée par le mâle pendant la phase d'accouplement.

Le son produit par un moustique provient du battement périodique de ses ailes dans l'air, de 200 à 1000 fois par seconde, en fonction de l'espèce[2], du sexe[3], du comportement[4], de la température[5] et de l'âge[6]. A la différence d'autres diptères[7], les ailes des moustiques pivotent à chaque demi-période de battement[8], poussant l'air toujours à partir de la même face de l'aile. Pour entendre, un moustique détecte les mouvements vibratoires des particules d'air qui se transmettent par les fibrilles situées sur ses antennes. A la base de chaque antenne est situé un organe de Johnston[9] (Fig. 1) qui transforme la vibration de l'antenne en un signal électrique. Ce transducteur mécano-électrique constitue à ce jour l'organe le plus sensible rapporté parmi les arthropodes, pouvant détecter une déviation angulaire de l'antenne de ± 0.00005° (± 0.001°

[2] Mukundarajan (Haripriya), Hol (F. J. H.), Castillo (E. A.), Newby (C.) et Prakash (M.), « Using mobile phones as acoustic sensors for high-throughput mosquito surveillance », *eLife*, vol. 6, n° e27854, 2017.

[3] Wekesa (J. W.), Brogdon (W. G.), Hawley (W. A.) et Besansky (N. J.), « Flight tone of field-collected populations of *Anopheles gambiae* and *An. arabiensis* (Diptera: Culicidae) », *Physiological Entomology*, vol. 23, n° 3, 1998, p. 289-294

[4] Pantoja-Sanchez (Hoover), Gomez (Sebastián), Velez (Viviana), Avila (Frank W.), et Alfonso-Parra (Catalina), « Precopulatory acoustic interactions of the New World malaria vector *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) », *Parasites & Vectors*, vol. 12, n° 386, 2019.

[5] Villarreal (Susan M.), Winokur (Olivia) et Harrington (Laura), « The Impact of Temperature and Body Size on Fundamental Flight Tone Variation in the Mosquito Vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): Implications for Acoustic Lures », *Journal of Medical Entomology*, vol. 54, n° 5, 2017, p. 1116-1121.

[6] Costello (Robert A.), Effects of environmental and physiological factors on the acoustic behavior of aedes aegypti (L.) (Diptera: Culicidae), Simon Fraser University, 1974, 145 p.

[7] Les diptères sont un ordre de la classe des insectes, caractérisés notamment par la possession de deux ailes (mouches, syrphes, moustiques, taons, chironomes, moucherons, etc.).

[8] Bomphrey (Richard J.), Nakata (Toshiyuki), Phillips (Nathan) et Walker (Simon M.), « Smart wing rotation and trailing-edge vortices enable high frequency mosquito flight », *Nature*, vol. 544, 2017, p. 92-95.

[9] Johnston (Christopher), « Auditory apparatus of the *Culex mosquito* », *J. Microsc. Sci.*, vol. 3, 1855, p. 97-102.

chez le criquet) et comprenant un nombre de cellules sensorielles comparables à la cochlée humaine[10].

Fig. 1. Une tête de moustique mâle, vue de dessus. En bas en vert, les points brillants sont les lentilles des yeux composés entourant les deux organes de Johnston (« donuts ») à la base des deux antennes couvertes de fibrilles (« poils ») qui vibrent au passage. Natural Resources Institute (©Gareth Jones).

Les moustiques sont sensibles à des fréquences sonores dont la plage est incluse dans celle utilisée par les humains pour communiquer vocalement ou musicalement. Les observations de ces comportements interviennent notamment dans des situations musicales où des notes tenues sont jouées. L'entomologiste Osten-Sacken relate dès 1861 les paroles d'un naturaliste Cubain qui assistait à un évènement musical en plein air: un groupe de moustiques qui essaimait au-dessus de sa tête se précipitait collectivement vers lui à chaque fois que l'orchestre à proximité jouait la note La[11].

L'importance de la communication acoustique chez les moustiques est supposée depuis au moins 1855 avec la découverte de l'organe de Johnston, suivie 20 ans plus tard de l'utilisation de diapasons de différentes hauteurs mélodiques pour mettre en évidence la résonance

[10] Göpfert (Martin C.) et Robert (Daniel), « Nanometre-range acoustic sensitivity in male and female mosquitoes », *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, vol. 267, 2000, p. 453-457.

[11] Knab (Frederick), « The swarming of *Culex pipiens* », *Psyche*, vol. 13, 1906, p. 123-133.

des antennes à certaines fréquences[12], tandis qu'au début du XX^{ème} siècle, de premières observations scientifiques liées à l'acoustique des essaims d'accouplement sont décrites[13]. Cependant, les deux dernières décennies ont fait grandement avancer la compréhension du système auditif chez les moustiques, par des chemins tortueux mais fructueux. Nous nous intéressons dans les prochaines parties aux articles scientifiques fondateurs de la théorie de la « convergence harmonique » et à la façon dont ils ont été cités et reformulés, en mettant en avant l'aspect musical de l'interprétation scientifique qui a peut-être contribué à privilégier certaines pistes plus que d'autres.

III. Voler à l'unisson

En 2006, Gibson et Russell publient un article dans la revue *Current Biology*[14], intitulé «Flying in tune : Sexual Recognition in Mosquitoes »[15] étudiant les interactions sonores entre paires de *Toxorhynchites brevipalpis*, une espèce de moustique ayant pour particularité d'avoir les deux sexes du stade adulte de même taille et de même fréquence moyenne de battements d'ailes. Ils enregistrent le son des battements d'ailes entre paires 'mâle-mâle', 'femelle-femelle' et 'femelle-mâle', leur thorax accroché avec une goutte de cire d'abeille de façon à contraindre la position des moustiques sans les empêcher de battre des ailes (dans ces conditions, environ 340-510 Hz soit Mi_4 à Do_5). Ils observent que toutes les paires font converger leurs fréquences de battements d'ailes à l'unisson au bout d'un certain temps, mais que la durée pour atteindre la première convergence est significativement plus courte (en moyenne 5 s de moins) quand le mâle de la paire commence à battre des ailes en deuxième (paires « femelle-mâle » ou « mâle-mâle ») que lors des paires

[12] Mayer, A. M., « Experiments on the supposed auditory apparatus of the mosquito », *J. Amer. Nat.*, vol. 8, 1874, p. 577-592.

[13] Wesenberg-Lund (Carl), *Contributions to the biology of the Danish Culicidae,* Kobenhavn (A.F. Host & Son), 1920.

[14] *Current Biology* est une revue scientifique généraliste de biologie, parmi les plus sélectives.

[15] Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.)), « Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes », *Current Biology*, vol. 16, 2006, p. 1311-1316.

« mâle-femelle » et « femelle-femelle »[16]. Pour ces deux derniers types de paires, la convergence est peut-être dû au hasard. En effet, plus on attend et plus la probabilité d'obtenir une convergence des fréquences sur un temps donné augmente, étant donné que les individus ont tous la même fréquence moyenne. Les auteurs observent aussi, sans le démontrer par une analyse statistique quantitative[17], que les fréquences des battements des paires de sexes opposés finissent par diverger après avoir convergées. Dans les articles scientifiques ultérieurs, il est intéressant de regarder ce que la communauté a choisi de mettre en valeur, de retenir ou de ne pas considérer. Alors que les paires 'mâle-mâle' convergent et que celles de sexes opposés convergent seulement sous certaines conditions, le message qui est retenu est celui de la convergence systématique entre sexes opposés, et non de celle des paires de même sexe :

> « males and females of the non-blood- feeding mosquito *Toxorhynchites brevipalpis* modulate their 300- to 500-Hz wing beat frequencies to match each other. »[18]
>
> « Sexual recognition through wing-beat frequency matching was first demonstrated in *Toxorhynchites brevipalpis*. »[19]
>
> « Such acoustic interactions between males and females were first observed for the mosquito species *Toxorhynchites brevipalpis*, [...] A key observation was then made: the fundamental frequencies of flight tones tend to converge when a male and a female *T. brevipalpis* are within earshot. Same sex pairs do not engage in frequency matching, however, but rather stabilise at distinct frequencies after a few seconds. This observation

[16] Voir les fichiers audio publiés https://www.cell.com/current-biology/supplemental/S0960-9822(06)01636-8#supplementaryMaterial (lien consulté le 12 Janvier 2022 ; notez que le premier fichier audio a un problème de fréquence d'échantillonnage, les fréquences étant plus basses qu'elles ne devraient l'être).

[17] En biologie et dans les sciences quantitatives, la preuve est toujours apportée par un test statistique pour montrer qu'un phénomène apparaît plus (ou moins) fréquemment que s'il était dû au hasard, toutes choses égales par ailleurs.

[18] Cator (Lauren J.), Arthur (Benjamin J.), Harrington (Laura C.) et Hoy (Ronald R.), « Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito », *Science*, n°323, 2009, p. 1077-1079.

[19] Warren (Ben), Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.)), « Sex recognition through midflight mating duets in Culex Mosquitoes is mediated by acoustic distortion », *Current Biology*, vol. 19, 2009, p. 485-491.

strongly suggests that sexual recognition in this species has an acoustic basis. »[20]

« In the case of male-female pairs, their wing-beat frequencies converged within a 0.5 s. »[21]

« By monitoring the wing-beat sounds of *Toxorhynchites* mosquitoes flying in pairs, Gibson and Russell (2006) discovered that males and females alter their flight tones in response to the other until frequencies match. »[22]

« Males and females of *Toxorhynchites brevipalpis* have similar flight tones and converge on the same wingbeat frequency during courtship, while same-sex pairs modulate wingbeat frequencies to avoid overlap (Gibson and Russell, 2006) »[23]

« Harmonic convergence […] is essential in sex recognition (Gibson & Russell 2006, […]) »[24]

Toutes ces citations insistent sur le fait que la convergence harmonique s'établit entre individus de sexes opposés seulement, et qu'elle ne peut pas être due au hasard. Cependant, on a vu plus haut que cela n'est vrai que dans la moitié des paires de sexes opposés étudiés (ceux où le mâle s'envole après la femelle), et que les paires 'mâle-mâle' convergent tout autant. On observe ici un biais dans ce qui est retenu de l'étude, en l'occurrence un déplacement vers ce qui est possiblement projeté par la communauté scientifique : la chanson d'amour d'une part, et entre sexes opposés seulement, d'autre part.

A la suite de ces premiers travaux de 2006, deux équipes publient en 2009 sur le même phénomène, en utilisant des espèces de moustiques

---

[20] Robert (Daniel), « Insect Bioacoustics: Mosquitoes Make an Effort to Listen to Each Other » , *Current Biology*, vol. 19, n° 11, 2009, p. R446-R449.

[21] Gibson (Gabriella), Warren (Ben) et Russell (Ian J.)), « Humming in tune: sex and species recognition by mosquitoes on the wing », *JARO*, vol. 11, 2010, p. 527-540.

[22] Nadrowski (Björn), Effertz (Thomas), Senthilan (PingkalaiSenthilan (Pingkalai R.) et Göpfert (Martin C.), « Antennal hearing in insects - New findings, new questions », *Hearing Research*, vol. 273, n° 1, 2011, p. 7-13.

[23] Arthur (Benjamin J.), Emr (K. S.), Wyttenbach (Robert A.) et Hoy (Ronald R.), « Mosquito (*Aedes aegypti*) flight tones: Frequency, harmonicity, spherical spreading, and phase relationships », *The Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 135, n° 2, 2014, p. 933-941.

[24] Garcia Castillo (Stephano S.), Pritts (Kevin S.), Krishnan (Raksha S.), Harrington (Laura C.) et League (Garrett P.), « Harmonic convergence coordinates swarm mating by enhancing mate detection in the malaria mosquito *Anopheles gambiae* », *Scientific Report*, vol. 11, n° 24102, 2021.

dont les deux sexes disposent de fréquences de battements d'ailes bien distinctes et où un ajustement à l'unisson est impossible physiologiquement.

IV. Converger à la quinte

Les moustiques *Toxorhynchites brevipalpis*, utilisés dans l'étude de Gibson et Russell[25], ont la particularité d'être de grande taille et facilitent donc les enregistrements. Mais ils ont aussi la particularité d'avoir la même taille entre les deux sexes, contrairement à la grande majorité des moustiques. Ainsi, la convergence des fréquences des battements d'ailes entre individus *T. brevipalpis* est relativement naturelle à la vue de leur symétrie morphologique. Qu'en est-il pour les autres espèces de moustiques qui possèdent des fréquences moyennes de battements qui différèrent de l'ordre du tiers entre les deux sexes (la femelle a la fréquence la plus grave; voir Fig. 2) ?

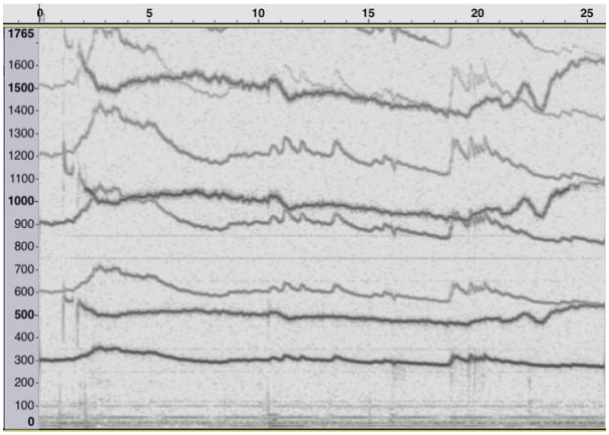

Fig. 2. Spectrogramme (abscisses : temps en seconde ; ordonnées : fréquence en Hertz ; intensité du gris : énergie sonore en dB) illustrant une possible interaction sonore entre deux moustiques Culex quiquefasciatus *femelle (débutant son vol en première à 300 Hz) et mâle (débutant son vol en deuxième à environ 550*

Cator *et al.* publient en 2009 dans la revue scientifique généraliste de renom, *Science,* un article intitulé « Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito »[26] où sont étudiés les interactions acoustiques entre paires de sexes opposés de l'espèce de moustique *Aedes Aegypti*. Les paires sont constituées d'un mâle battant des ailes à environ 600 Hz et d'une femelle à environ 400 Hz, tous deux accrochés individuellement par le thorax pour créer un vol statique et ainsi faciliter le protocole expérimental. Quatorze des 21 paires étudiées ajustent

[25] Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.)), « Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes », *Current Biology*, vol. 16, 2006, p. 1311-1316.

[26] Cator (Lauren J.), Arthur (Benjamin J.), Harrington (Laura C.) et Hoy (Ronald R.), « Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito », *Science*, vol. 323, 2009, p. 1077-1079.

leurs fréquences de battements à la quinte, occasionnant le troisième harmonique de la femelle à coïncider avec le deuxième harmonique du mâle, pendant une moyenne de 10 s. Pour déterminer à quoi le mâle est sensible dans le son de la femelle, ces chercheurs ont joué différents sons transformés à des mâles. Si le son d'une femelle auquel on a retiré le premier harmonique est joué sur un haut-parleur à un moustique mâle, 39 % d'entre eux converge leurs battements d'ailes à la quinte. Si seul le deuxième harmonique est joué (1200 Hz, ~ $Ré_6$), 22 % converge. Les auteurs en déduisent qu'un moustique peut entendre ces hauteurs et qu'ainsi, les moustiques se servent des harmoniques supérieurs pour ajuster leurs fréquences fondamentales.

Il est toutefois difficile pour le lecteur de se faire une opinion objective sur la nature de ces convergences, étant donné que le critère de mesure de la convergence n'est pas publié (notamment la durée et l'écart en fréquence à partir desquels on considère qu'il y a convergence), et qu'aucun test statistique n'est effectué afin de savoir si ces convergences pourraient être expliquées par le hasard ou non. Par exemple, combien convergent à 1200 Hz sans stimulus audio et quelle est la probabilité d'obtenir le même résultat par hasard ? Pour interpréter ces convergences, les auteurs avancent qu'elles pourraient être une mesure de l'aptitude d'un mâle à être compétitif lors de la reproduction vis-à-vis de ses congénères. Ceci-dit et étant donné la difficulté pour publier dans une telle revue prestigieuse, *Science*, il est possible que la métaphore du chant amoureux a joué un rôle de catalyseur dans l'acception de la publication de l'article durant le processus d'évaluation par les pairs, en donnant une certaine consistance à l'interprétation du phénomène étudié.

V. Converger comme épiphénomène d'une optimisation de la sensibilité auditive

Quelques mois après la publication de Cator *et al.* dans Science, Warren *et al.* publient dans la revue scientifique *Current Biology* un article intitulé « Sex recognition through midflight mating duets in *Culex* mosquitoes is mediated by acoustic distortion »[27] et vont donner une toute autre interprétation à la convergence harmonique. Warren *et al.* confirment d'abord les observations de convergence harmonique avec

[27] Warren (Ben), Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.)), « Sex recognition through midflight mating duets in Culex Mosquitoes is mediated by acoustic distortion », *Current Biology*, vol. 19, 2009, p. 485-491.

une autre espèce de moustique, *Culex quinquefasciatus*, et montre pour la première fois chez les moustiques un effet significatif apparemment non dû au hasard. Sur 20 paires mâle-femelle, 15 convergent à la quinte et 2 à l'octave. Les paires de même sexe convergent également mais vers un ratio de fréquence de battements qui ne correspond pas à une convergence des harmoniques.

Alors que Cator *et al.* suggèrent que la convergence harmonique est un critère de sélection pour l'accouplement[28] (ce qui a conduit à une série d'articles sur la corrélation entre convergence harmonique et le succès de l'accouplement[29,30,31,32,33,34,35]), Simões *et al.* proposent avec arguments à l'appui que la convergence harmonique ne serait qu'un épiphénomène du fonctionnement auditif des moustiques[36]. Pour comprendre, il faut revenir à l'anatomie audio-sensorielle des moustiques. Les organes auditifs du moustique sont 1) ses antennes, munies de fibrilles, qui détectent l'onde acoustique aérienne et la transforme en une vibration et 2) ses organes de Johnston, situés chacun à la base des deux antennes et qui transforment la vibration mécanique en vibration électrique. Warren *et al.* montrent que l'organe de Johnston est accordé relativement finement (une bande de largeur d'une centaine de Hertz) à une fréquence qui n'est, de manière

---

[28] Cator (Lauren J.) *et al.*, « Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito », *Science*, vol. 323, 2009, p. 1077-1079.

[29] Pennetier (Cédric), Warren (Ben), Dabiré (Roch K.), Russell (Ian J.)) et Gibson (Gabriella), « "Singing on the wing" as a mechanism for species recognition in the malarial mosquito *Anopheles gambiae* ». *Current Biology*, vol. 20, 2010, p. 131-136.

[30] Cator (Lauren J.) et Ng'Habi (Kija R.), Hoy (Ronald R.) et Harrington (Laura C.), « Sizing up a mate: variation in production and response to acoustic signals in *Anopheles gambiae* », *Behavioral Ecology*, vol. 21, n° 5 volume 5, 2010, p. 1033-1039.

[31] Cator (Lauren J.) et Harrington (Laura C.), « The harmonic convergence of fathers predicts the mating success of sons in *Aedes aegypti* », *Animal Behaviour*, vol. 82, 2011.

[32] Cator (Lauren J.) et Zanti (Zacharo), « Size, sounds and sex: interactions between body size and harmonic convergence signals determine mating success in *Aedes aegypti* », *Parasites & Vectors*, vol. 9, n° 622, 2016.

[33] Aldersley (Andrew) et Cator (Lauren J.), « Female resistance and harmonic convergence influence male mating success in *Aedes aegypti* ». *Scientific Reports,* vol. 9, n° 2145, 2019.

[34] League (Garrett P.), Baxter (Lindsay L.), Wolfner (Mariana F.) et Harrington (Laura C.), « Male accessory gland molecules inhibit harmonic convergence in the mosquito *Aedes aegypti* », *Current Biology*, vol. 29, n° 6 , 2019, p. R196-R197.

[35] Pantoja-Sanchez (Hoover), Gomez (Sebastián), Velez (Viviana), Avila (Frank W.), et Alfonso-Parra (Catalina), « Precopulatory acoustic interactions of the New World malaria vector *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) », *Parasites & Vectors*, vol. 12, 2019, p. 386.

[36] Simões (Patrício M. V.), Ingham (Robert A.), Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.), « A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes », *Journal of Experimental Biology*, vol. 219, n° 13, 2016, p. 2039-2047.

surprenante, ni celle des battements d'un mâle, ni celle d'une femelle, mais celle correspondant à la différence de fréquence des battements du mâle et de la femelle[37]. Or il s'avère que leur antennes, récepteurs du signal acoustique aérien et dont la plage de fréquence est bien plus grande (< 2 kHz) que celle de l'organe de Johnston, est un système vibratoire non-linéaire qui lorsque excité par deux fréquences, produit une distorsion dont la fréquence est égale à la différence des deux fréquences d'excitation. Ainsi, même si l'organe de Johnston à la base des antennes n'est sensible qu'à une plage de fréquences étroite, un moustique peut entendre indirectement un son en dehors de cette plage fréquentielle si celui-ci est accompagné de la fréquence adéquate. Pour un moustique d'un sexe donné à proximité du sexe opposé, cette fréquence adéquate est proche de sa propre fréquence de battement d'ailes. Ainsi, ajuster la fréquence de ses propres battements d'ailes permet à un moustique d'entendre son partenaire de manière optimale en faisant « tomber » la distorsion vibratoire des antennes issue des deux battements d'ailes sur la zone fréquentielle sensible de l'organe de Johnston. C'est un peu comme si, pour détecter la présence d'un interlocuteur dans le noir, on devait parler en même temps que lui pour pouvoir identifier auditivement sa présence. Ces propriétés vibratoires sont aussi présentes dans la cochlée chez les mammifères et permettent notamment à la souris d'entendre indirectement des ultra-sons qui ne seraient pas audibles si la fréquence reçue était unique[38]. Cette interprétation a été confirmée par Somers *et al.*[39] qui re-analysent de manière indépendante les seules données brutes publiques[40] sur la convergence harmonique, six ans après l'article de Simões *et al.*[41] qui argumentait sur le caractère épiphénomènologique de la convergence harmonique.

---

[37] Warren (Ben) *et al.*, « Sex recognition through midflight mating duets in Culex Mosquitoes is mediated by acoustic distortion », *Current Biology*, vol. 19, 2009, p. 485-491.

[38] Robles, Luis and Ruggero, Mario A., « Mechanics of the Mammalian Cochlea », *Physiological Reviews*, vol. 81, n° 3, volume 81, p. 1305-1352, 2001.

[39] Somers (Jason) *et al.*, « Hitting the right note at the right time: Circadian control of audibility in *Anopheles* mosquito mating swarms is mediated by flight tones », *Science Advances*, vol. 2, n° 8, 2022, p. eabl4844.

[40] Arthur (Benjamin J.) *et al.* « Mosquito (*Aedes aegypti*) flight tones: Frequency, harmonicity, spherical spreading, and phase relationships », *JASA*, vol. 135, n° 2, 2014, p. 933-941.

[41] Simões (Patrício M. V.), Ingham (Robert A.), Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.), « A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes », *Journal of Experimental Biology*, vol. 219, 2016, p. 2039-2047.

Ainsi, on est passé d'une interprétation des convergences harmoniques des battements d'ailes des moustiques liée à une sélection du meilleur partenaire, supportée par un imaginaire de chant d'amour, à une interprétation liée à une fonction de détection et potentiellement de localisation spatiale des congénères.

VI. Interprétation anthropomorphique d'un comportement acoustique

L'histoire semblait parfaite : des insectes qu'on déteste, qui nous répugne, produiraient des chants d'amour dont l'harmonie est un critère de choix pour l'accouplement. L'article de Warren *et al.* puis ceux de Simões *et al.* présentent une toute autre théorie qui place la convergence harmonique comme un épiphénomène d'un fonctionnement sous-jacent de l'appareil auditif des moustiques[42, 43, 44]. Arthur *et al.* font remarquer que le manque de précision spectrale dans les analyses a empêché de connaître le degré de convergence, l'utilisation récente d'algorithmes d'amélioration de résolution fréquentielle montrant que la convergence n'est généralement pas inférieure à quelques Hertz[45]. Arthur *et al.* avancent également une autre explication hypothétique, basée sur un bénéfice mécanique de la convergence harmonique des battements d'ailes pour former en plein vol une entité plus stable. Cette hypothèse est appuyée par une étude impliquant des mâles en vol libre avec des femelles en vol accrochées au thorax qui n'a mis en évidence de convergence que pendant la phase de contact[46]. Est-ce que l'observation de convergences harmoniques peut être un artefact de laboratoire dû au vol restreint par l'accrochage des moustiques au thorax[47] ? La réponse est négative, car Garcia Castillo *et al.* et Somers *et al.* la mesurent dans des essaims en vols libres (dans des petites cages

[42] Warren (Ben) *et al.*, « Sex recognition through midflight mating duets in Culex Mosquitoes is mediated by acoustic distortion », *Current Biology*, vol. 19, 2009, p. 485-491.

[43] Simões (Patrício M. V.), Ingham (Robert A.), Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.), « A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes », *Journal of Experimental Biology*, vol. 219, 2016, p. 2039-2047.

[44] Simões (Patrico M. V) *et al.*, « Pre-copula acoustic behaviour of males in the malarial mosquitoes *Anopheles coluzzii* and *Anopheles gambiae s.s.* does not contribute to reproductive isolation », *Journal of Experimental Biology,* vol. 220, n° 3, 2017, p. 379-385.

[45] Arthur (Benjamin J.) *et al.*, « Mosquito (*Aedes aegypti*) flight tones: Frequency, harmonicity, spherical spreading, and phase relationships », *JASA*, vol. 135, n° 2, 2014, p. 933-941.

[46] Aldersley (Andrew) et Cator (Lauren J.), « Female resistance and harmonic convergence influence male mating success in *Aedes aegypti* ». *Scientific Reports,* vol. 9, n°2145, 2019.

[47] Pantoja-Sanchez (Hoover) *et al.*, « Precopulatory acoustic interactions of the New World malaria vector *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) », *Parasites & Vectors*, vol. 12, 2019, p. 386.

cubiques d'une ou de quelques dizaines de centimètres de coté), en la présence des deux sexes ou des mâles seuls exposés à des sons enregistrés de femelles[48,49].

Que la convergence harmonique soit un épiphénomène ou un critère de sélection par la femelle lors de l'accouplement, il n'en demeure qu'elle a été un stimulant heureux, indirect, pour la compréhension du fonctionnement auditif des moustiques. Qu'en aurait-il été si l'attention des chercheurs et éditeurs des revues scientifiques n'avait pas été attirée par cet attrayant, il faut le dire, « chant d'amour » ? Il est difficile de répondre mais les publications étant le nerf de la guerre dans la recherche scientifique d'aujourd'hui, il est raisonnable d'émettre l'hypothèse que l'intérêt de la communauté et des revues les plus prestigieuses ne peut laisser indifférent les chercheurs. D'un côté, cela crée une bulle plus ou moins spéculative, où de nombreux articles scientifiques sont produits, certains dans les revues les plus prestigieuses. De l'autre, cela stimule la recherche et les chercheurs, en valorisant des études sur des comportements inconnus, qui n'auraient peut-être pas reçu toute l'attention requise autrement. La raison pour laquelle les chercheurs s'intéressent à une problématique est liée à une analyse rationnelle mais qui part souvent d'une contemplation pour un phénomène subjective jugé beau.

Alors qu'une certaine interprétation anthropocentrique et musicale peut stimuler la recherche scientifique, l'art peut également puiser dans la recherche scientifique.

VII. Manipulation de l'épiphénomène à des fins musicales

Épiphénomènes et/ou artefacts de laboratoire soient-ils, les convergences harmoniques entre moustiques existent bel et bien si des conditions particulières sont réunies. Ainsi, à la suite de la lecture de l'article de Gibson et Russell[50], Meier[51] et Momeni ont conçu une installation artistique, dénommé « Truce » et exposée de 2009 à 2021

[48] Garcia Castillo (Stephano S.) *et al.,* « Harmonic convergence coordinates swarm mating by enhancing mate detection in the malaria mosquito *Anopheles gambiae* », *Scientific Report*, vol. 11**,** n° 24102, 2021.

[49] Somers (Jason) *et al.*, « Hitting the right note at the right time: Circadian control of audibility in *Anopheles* mosquito mating swarms is mediated by flight tones », *Science Advances*, vol. 2, n° 8, 2022, p. eabl4844.

[50] Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.)), « Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes », *Current Biology*, vol. 16, 2006, p. 1311-1316.

[51] http://robinmeier.net/ (consulté le 1er février 2020)

dans différentes galeries et festivals en Europe, Japon et Etats-unis[52]. Ces derniers ont utilisé soit des *Toxorhynchites brevipalpis* qui s'accordent à l'unisson ou des *Culex pipiens* qui s'accordent à la quinte ou l'octave. Le concept était de soumettre des moustiques en vol, accrochés au thorax, à du chant Dhrupad dont les lents glissandi permettent aux battements d'ailes des moustiques de s'harmoniser avec le chant et de suivre son évolution.

Ici, il s'agît d'exposer quelques idées pour une installation interactive avec des moustiques, mais cette fois-ci en vol libre, en essaim et au contact potentiel de l'audience. Certaines espèces de moustiques et autres diptères voient leurs individus de sexe masculin s'agréger au coucher du soleil autour de repères visuels spécifiques à l'espèce (branche d'arbre, contraste de couleur au sol), formant un bourdonnement de fréquences assez précises et d'intensité importante si le nombre d'individus dépassent la centaine. Les individus détectent la présence de leurs congénères à l'aide de leurs organes auditifs, notamment les femelles qui viennent visiter l'essaim pour s'accoupler. Ainsi, les mâles de l'essaim sont très réactifs à certaines fréquences sonores, correspondant au son des battement d'ailes des femelles, afin de pouvoir former une chasse avec la femelle. Les mâles répondent à un certain nombre de stimuli sonores à très faible niveau d'intensité en changeant leurs fréquences de battements d'ailes et leur vitesse de vol[53].

Il s'agît d'abord de manipuler leur système sensoriel visuel, en utilisant les bons marqueurs au sol pour contrôler la position, la hauteur, la taille voire le déplacement de ou des essaims d'une ou plusieurs espèces dans une pièce où les moustiques évoluent et vivent librement. L'idée est de former une immersion d'un public dans une salle où évoluent les insectes, public qui peut se déplacer librement autour de l'essaim, voir le traverser, sans le perturber de manière irréversible, un petit peu à l'instar des expositions d'araignées de l'artiste Tomás Saraceno[54].

---

[52] Ars Electronica, Linz, 2009 ; Spark Festival, Minneapolis, 2009 ; SIGGRAPH Art Gallery, Yokohama, 2009 ; Palais de Tokyo, Paris, 2010 ; Musée des Beaux-Arts, Nantes, 2012 ; Sonica Festival, Glasgow, 2013 ; Centre Pompidou, Paris, 2021.

[53] Feugère (Lionel), Roux (Olivier) et Gibson (Gabriella), « Behavioural analysis of swarming male mosquitoes reveals high hearing sensitivity in Anopheles coluzzii », Journal of Experimental Biology, vol. 225, n° 5, 2022, p. jeb243535.

[54] Saraceno (Tomás), Bisshop (A.), Krell (A.) et Mühlethaler (R.), « Arachnid Orchestras: Artistic Research in Vibrational Interspecies Communication », dans Hill P., Lakes-Harlan

Il s'agît aussi de manipuler leur système sensoriel auditif, en interagissant musicalement avec l'essaim en les stimulant avec des sons qui vont déclencher des changements de fréquences de battements d'ailes (harmonisation, modulations rapides de fréquence[55]). Les stimuli peuvent provenir d'un haut-parleur situé à proximité de l'essaim auquel est joué un son contrôlé par l'audience à distance (Fig. 3A), ou directement d'un chanteur situé en-dessous de l'essaim et se confondant avec le marqueur visuel dont les diptères utilisent pour se rassembler (Fig. 3B).

Plusieurs espèces peuvent être introduites, choisies en fonction de la hauteur mélodique de leurs bourdonnements mélodiques respectifs, et de leur position d'essaimage par rapport au marqueur visuel au sol (Fig. 3C). Enfin, l'audience peut s'immerger de l'espace perceptif audio des moustiques en portant un casque audio qui distord le son ambiant pour le rapprocher du système de vibration non-linéaire des antennes (production des différences de fréquences par exemple).

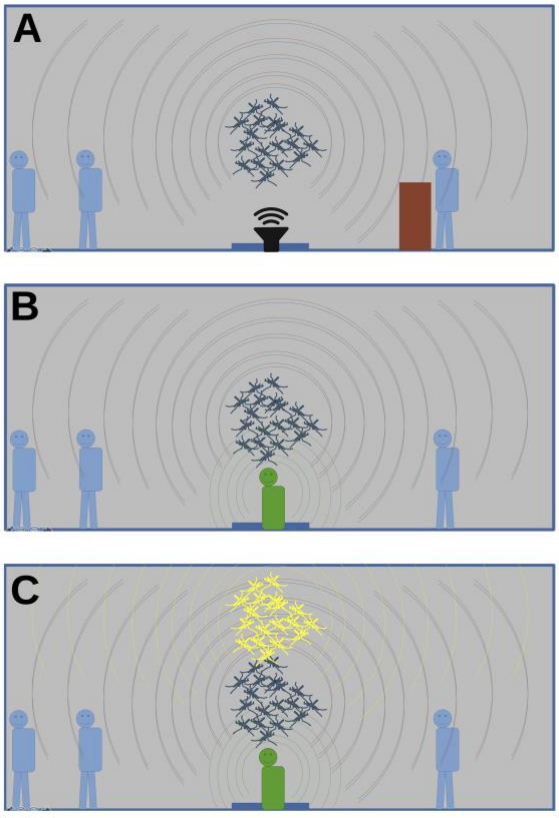

Fig. 3. Dispositif audio interactif entre essaim et audience.
A : l'audience contrôle les stimuli sonores diffusés sur un haut-parleur pour interagir avec l'essaim.
B : un chanteur stimule auditivement l'essaim placé à sa proximité. Le chant Dhrupad est particulièrement adapté avec ses lents glissandi entre deux notes.
C : essaims de deux espèces différentes de fréquences de battement d'ailes différentes, réagissant différemment au marqueur visuel au sol et aux stimuli sonores.

R., Mazzoni V., Narins P., Virant-Doberlet M., Wessel A., *Biotremology: Studying Vibrational Behavior. Animal Signals and Communication*, Cham, Springer, vol. 6, 2019, p. 485-509.

[55] Simões (Patrício M. V.), Ingham (Robert A.), Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.), « A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes », *Journal of Experimental Biology*, vol. 219, 2016, p. 2039-2047.

VIII. Conclusion

Au moment de l'envoi de la version finale du présent chapitre d'ouvrage (février 2022), deux articles viennent d'être publiés à un mois d'intervalle sur l'interprétation qu'on peut faire de la synchronisation inter-sexes des fréquences de battement d'ailes chez les moustiques : l'un qui s'appuie sur la théorie de la « convergence harmonique » publié en décembre 2021 dans la revue *Scientific Reports*[56]; l'autre, publié en janvier 2022 dans la revue *Science Advances,* qui travaille à déconstruire cette théorie en se reposant sur une interprétation épiphéménologique[57]. On en tire quelques remarques qui fournissent une conclusion à notre propos.

Tout d'abord, l'article de *Scientific Reports* réutilisant la théorie de la « convergence harmonique » en 2021 montre une certaine inertie des scientifiques à changer d'interprétation, même lorsque cette interprétation n'a pas été démontrée de manière rigoureuse, et qu'au contraire, des pistes alternatives ont été proposées avec preuves à l'appui[58, 59, 60], comme expliqué plus haut dans ce chapitre.

L'article de *Science Advances*, quant à lui, déconstruit notamment la théorie de la « convergence harmonique » avec une démonstration dont la solidité est inédite, mais sans citer explicitement l'article qui est à l'origine de cette déconstruction[61], ni celui qui formule le caractère épiphéménologique de la convergence harmonique[62] (ces articles sont cités mais pas pour ces raisons). On pourrait y voir un possible effet de

---

[56] Garcia Castillo (Stephano S.) *et al.*, « Harmonic convergence coordinates swarm mating by enhancing mate detection in the malaria mosquito *Anopheles gambiae* », *Scientific Report*, vol. 11**,** n° 24102, 2021.

[57] Somers (Jason) *et al.,* « Hitting the right note at the right time: Circadian control of audibility in *Anopheles* mosquito mating swarms is mediated by flight tones », *Science Advances*, vol. 2, n° 8, 2022, p. eabl4844.

[58] Warren (Ben) *et al.*, « Sex recognition through midflight mating duets in Culex Mosquitoes is mediated by acoustic distortion », *Current Biology*, vol. 19, 2009, p. 485-491.

[59] Simões (Patrício M. V.) *et al.*, « A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes », *Journal of Experimental Biology*, vol. 219, 2016, p. 2039-2047.

[60] Simões (Patrício M. V) *et al.*, « Pre-copula acoustic behaviour of males in the malarial mosquitoes *Anopheles coluzzii* and *Anopheles gambiae s.s.* does not contribute to reproductive isolation », *Journal of Experimental Biology,* vol. 220, 2017, p. 379-385.

[61] Warren (Ben) *et al.,* « Sex recognition through midflight mating duets in Culex Mosquitoes is mediated by acoustic distortion », *Current Biology*, vol. 19, 2009, p. 485-491.

[62] Simões (Patrício M. V.), Ingham (Robert A.), Gibson (Gabriella) et Russell (Ian J.), « A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes », *Journal of Experimental Biology*, vol. 219, 2016, p. 2039-2047.

l'exigence de beaucoup de revues scientifiques d'insister sur l'originalité de ses propres résultats pour qu'un article soumis soit accepté. Ainsi, ce critère de l'originalité, au détriment de la réplication des études scientifiques pourtant nécessaire à la science[63], peut encourager indirectement les chercheurs à omettre de mentionner explicitement certains travaux passés. De plus, à la suite de l'explosion du nombre de publications scientifiques notamment due à l'évaluation quantitative de la recherche, les éditeurs des journaux scientifiques peuvent avoir des difficultés à trouver des pairs spécialistes du sujet pour le processus de relecture des soumissions d'articles, y compris dans les meilleures revues, qui seraient à même de pouvoir critiquer la présentation de la revue de littérature.

Pour poursuivre la critique de la façon où la recherche scientifique fonctionne, on peut remarquer que l'article[64] de *Science Advances,* qui démontre d'une façon plutôt claire et convaincante la nécessité d'abandonner la théorie de la convergence harmonique, provient d'une revue dont l'éditeur, l'AAAS, est de manière ironique le même que *Science*, qui a publié l'article initial[65] sur la convergence harmonique. Cela illustre un travers des systèmes de métrique d'évaluation individuels des scientifiques et des journaux scientifiques : la revue publie une interprétation voir une étude a priori erronée d'un phénomène, qui produit un nombre important de citations et de nouveaux articles, puis publie une étude qui réfute l'article initial, renforçant mécaniquement le prestige de la revue qui est basé sur le nombre de citations de ses articles, alors qu'elle est responsable de l'article initial.

Cependant, il ne s'agît pas ici de blâmer les chercheurs, mais plutôt un système de fonctionnement de la recherche, d'autant plus que les auteurs du présent chapitre d'ouvrage sont parties prenantes de ces difficultés, où la mise en concurrence des chercheurs produit irrémédiablement des effets secondaires lors de la production scientifique et lors de la relecture par les pairs.

Outre ces observations, ce chapitre a tenté de mettre en lumière un autre biais de la recherche scientifique, celui d'un certain

---

[63] Baker (Monya), « 1,500 scientists lift the lid on reproducibility », *Nature*, vol. 533**,** 2016, p.452–454.

[64] Somers (Jason) *et al.,* « Hitting the right note at the right time: Circadian control of audibility in *Anopheles* mosquito mating swarms is mediated by flight tones », *Science Advances*, vol. 2, n° 8, 2022, p. eabl4844.

[65] Cator (Lauren J.) *et al.*, « Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito », *Science*, vol. 323, 2009, p. 1077-1079.

anthropocentrisme lié à un imaginaire du chant d'amour, qui s'est potentiellement mélangé aux conséquences de la course à la publication. Et ici encore, l'objectif n'est pas de blâmer les chercheurs, mais de proposer que cet imaginaire, inhérent à toute production humaine y compris les sciences qui sont basées sur un système rationnel, a participé efficacement à l'émergence d'équipes scientifiques travaillant sur le rôle de l'audition chez les moustiques, faisant ainsi avancer la compréhension d'un mécanisme sensoriel tout à fait singulier et performant, qui gouverne la reproduction des moustiques et autres insectes « essaimant » depuis probablement des millions d'années[66]. Et en retour, d'inspirer des créations musicales et réflexions artistiques autour de cet insecte dont plusieurs de ses espèces ont évolué conjointement avec l'être humain depuis au moins plusieurs milliers d'années[67].

IX. Financement

Ce travail a été financé par Human Frontier Science Program RGP0038/2019.

X. Contributions des auteurs

Lionel Feugère a écrit le premier brouillon. Gabriella Gibson a relu et corrigé le manuscrit. Camille Noûs incarne la nature collégiale de nos travaux, se voulant un rappel de ce que la science doit à la disputatio, ainsi que du caractère intrinsèquement désintéressé, collaboratif et ouvert de la construction comme de la dissémination des savoirs.

XI. Bibliographie

ALDERSLEY (Andrew) et CATOR (Lauren J.), « Female resistance and harmonic convergence influence male mating success in *Aedes aegypti* ». *Scientific Reports,* vol.9, n° 2145, 2019. https://doi.org/10.1038/s41598-019-38599-3

ARTHUR (Benjamin J.), EMR (Kevin S.), WYTTENBACH (Robert A.) et HOY (Ronald R.), « Mosquito (*Aedes aegypti*) flight tones: Frequency, harmonicity,

[66] Borkent (Art) and Grimaldi (David A.), « The Earliest Fossil Mosquito (Diptera: Culicidae), in Mid-Cretaceous Burmese Amber », *Annals of the Entomological Society of America*, vol. 97, n°5, 2004, p. 882–888

[67] Gibson (Gabriella), « Genetics, Ecology and Behaviour of Anophelines », dans Bock (G. R.) et Cardew (G.), *Ciba Foundation Symposium 200 – Olfaction in Mosquito-Host Interactions,* John Wiley & Sons Ltd, 1996, vol. 200, p. 22-47.

spherical spreading, and phase relationships », *The Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 2, n° 135, 2014, p. 933-941. https://doi.org/10.1121/1.4861233

BAKER (Monya), « 1,500 scientists lift the lid on reproducibility », *Nature*, vol. 533**,** 2016, p.452–454. https://doi.org/10.1038/533452a

BORKENT (Art) and GRIMALDI (David A.), « The Earliest Fossil Mosquito (Diptera: Culicidae), in Mid-Cretaceous Burmese Amber », *Annals of the Entomological Society of America*, Volume 97, n°5, 2004, p. 882–888. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2004)097[0882:TEFMDC]2.0.CO;2

BOMPHREY (Richard J.), NAKATA (Toshiyuki), PHILLIPS (Nathan) et WALKER (Simon M.), « Smart wing rotation and trailing-edge vortices enable high frequency mosquito flight », *Nature*, vol. 544, 2017, p. 92-95. http://dx.doi.org/10.1038/nature21727

CATOR (Lauren J.), ARTHUR (Benjamin J.), HARRINGTON (Laura C.) et HOY (Ronald R.), « Harmonic convergence in the love songs of the dengue vector mosquito », *Science*, vol. 323, 2009, p. 1077-1079. http://dx.doi.org/10.1126/science.1166541

CATOR (Lauren J.) and NG'HABI (Kija R.), HOY (Ronald R.) et HARRINGTON (Laura C.), « Sizing up a mate: variation in production and response to acoustic signals in *Anopheles gambiae* », *Behavioral Ecology*, vol. 21, n°5, 2010, p. 1033-1039. http://dx.doi.org/10.1093/beheco/arq087

CATOR (Lauren J.) et HARRINGTON (Laura C.), « The harmonic convergence of fathers predicts the mating success of sons in *Aedes aegypti* », *Animal Behaviour*, vol. 82, n°4, 2011. http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.07.013

CATOR (Lauren J.) et ZANTI (Zacharo), « Size, sounds and sex: interactions between body size and harmonic convergence signals determine mating success in *Aedes aegypti* », *Parasites & Vectors*, vol. 9, n° 622, 2016. http://dx.doi.org/10.1186/s13071-016-1914-6

COSTELLO (Robert A.), Effects of environmental and physiological factors on the acoustic behavior of aedes aegypti (L.) (Diptera: Culicidae), Simon Fraser University, 1974, 145 p.

FEUGÈRE (Lionel), ROUX (Olivier) et GIBSON (Gabriella), « Behavioural analysis of swarming male mosquitoes reveals high hearing sensitivity in Anopheles coluzzii », Journal of Experimental Biology, vol. 225, n° 5, 2022. https://doi.org/10.1242/jeb.243535

GARCIA CASTILLO (Stephano S.), PRITTS (Kevin S.), KRISHNAN (Raksha S.), Harrington (Laura C.) et LEAGUE (Garrett P.), « Harmonic convergence coordinates swarm mating by enhancing mate detection in the malaria mosquito *Anopheles gambiae* », *Scientific Report*, vol. 11, n° 24102, 2021. https://doi.org/10.1038/s41598-021-03236-5

GIBSON (Gabriella), « Genetics, Ecology and Behaviour of Anophelines », dans BOCK (G. R.) et CARDEW (G.), *Ciba Foundation Symposium - Olfaction in Mosquito-Host Interactions*, John Wiley & Sons Ltd, 1996, vol. 200, p. 22-47. https://doi.org/10.1002/9780470514948.ch4

GIBSON (Gabriella) et RUSSELL (Ian J.), « Flying in tune: sexual recognition in mosquitoes », *Current Biology*, vol. 16, 2006, p. 1311-1316. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.05.053

GIBSON (Gabriella), WARREN (Ben) et RUSSELL (Ian J.)), « Humming in tune: sex and species recognition by mosquitoes on the wing », *JARO*, vol. 11, 2010, p. 527-540. https://doi.org/10.1007/s10162-010-0243-2

GÖPFERT (Martin C.) et ROBERT (Daniel), « Nanometre-range acoustic sensitivity in male and female mosquitoes », *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, vol. 267, 2000, p. 453-457. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1021

HAWKES (Frances M.), MEDLOCK (J. M.), VAUX (A. G. C.), CHEKE (R. A) et GIBSON (Gabriella), *Wetland Mosquito Survey Handbook: Assessing suitability of British wetlands for mosquitoes,* Chatham, Natural Resources Institute, 2020, 138 p.

JOHNSTON (Christopher), « Auditory apparatus of the *Culex mosquito* », *J. Microsc. Sci.*, vol. 3, 1855, p. 97-102. https://doi.org/10.1242/jcs.s1-3.10.97

KNAB (Frederick), « The swarming of *Culex pipiens* », *Psyche*, vol. 13, 1906, p. 123-133. https://doi.org/10.1155/1906/48457

LEAGUE (Garrett P.), BAXTER (Lindsay L.), WOLFNER (Mariana F.) et HARRINGTON (Laura C.), « Male accessory gland molecules inhibit harmonic convergence in the mosquito *Aedes aegypti* », *Current Biology*, vol. 29, n° 6, 2019, p. R196-R197. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.02.005

MAYER, A. M., « Experiments on the supposed auditory apparatus of the mosquito », *J. Amer. Nat.*, vol. 8, 1874, p. 577-592. https://doi.org/10.1086/271388

MUKUNDARAJAN (Haripriya), HOL (F. J. H.), CASTILLO (E. A.), NEWBY (C.) et PRAKASH (M.), « Using mobile phones as acoustic sensors for high-throughput mosquito surveillance », *eLife*, vol. 6, n° e27854, 2017. https://doi.org/10.7554/eLife.27854

NADROWSKI (Björn), EFFERTZ (Thomas), SENTHILAN (Pingkalai R.) et GÖPFERT (Martin C.), « Antennal hearing in insects - New findings, new questions », *Hearing Research*, vol. 273, n°1, 2011, p. 7-13. https://doi.org/10.1016/j.heares.2010.03.092

PANTOJA-SANCHEZ (Hoover), GOMEZ (Sebastián), VELEZ (Viviana), AVILA (Frank W.), et ALFONSO-PARRA (Catalina), « Precopulatory acoustic interactions of the New World malaria vector *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) », *Parasites & Vectors*, vol. 12, n°386, 2019. https://doi.org/10.1186/s13071-019-3648-8

PENNETIER (Cédric), WARREN (Ben), DABIRÉ (Roch K.), RUSSELL (Ian J.)) et GIBSON (Gabriella), « "Singing on the wing" as a mechanism for species recognition in the malarial mosquito *Anopheles gambiae* ». *Current Biology*, vol. 20, n° 2, 2010, p. 131-136. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.11.040

ROBERT (Daniel), « Insect Bioacoustics: Mosquitoes Make an Effort to Listen to Each Other », *Current Biology*, vol. 19, n°11, 2009, p. R446-R449. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.04.021

ROBLES (Luis) et RUGGERO (Mario A.), « Mechanics of the Mammalian Cochlea », *Physiological Reviews*, vol. 81, n° 3, 2001, p. 1305-1352. https://doi.org/10.1152/physrev.2001.81.3.1305

SARACENO (Tomás), BISSHOP (A.), KRELL (A.) et MÜHLETHALER (R.), « Arachnid Orchestras: Artistic Research in Vibrational Interspecies Communication », dans HILL P., LAKES-HARLAN R., MAZZONI V., NARINS P., VIRANT-DOBERLET M., WESSEL A., *Biotremology: Studying Vibrational Behavior. Animal Signals and Communication*, Cham, Springer, 2019, volume 6, p. 485-509. https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2_24

SIMÕES (Patrício M. V.), INGHAM (Robert A.), GIBSON (Gabriella) et RUSSELL (Ian J.), « A role for acoustic distortion in novel rapid frequency modulation behaviour in free-flying male mosquitoes », *Journal of Experimental Biology*, vol. 219, n° 13, 2016, p. 2039-2047. http://jeb.biologists.org/content/219/13/2039

SIMÕES (Patrício M. V), GIBSON (Gabriella) and RUSSELL (Ian J.), « Pre-copula acoustic behaviour of males in the malarial mosquitoes *Anopheles coluzzii* and *Anopheles gambiae s.s.* does not contribute to reproductive isolation », *Journal of Experimental Biology,* vol. 220, n° 3, 2017, p. 379-385. https://doi.org/10.1242/jeb.149757

SOMERS (Jason), Georgiades (Marcos), Su (Matthew P.), Bagi (Judit), Andrés (Marta), Alampounti (Alexandros), Mills (Gordon), Ntabaliba (Watson), Moore (Sarah J.), Spaccapelo (Roberta) and Albert (Joerg T.), « Hitting the right note at the right time: Circadian control of audibility in *Anopheles* mosquito mating swarms is mediated by flight tones », *Science Advances*, vol. 8, n° 2, 2022, p. eabl4844. https://doi.org/10.1126/sciadv.abl4844

VILLARREAL (Susan M.), WINOKUR (Olivia) et HARRINGTON (Laura), « The Impact of Temperature and Body Size on Fundamental Flight Tone Variation in the Mosquito Vector *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): Implications for Acoustic Lures », *Journal of Medical Entomology*, vol. 54, n° 5, 2017, p. 1116-1121. https://doi.org/10.1093/jme/tjx079

WARREN (Ben), GIBSON (Gabriella) et RUSSELL (Ian J.)), « Sex recognition through midflight mating duets in Culex Mosquitoes is mediated by acoustic distortion », *Current Biology*, vol. 19, n° 6, 2009, p. 485-491. https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.01.059

WEKESA (J. W.), BROGDON (W. G.), HAWLEY (W. A.) et BESANSKY (N. J.), « Flight tone of field-collected populations of *Anopheles gambiae* and *An. arabiensis* (Diptera: Culicidae) », *Physiological Entomology*, vol. 23, n°3, 1998, p. 289-294. https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.1998.233087.x

WESENBERG-LUND (Carl), *Contributions to the biology of the Danish Culicidae,* Kobenhavn (A.F. Host & Son), 1920. https://doi.org/10.5962/bhl.title.8544