

Caractérisation acoustique des différentes espèces du genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 en Europe occidentale, et description d'une nouvelle espèce cryptique en France et en Espagne (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae)

Julien BARATAUD



DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTRICE EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Laure Desutter-Grandcolas

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Anne Mabilille (zoosyst@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Anne Mabilille

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Nesrine Akkari (Naturhistorisches Museum, Vienne, Autriche)
Maria Marta Cigliano (Museo de La Plata, La Plata, Argentine)
Serge Gofas (Universidad de Málaga, Málaga, Espagne)
Sylvain Hugel (CNRS, Université de Strasbourg, France)
Marco Isaia (Università degli Studi di Torino, Turin, Italie)
Rafael Marquez (CSIC, Madrid, Espagne)
Jose Christopher E. Mendoza (Lee Kong Chian Natural History Museum, Singapour)
Annemarie Ohler (MNHN, Paris, France)
Jean-Yves Rasplus (INRA, Montferrier-sur-Lez, France)
Wanda M. Weiner (Polish Academy of Sciences, Cracovie, Pologne)

COUVERTURE / *COVER*:

Phaneroptera laticerca n. sp. ♀, individu en provenance du Perthus (FR-66).

Zoosystema est indexé dans / *Zoosystema is indexed in*:

- Science Citation Index Expanded (SciSearch®)
- ISI Alerting Services®
- Current Contents® / Agriculture, Biology, and Environmental Sciences®
- Scopus®

Zoosystema est distribué en version électronique par / *Zoosystema is distributed electronically by*:

- BioOne® (<http://www.bioone.org>)

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Zoosystema* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Zoosystema are referenced by:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Zoosystema est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris / *Zoosystema is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris*

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, *Geodiversitas*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Naturae*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle

CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)

Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax : 33 (0)1 40 79 38 40

diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2021
ISSN (imprimé / *print*): 1280-9551/ ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Caractérisation acoustique des différentes espèces du genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 en Europe occidentale, et description d'une nouvelle espèce cryptique en France et en Espagne (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae)

Julien BARATAUD

Le Bourg, F-19330 Chanteix (France)
julien.barataud@gmail.com

Soumis le 5 janvier 2021 | Accepté le 22 mars 2021 | Publié le 10 novembre 2021

urn:lsid:zoobank.org:pub:F57DC398-0EC6-446E-8F7F-4C59CB745369

Barataud J. 2021. — Caractérisation acoustique des différentes espèces du genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 en Europe occidentale, et description d'une nouvelle espèce cryptique en France et en Espagne (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae). *Zoosystema* 43 (29): 691-727. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2021v43a29>. <http://zoosystema.com/43/29>

RÉSUMÉ

Les caractéristiques acoustiques des différentes espèces du genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 en Europe occidentale sont décrites de manière détaillée sur la base de l'analyse de nombreux enregistrements réalisés en France et en Espagne depuis plusieurs années. Ce travail a permis la découverte d'une nouvelle espèce cryptique, *Phaneroptera laticerca* n. sp., mise en évidence sur la base de critères acoustiques, et décrite de France et d'Espagne. La description morphologique de cette nouvelle espèce est complétée par une analyse du chant d'appel du mâle, particulièrement complexe. Les spécificités de cette stridulation sont comparées à celles du répertoire sonore des autres espèces du genre en Europe occidentale, notamment avec celui de *Phaneroptera sparsa* (Stål, 1857) qui s'avère lui aussi d'une complexité importante. Des clés d'identification morphologique et acoustique sont proposées pour les quatre espèces d'Europe occidentale du genre *Phaneroptera*, incluant la nouvelle espèce. Les implications taxonomiques et nomenclaturales de ce travail sont discutées, ainsi que les perspectives en termes de compréhension du comportement acoustique, de la répartition et de l'écologie de ces différentes espèces.

MOTS CLÉS
Bioacoustique,
Phaneroptera,
Europe occidentale,
espèce nouvelle.

ABSTRACT

Acoustic characterisation of the different species of the genus Phaneroptera Audinet-Serville, 1831 in Western Europe, and description of a new cryptic species in France and Spain (Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae).

The acoustic characteristics of the different species of the genus *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 in Western Europe are described in detail on the basis of the analysis of numerous recordings made in France and Spain for several years. This work led to the discovery of a new cryptic species, *Phaneroptera laticerca* n. sp., identified on the basis of acoustic criteria, and described from France and Spain. The morphological description of this new species is completed by an analysis of the particularly complex male calling song. The specificities of this stridulation are compared with those of the acoustic repertoire of other species of the genus in Western Europe, in particular with that of *Phaneroptera sparsa* (Stål, 1857) which is also of significant complexity. Morphological and acoustic identification keys are proposed for the four Western European species of the genus *Phaneroptera*, including the new species. The taxonomic and nomenclatural implications of this work are discussed, as well as the perspectives in terms of understanding the acoustic behavior, distribution and ecology of these different species.

KEY WORDS
Bioacoustics,
Phaneroptera,
Western Europe,
new species.

INTRODUCTION

Lors d'une prospection nocturne à l'aide d'un détecteur d'ultrasons dans le massif des Albères sur la commune du Perthus (FR-66) le 19 septembre 2018, une stridulation inconnue est enregistrée et l'individu émetteur se rapportant au genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 est capturé. Des prospections complémentaires menées les 14 et 15 août puis les 11 et 12 septembre 2019 ont permis de réaliser de nombreux autres enregistrements et de collecter plusieurs individus mâles chanteurs, et femelles situées à leur proximité immédiate. Les recherches bibliographiques réalisées sur les différentes espèces du genre *Phaneroptera* et notamment les synthèses proposées par Ragge (1956, 1960, 1980), ont rapidement mis en évidence que les espèces dont ces individus se rapprochaient le plus morphologiquement étaient *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853) et *Phaneroptera sparsa* (Stål, 1857), deux taxons très proches, dont le dernier a pendant un temps été considéré comme une sous-espèce de *P. nana*, avant d'être rétabli au rang d'espèce par Ragge (1980), avec une confirmation par Helfert & Sanger (1990). Certains détails morphologiques, notamment la forme des cerques des mâles, ne correspondaient cependant ni à l'une ni à l'autre de ces deux espèces, pouvant amener à penser qu'il s'agissait d'un nouveau taxon.

L'analyse de la stridulation a rapidement permis d'écarter *P. nana* dont le chant d'appel est nettement différent et bien décrit par de nombreux auteurs (e.g. Heller 1988; Ragge & Reynolds 1998; Roesti & Keist 2009; Massa *et al.* 2012; Sardet *et al.* 2015). Les quelques références disponibles à ce moment-là concernant les caractéristiques acoustiques de *P. sparsa* (Heller 1988; Massa *et al.* 2010) semblaient également écarter cette espèce. Par ailleurs, la consultation de différents spécialistes européens des stridulations d'orthoptères n'a pas permis de rapprocher ces enregistrements d'une espèce déjà décrite (Heller, com. pers.; Roesti, com. pers.).

Les quelques références acoustiques concernant *P. sparsa* se rapportant à des enregistrements en provenance de Turquie (Heller 1988) et de la péninsule arabe (Massa *et al.* 2010), un doute subsistait encore à propos des populations de *P. sparsa* signalées dans le sud de l'Espagne (Ragge 1980), pour lesquelles il n'existait aucune référence acoustique. Un séjour en Andalousie entre le 21 et le 30 octobre 2019 m'a permis de réaliser de nombreux enregistrements de *P. sparsa* du sud de l'Espagne et d'effectuer une comparaison acoustique avec les individus enregistrés dans les Albères.

Considérant que *P. sparsa* a été décrite d'Afrique du Sud (Stål 1857) et à la lumière des nouveaux éléments sur la variabilité acoustique de ce taxon mise en évidence dans cette étude, il semble plus juste de nommer *P. cf. sparsa* les populations présentes dans le sud de l'Espagne, dans l'attente d'une étude morphologique et acoustique plus approfondie de ce taxon sur l'ensemble de son aire de répartition.

Disposant par ailleurs de nombreux enregistrements de *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) et *P. nana* réalisés en France depuis 1998, cette importante banque de données sonores m'a permis de produire une synthèse sur les caractéristiques des différentes espèces du genre *Phaneroptera* d'Europe occi-

dentale, avec la proposition d'une clé d'identification acoustique basée sur l'analyse de plusieurs variables mesurées sur des spectrogrammes et des oscillogrammes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

Les mesures morphométriques ont été réalisées avec un pied à coulisse digital pour les variables suivantes : longueur et largeur des tegmina, longueur et largeur des fémurs postérieurs, longueur et largeur des lobes latéraux du pronotum.

La description des principaux éléments morphologiques constituant des critères diagnostiques au sein des différentes espèces du genre (cerques, épiprocte, plaque sous-génitale, ovipositeur...) a été réalisée à l'aide d'un stéréomicroscope Euromex LED NZ.1903-S. Ces caractéristiques ont été comparées avec les synthèses bibliographiques existantes (e.g. Ragge 1956, 1960, 1980) mais aussi avec des espèces décrites plus récemment comme *P. rentzi* (Divya & Senthilkumar, 2020). Les nervures sont nommées d'après Harz (1969).

Compte tenu de la très grande ressemblance morphologique entre les différentes espèces du genre *Phaneroptera*, l'identité spécifique de tous les individus ayant fait l'objet d'un examen morphologique a été vérifiée par des enregistrements de la stridulation. Les femelles ont été prélevées sur des stations où une seule espèce était présente acoustiquement ou lorsque l'appartenance spécifique a pu être certifiée par l'observation d'accouplements.

Des mesures effectuées par D. Llucià-Pomares sur des individus en collection en provenance de différents endroits d'Espagne ont également été intégrées dans l'analyse biométrique.

ABRÉVIATIONS

Institutions

MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris;
NHMW	Naturhistorisches Museum, Wien.

Collections privées

coll. DLP	collection David Llucià Pomares, Barcelona (ES);
coll. DM	collection Didier Morin, Lablachère (FR-07);
coll. JB	collection Julien Barataud, Chanteix (FR-19).

MATÉRIEL D'ENREGISTREMENT ET D'ANALYSE ACOUSTIQUE

La plupart des enregistrements ont été effectués directement sur le terrain avec un détecteur d'ultrasons Pettersson D1000x (fréquence d'échantillonnage 384 kilohertz (kHz) et résolution 16 bits) avec carte mémoire Compact Flash intégrée.

Quelques individus ont été gardés en captivité dans des cages d'enregistrement afin d'étudier la variabilité de leurs stridulations avec l'enregistreur automatique Passive Recorder développé par Jean-Do Vriagnault (<https://framagit.org/PiBatRecorderPojects>).

L'analyse auditive est effectuée en expansion de temps par un facteur 10, ce qui permet de rendre audible les stridulations ultrasonores tout en conservant la structure des signaux d'origine.

L'analyse oscillographique et spectrographique des enregistrements a été réalisée avec le logiciel BatSound (Pettersson Elektronik AB). Les spectrogrammes et densités spectrales ont été obtenus avec une transformation de Fourier rapide (FFT) utilisant une fenêtre de Hanning de 1024 échantillons, soit une résolution de fréquence de 375 Hz. Différentes mesures ont été effectuées lors des analyses oscillographiques et spectrographiques de l'ensemble des séquences que j'ai enregistrées pour le genre *Phaneroptera* (voir Annexe 1 pour le détail des enregistrements et Tableau 1 pour la terminologie) :

- nombre d'impacts par cycles et/ou de cycles par phrases ;
- durée des cycles et/ou des phrases ;
- durée des intervalles entre les cycles et/ou les phrases ;
- fréquence du maximum d'énergie (FME) des cycles et/ou des phrases, qui correspond à la fréquence dominante, celle qui transporte le plus d'énergie. Chez les espèces européennes du genre *Phaneroptera*, la FME est portée par le signal fondamental (les harmoniques sont absents ou très faibles). Elle peut être mesurée sur un logiciel d'analyse par densité spectrale et peut également être appréciée sur le terrain avec un détecteur d'ultrasons à l'aide de la recherche du battement zéro en mode hétérodyne (voir Barataud 2020).

La température ambiante a été relevée lors de chaque prise de son, celle-ci pouvant avoir une influence importante sur le rythme et la structure des stridulations d'orthoptères. Les individus ne se positionnant pas sur le sol mais plutôt perchés sur la végétation, le recours à un thermomètre infrarouge pointé sur l'animal ne semblait pas indispensable et la mesure de la température ambiante paraissait dans ce cas suffisante. Les mesures effectuées sur quelques enregistrements avec une température ambiante exceptionnellement basse (entre 6 et 9° C) ont été volontairement écartées sur certains graphiques (Figs 30 ; 35) du fait de leur rythme exceptionnellement faible. Il est donc important de garder en tête que les différentes espèces peuvent avoir des valeurs extrêmes pour certains paramètres (durée des syllabes notamment) lors de conditions thermiques particulières.

TERMINOLOGIE DESCRIPTIVE DES STRIDULATIONS

Il est très complexe d'adopter une terminologie adaptée pour la description des différentes parties des stridulations des orthoptères et, comme le soulignent Ragge & Reynolds (1998), il existe presque autant de terminologies différentes que de bio-acousticiens ayant travaillé sur ce groupe. Le Tableau 1 synthétise les principales terminologies récemment utilisées dans la bibliographie relatives aux stridulations d'orthoptères (la plupart des autres terminologies plus anciennes n'ont pas été reprises dans les publications récentes).

Les choix réalisés ici s'inspirent très largement des principales références européennes (notamment Ragge & Reynolds 1998 ; Heller 2019) qui ont fait le choix d'une terminologie basée sur les mouvements de l'appareil stridulatoire, contrairement à la terminologie américaine (notamment Morris & Walker 1976 ; Buzzetti & Barrientos-Lozano 2011), principalement basée sur des sensations auditives dont l'appréciation peut varier, notamment en fonction de la température. Dans le cadre d'un travail personnel en cours sur l'identification acoustique de l'ensemble des espèces françaises de sauterelles, l'approche

avec un détecteur d'ultrasons, l'utilisation de l'analyse auditive en expansion de temps, la volonté d'avoir une terminologie adaptée aux enregistrements en direct sur le terrain et un souci de cohérence sémantique ont nécessité quelques ajustements qui sont justifiés ci-après et illustrés par les Figures 1 et 2. Une première synthèse avait été réalisée il y a quelques années (Barataud 2018) et quelques modifications ont été effectuées depuis (Barataud 2021), notamment concernant le terme "accent", souvent utilisé en français pour désigner, soit un impact (Barataud 2018), soit une syllabe (Bellmann & Luquet 2009), soit un cycle (Defaut & Morichon 2015). Ce terme a donc volontairement été écarté ici afin d'éviter les confusions liées à ces usages multiples.

Impact. Unité élémentaire d'une stridulation, d'une durée très courte (moins de 1 milliseconde [ms]) et qui correspond, chez les ensifères, à un contact ponctuel entre l'archer (situé sur la face supérieure du tegmen couvert) et l'une des dents de la râpe stridulatoire (située sur la face inférieure du tegmen couvrant). Son appréciation auditive nécessite généralement un ralentissement par un facteur 10 ou 20.

Syllabe. Événement sonore généralement constitué par plusieurs impacts et produit par un mouvement simple (aller ou retour) de l'appareil émetteur (mouvement des tegmina pour les ensifères chez qui on peut parfois distinguer la syllabe d'ouverture et/ou la syllabe de fermeture).

Cycle. Événement sonore correspondant à un mouvement d'aller et un mouvement de retour (cycle d'ouverture et de fermeture des tegmina pour une stridulation d'ensifère). Le son produit peut être monosyllabique (frottement de l'archer contre les dents uniquement à l'ouverture ou – cas le plus fréquent – uniquement à la fermeture) ou bi-syllabique (frottement à l'ouverture et à la fermeture, avec une différence d'intensité et/ou de sonorité perceptible entre les deux mouvements [ralentissement de 10 ou 20 fois souvent nécessaire]). Dans le genre *Phaneroptera*, Heller (1988) a montré qu'il n'y a pas de frottement à la fermeture des tegmina et que les stridulations ne sont donc composées que de syllabes d'ouverture. Par simplification, le terme de syllabe sera utilisé ici pour désigner les syllabes d'ouverture, dans ce cas synonymes de cycles (Fig. 2).

Phrase. Assemblage de cycles analogues (ne différant éventuellement que par des variations d'intensité), séparés par des intervalles réguliers.

Strophe. Assemblage de phrases analogues (strophe homogène) ou non analogues (strophe hétérogène) formant un motif cohérent sur le plan temporel.

Séquence. Ensemble de strophes séparées par des intervalles variables.

Intervalle. Espace de temps qui sépare deux unités acoustiques similaires, mesuré entre la fin de l'unité acoustique précédente et le début de la suivante.

TABLE 1. — Principales terminologies utilisées pour la description des stridulations d’orthoptères.

Unité	Définition	Ragge & Reynolds, 1998	Heller, 2019	Morris & Walker, 1976	Bellmann & Luquet, 2009	Defaut & Morichon, 2015	Choix terminologiques Barataud
1	Contact ponctuel entre l’archer et l’une des dents de la râpe stridulatoire	Impact ou impulsion (<i>tooth-impact</i>)	<i>Impulse</i>	<i>Pulse</i>	–	Pulsation	Impact
2	Ouverture des tegmina	Hémisyllabe d’ouverture (<i>opening hemisyllable</i>)	<i>Opening hemisyllable</i>	<i>Minor pulse train</i>	Accent	Hémisyllabe d’ouverture	Syllabe d’ouverture
2'	Fermeture des tegmina	Hémisyllabe de fermeture (<i>closing hemisyllable</i>)	<i>Closing hemisyllable</i>	<i>Major pulse train</i>		Hémisyllabe de fermeture	Syllabe de fermeture
3	Cycle d’ouverture et fermeture des tegmina	Diplosyllabe (<i>diplosyllable</i>)	<i>Syllable</i>	<i>Phonotome or chirp</i>	Accent double	Accent ou syllabe	Cycle
4	Succession de cycles analogues	Phrase (<i>echeme</i>)	<i>Echeme</i>	<i>Buzz</i> <i>Rattle</i>	Phrase	Phrase	Phrase
5	Ensemble de phrases formant un motif cohérent	Strophe (<i>echeme-sequence</i>)	–	<i>Tick sequence</i> <i>Zip</i> <i>Smack</i>	Séquence	Strophe	Strophe
6	Ensemble de strophes	–	–		–	Séquence	Séquence

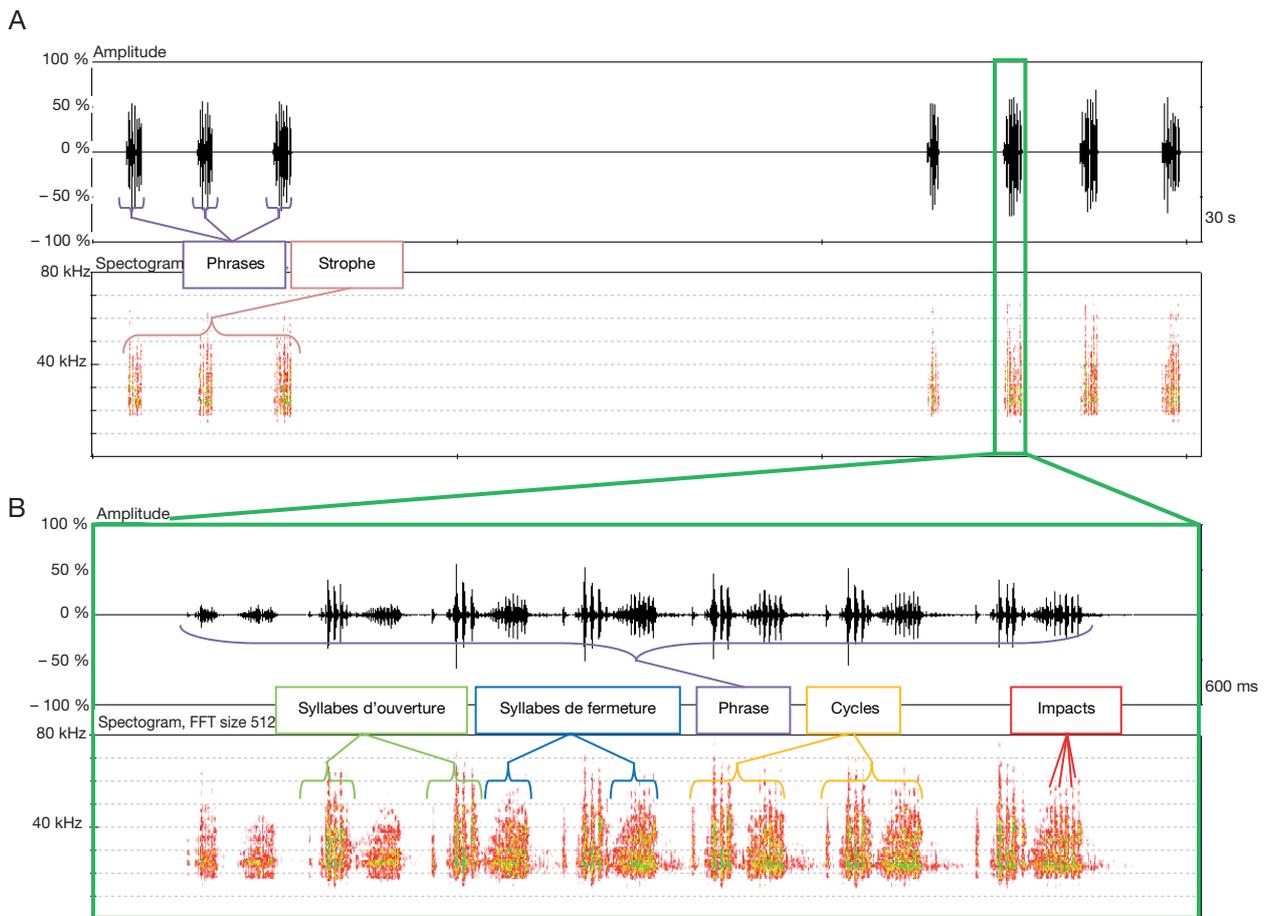


Fig. 1. — Illustration de la terminologie utilisée pour la description des stridulations d’orthoptères; exemple d’une séquence d’*Antaxius chopardi* Morales-Agacino, 1936 sur laquelle toutes les unités acoustiques sont présentes; oscillogramme (A) et spectrogramme (B) à différentes échelles temporelles; individu en captivité capturé à l’Albère (FR-66); 16.VIII.2019; chant nocturne 22° C.

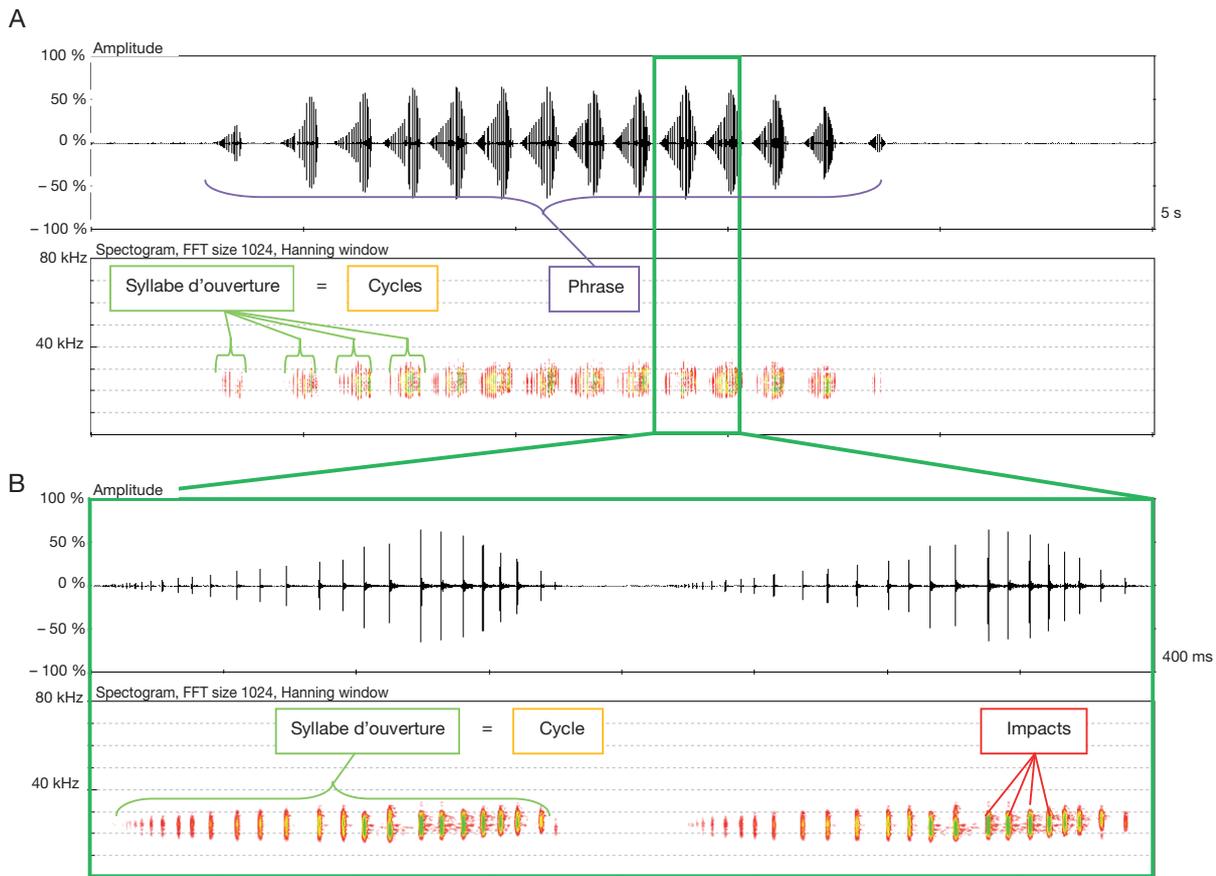


FIG. 2. — Illustration de l'application de la terminologie aux stridulations du genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831; exemple d'une séquence de *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761); oscillogramme (A) et spectrogramme (B) à différentes échelles temporelles; Chanteix (FR-19); 31.VII.2019; chant nocturne 19° C.

RÉSULTATS

Order ORTHOPTERA Latreille, 1793
 Famille TETTIGONIIDAE Krauss, 1902
 Sous-famille PHANEROPTERINAE Burmeister, 1838
 Genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831

Phaneroptera laticerca n. sp.
 (Figs 3-15)

urn:lsid:zoobank.org:act:943241B7-3E5C-4059-A702-0A53452608FA

MATÉRIEL TYPE. — **Holotype.** France. ♂; Le Perthus (66), col de Panissars; 42°27'18"N, 2°51'27"E; alt. 326 m; 14.VIII.2019; J. Barataud leg.; MNHN-EO-ENSIF12090.

Paratypes. France. 1 ♀; Le Perthus (66), col de Panissars; 42°27'18"N, 2°51'27"E; alt. 326 m; 14.VIII.2019; J. Barataud leg.; MNHN-EO-ENSIF12093 • 1 ♂; Le Perthus (66), col de Panissars; 42°27'18"N, 2°51'27"E; alt. 326 m; 14.VIII.2019; J. Barataud leg.; coll. JB • 1 ♂, 1 ♀; Le Perthus (66), col de Panissars; 42°27'18"N, 2°51'27"E; alt. 326 m; 11.IX.2019; J. Barataud leg.; coll. JB • 1 ♂, Cerbère (66), Casa cremada; 42°26'57"N, 3°8'54"E; alt. 225 m; 12.IX.2019; J. Barataud leg.; coll. JB • 1 ♂, 1 ♀; Latour-de-Carol (66), el Solà; 42°27'56"N, 1°53'42"E; alt. 1295 m; 18.X.2020; J. Barataud leg.; coll. DLP • 1 ♂, 3 ♀; idem; J. Barataud leg.; coll. JB • 1 ♂, 1 ♀; Enveitg (66), Tauja; 42°27'57"N, 1°53'59"E; alt. 1350 m; 19.X.2020; leg. J. Barataud; MNHN-EO-ENSIF12091, 12092 • 1 ♂, 1 ♀; Osséja (66), Les Closes;

42°24'28"N, 1°59'50"E; alt. 1320 m; 21.X.2020; J. Barataud leg.; coll. DLP • 1 ♂, 2 ♀; idem; coll. JB • 2 ♀; Latour-de-Carol (66); El Fenars; 42°28'22"N, 1°52'53"E; alt. 1330 m; 23.X.2020; J. Barataud leg.; coll. JB • 1 ♂; Minerve (34), Les Lacs; 43°22'5"N, 2°42'57"E; alt. 422 m; 9.VIII.2021; J. Barataud leg.; coll. JB • 1 ♀; Conqueyrac (30), Pic d'Aguzan; 43.92596, 3.898665; alt. 197 m; 10.VIII.2021; J. Barataud leg.; coll. JB .

ENREGISTREMENTS AUDIO. — **France.** 1 ♂; Le Perthus (66), col de Panissars; 42°27'18"N, 2°51'27"E; alt. 326 m, 19.IX.2018; J. Barataud leg. • 2 ♂; Le Perthus (66), col de Panissars; 42°27'18"N, 2°51'27"E; alt. 326 m; 14.VIII.2019; J. Barataud leg. • 3 ♂; L'Albère (66), El roc de la vinya; 42°28'40"N, 2°52'35"E; alt. 439 m; 15.VIII.2019; J. Barataud leg. • 2 ♂; Le Perthus (66), col de Panissars; 42°27'18"N, 2°51'27"E; alt. 326 m; 11.IX.2019; J. Barataud leg. • 8 ♂; L'Albère (66), El roc de la vinya; 42°28'40"N, 2°52'35"E; alt. 439 m; 11.IX.2019; J. Barataud leg. • 3 ♂; Cerbère (66), Casa cremada; 42°26'57"N, 3°8'54"E; alt. 225 m; 12.IX.2019; J. Barataud leg. • 4 ♂; L'Albère (66), El roc de la vinya; 42°28'40"N, 2°52'35"E; alt. 439 m; individus juvéniles récoltés le 8.VII.2020 et enregistrés entre le 11.VIII.2020 et le 03.IX.2020; J. Barataud leg. • 5 ♂; Latour-de-Carol (66), el Solà; 42°27'56"N, 1°53'42"E; alt. 1295 m; 18.X.2020; J. Barataud leg. • 1 ♂; Osséja (66), Les Closes; 42°24'28"N, 1°59'50"E; alt. 1320 m; 21.X.2020; J. Barataud leg. • 1 ♂; Latour-de-Carol (66), El Fenars; 42°28'22"N, 1°52'53"E; alt. 1330 m; 23.X.2020; J. Barataud leg. • 3 ♂; Minerve (34), Les Lacs; 43°22'5"N, 2°42'57"E; alt. 422 m; 9.VIII.2021; J. Barataud leg. • 1 ♂; Aigues-Vives (34), Les Saules; 43°19'36"N, 2°49'48"E; alt. 126 m; 9.VIII.2021; J. Barataud leg. • 2 ♂; Conqueyrac (30),

Pic d'Aguzan; 43°55'33"N, 3°53'55"E; alt. 197 m; 10.VIII.2021; J. Barataud leg. • 1 ♂; Gruissan (11), Chapelle des Auzils; 43°8'19"N, 3°5'34"E; alt. 140 m; 08.X.2021; J. Barataud leg..

Espagne. 2 ♂; Abia, El Encinar (AL); 37°5'18"N, 2°45'1"O; alt. 1324 m; 28.X.2019; J. Barataud leg.

LOCALITÉ TYPE. — France, Le Perthus (Pyrénées-orientales); col de Panissars.

DISTRIBUTION. — France méridionale (des Pyrénées-orientales aux Bouches-du-Rhône), Espagne.

ÉTYMOLOGIE. — Le nom d'espèce fait référence à la forme élargie des cerques des mâles.

PROPOSITION D'UN NOM VERNACULAIRE. — Le Phanéroptère à larges cerques.

DIAGNOSE

Mâle

La morphologie générale (Fig. 3A) est très proche de celle des espèces voisines et en partie sympatriques *Phaneroptera falcata*, et surtout *P. nana* et *P. cf. sparsa*. La distinction avec *P. falcata* est assez simple grâce à la plaque sous-génitale (Fig. 3C) de forme triangulaire, rétrécie à l'extrémité (élargie à l'extrémité en deux lobes divergents chez *P. falcata*), aux sternites abdominaux (Fig. 5C) de coloration claire et uniforme (chez *P. falcata*, présence d'une bande médiane vert vif contrastant avec les côtés blanc-verdâtre clair – Fig. 5D), et au paranotum légèrement plus haut que large (plus large que haut chez *P. falcata*). La distinction avec *P. nana* et *P. cf. sparsa* est moins évidente et nécessite l'examen de plusieurs critères. Les cerques nettement élargis avant la pointe apicale constituent une caractéristique diagnostique importante (Fig. 3C). Ils diffèrent en effet de ceux de *P. nana* qui sont de diamètre à peu près constant, brusquement rétrécis en pointe apicale (Fig. 3E) et de ceux de *P. cf. sparsa* qui sont plus effilés et nettement rétrécis avant la pointe apicale (Fig. 3G). Les caractéristiques biométriques sont intermédiaires entre *P. nana* et *P. cf. sparsa*, en recouvrement partiel avec cette dernière espèce (Fig. 6A et Annexe 2). Par rapport à *P. nana*, les tegmina sont un peu moins larges (entre 5,3 et 5,9 fois plus longs que larges) et les fémurs postérieurs un peu plus étroits (entre 9,4 et 10,7 fois plus longs que larges). Les autres mesures réalisées ne mettent pas en évidence de critères discriminants. Pour ceux avancés par Ragge (1956) entre *P. nana* et *P. sparsa* concernant la forme des lobes latéraux du pronotum et le rapport entre la longueur des tegmina et la longueur des fémurs postérieurs, *P. laticerca* n. sp. présente des valeurs intermédiaires, en recouvrement avec les deux autres espèces (Fig. 6B). Ces deux variables ne constituent donc pas des critères diagnostiques fiables, au moins dans les zones biogéographiques où la présence de *P. laticerca* n. sp. est possible. Les tegmina au repos ne dépassent pas les genoux postérieurs, ce qui constitue un critère intéressant par rapport à *P. cf. sparsa* chez qui les genoux postérieurs sont dépassés par les tegmina au repos. Il n'y a généralement que trois taches noires sur le dessus des tegmina (Fig. 3B) mais certains individus peuvent en avoir quatre, comme *P. nana*. La forme de la plaque sous-génitale, même si elle semble un peu plus large en moyenne que chez *P. nana*, ne semble pas constituer un critère pertinent entre les trois espèces. La râpe stridulatoire semble également très similaire chez les différentes espèces (Fig. 3D, F et H).

Femelle

Comme pour le mâle, la morphologie générale est très proche de celle des espèces voisines *P. falcata*, *P. nana* et *P. cf. sparsa* (Fig. 5A). La distinction avec *P. falcata* est assez simple grâce aux caractéristiques de l'oviscapte (Fig. 5B) qui présente une courbure régulière avec la base de la lamelle entre les valves inférieures et supérieures droite et non sinueuse, une dentelure assez forte sur le bord supérieur et une coloration verte à la base du bord inférieur (anguleux à la base, avec la

base de la lamelle sinueuse, des dentelures fines sur le bord supérieur et une coloration brune sur le bord inférieur chez *P. falcata*). Les autres critères détaillés chez le mâle (coloration des sternites abdominaux et forme du paranotum) sont valables également chez la femelle et constituent des critères faciles à apprécier sur le terrain.

La distinction avec *P. nana* et *P. cf. sparsa* est moins évidente et nécessite l'examen de plusieurs critères. Comme chez le mâle, les caractéristiques biométriques sont intermédiaires entre *P. nana* et *P. cf. sparsa*, permettant la séparation d'avec *P. nana*, grâce à la largeur moins importante des tegmina et des fémurs postérieurs (Fig. 6A). Par rapport à *P. cf. sparsa*, il existe d'autres caractéristiques diagnostiques liées au nombre de denticules sur le bord supérieur de l'oviscapte (31 à 36 denticules contre 41 à 44 chez *P. cf. sparsa*; Fig. 4) et aux tegmina ne dépassant pas les genoux postérieurs. On peut également noter de légères différences au niveau de l'épiprocte (Fig. 5E) de forme semi-circulaire, avec le bord postérieur assez largement arrondi (de forme subtriangulaire avec le bord postérieur plus étroitement arrondi chez *P. cf. sparsa*; Fig. 5G), et des cerques (Fig. 5E) qui se rétrécissent régulièrement depuis leur base jusqu'à leur extrémité, en restant relativement épais jusqu'à l'apex (se rétrécissant plus brusquement et restant plus fins sur leur moitié distale chez *P. cf. sparsa*; Fig. 5G). Les caractéristiques des cerques et de l'épiprocte sont par contre très similaires à *P. nana* (Fig. 5F).

DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE

Mâle

Coloration générale. Vert-jaunâtre avec des fines taches brun-rouille réparties sur l'ensemble du corps (Fig. 3A). Dessus de l'abdomen coloré de brun-rouille (sur la partie des tergites cachée sous les tegmina au repos). Sternites abdominaux et face interne des fémurs postérieurs dépourvus de ponctuation, uniformément de coloration blanc-verdâtre clair (Fig. 5C).

Tegmina. Entre 5,3 et 5,9 fois plus longs que larges (Fig. 6A). Bordure inférieure rehaussée de rouille orangée. Présence de trois (rarement quatre) petites taches noires de part et d'autres de l'appareil stridulatoire (Fig. 3B) : sur le tegmen gauche, une tache à l'extrémité de la nervure cubitale 1, une tache à l'extrémité de la nervure cubitale 2 et parfois une tache à la base de la nervure cubitale 2; sur le tegmen droit, une tache à l'extrémité de la nervure cubitale 1.

Appareil stridulatoire. Râpe stridulatoire présentant une double courbure avec une partie rectiligne plus longue vers la base, comportant des dents allongées et nombreuses (plus de 50) (Fig. 4D). La partie externe, après la double courbure, avec des dents beaucoup plus petites, moins nombreuses (entre 20 et 30) et beaucoup plus rapprochées. Présence sur le tegmen droit d'un miroir bien marqué, de forme quadrangulaire, légèrement concave sur sa partie interne et se rétrécissant dans sa partie postérieure à partir de la zone médiane.

Ailes postérieures. Plus longues que les tegmina, en grande partie hyalines et avec la partie apicale renforcée, rugueuse et de coloration identique aux tegmina.

Pronotum. Sans carènes latérales marquées. Disque pourvu d'une rainure transverse oblique au tiers basal et d'une rainure médiane indistincte dans la métazone. Marge basale du disque arrondie. Lobes latéraux entre 1,1 et 1,3 fois plus hauts que longs (Fig. 6B).

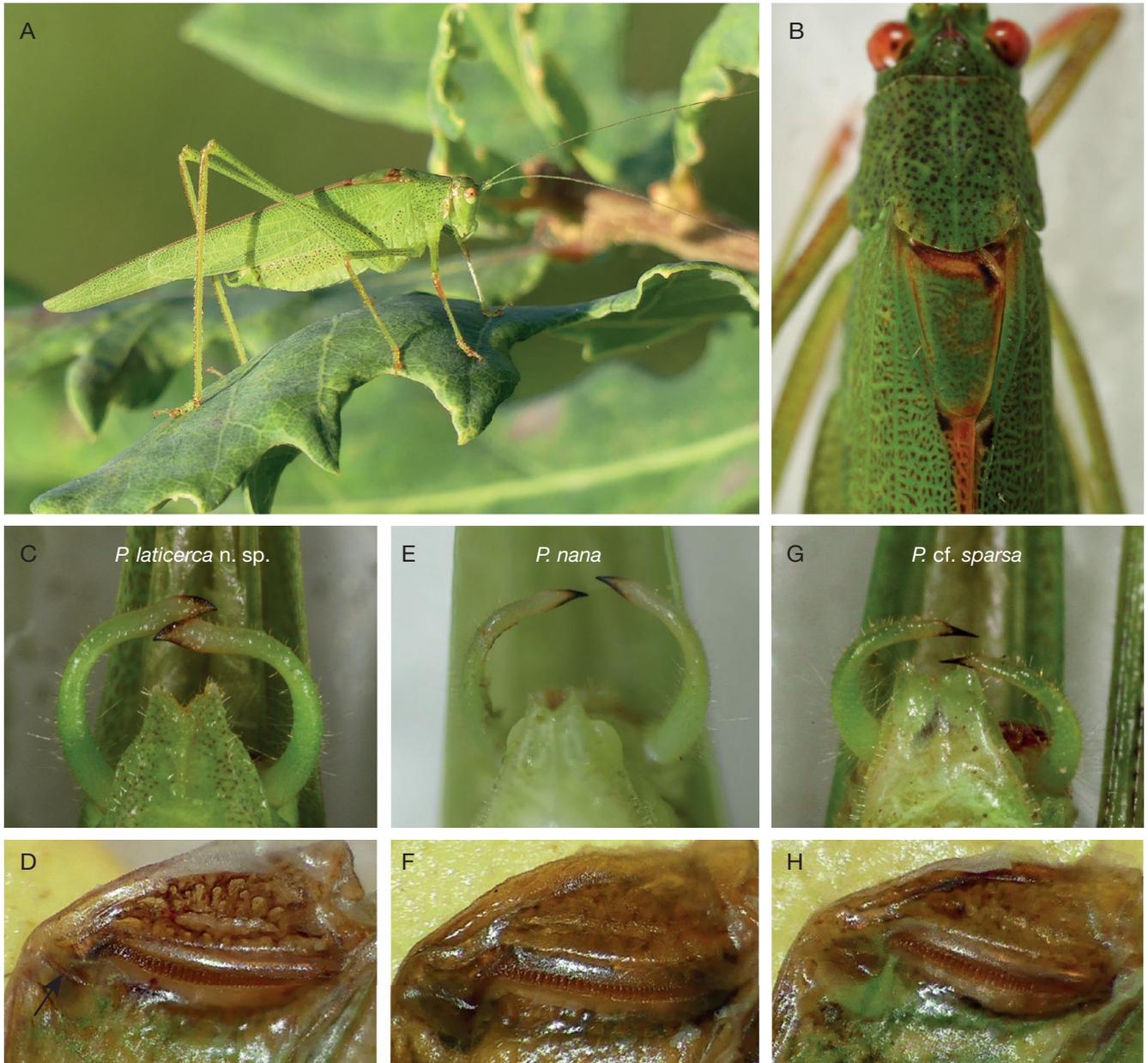


FIG. 3. — *Phaneroptera* spp. mâles : **A-D**, *P. laticerca* n. sp., ♂ holotype : **A**, habitus *in natura* ; **B**, vue dorsale du pronotum et de la partie antérieure des tegmina ; **C**, cerques ; **D**, râpe stridulatoire (la flèche montre la deuxième petite rangée de dents caractéristique du genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831) ; **E, F**, *P. nana* (Fieber, 1853) (individu en provenance de Chanteix, FR-19) : **E**, cerques ; **D**, râpe stridulatoire ; **G, H**, *P. cf. sparsa* (Stål, 1857) (individu en provenance de Torredembarra, ES-T) : **G**, cerques ; **H**, râpe stridulatoire. Photos B, C, et G, B. Duprez.

Pattes. Pattes postérieures avec des fémurs entre 9,4 et 10,7 fois plus longs que larges (Fig. 6A), ne dépassant pas l'apex des tegmina. Présence d'épines sur la face interne des tibias postérieurs (au moins 35), médians (7-10) et antérieurs (3-5). Pattes antérieures munies d'une épine coxale bien développée.

Orifice tympanal. De forme ovale, environ deux fois plus long que large.

Epiprocte. De forme assez régulière, quadrangulaire, un peu plus long que large. Présence d'un léger sillon médian vers

l'extrémité et de deux fossettes longitudinales peu marquées dans la partie basale.

Plaque sous-génitale. De forme triangulaire, rétrécie et nettement échancrée à l'extrémité (Fig. 3C). Échancrure de forme triangulaire.

Cerques. De diamètre irrégulier, amincis dans leur partie médiane, avant un élargissement distinct dans leur partie apicale (Fig. 3C) ; pointe apicale formant une griffe épaisse recourbée vers l'intérieur.

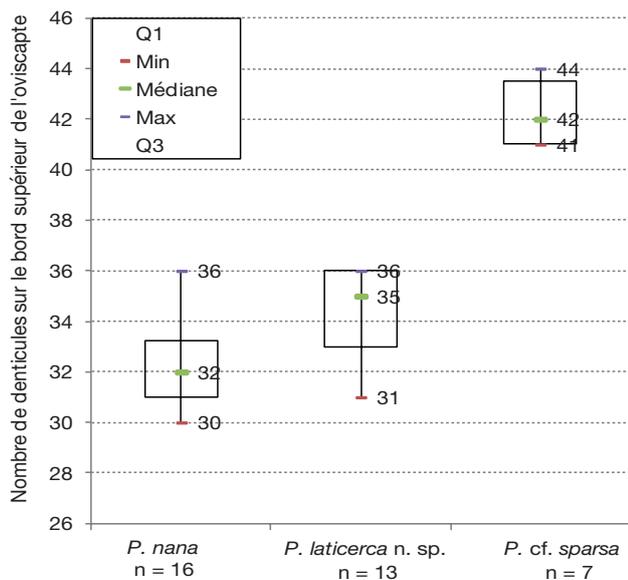


Fig. 4. — *Phaneroptera* spp., femelles : nombre de denticules sur le bord supérieur de l'oviscapte.

Femelle

Comme le mâle à l'exception des éléments suivants.

Tegmina. Dépourvus de taches noires, entièrement vert-jaunâtre finement ponctués de brun-rouille. Absence d'appareil stridulatoire différencié.

Épiprocte. De forme semi-circulaire, avec le bord postérieur assez largement arrondi (Fig. 5E).

Plaques sous-génitales. De forme triangulaire, avec un rétrécissement marqué au niveau du quart apical (Fig. 5C).

Cerques. Se rétrécissent régulièrement depuis leur base jusqu'à leur extrémité, en restant relativement épais jusqu'à l'apex (Fig. 5E).

Oviscapte. Avec une courbure régulière, et une coloration verte avec une marge brune sur le bord supérieur et le quart apical du bord inférieur. Dentelure assez forte sur le bord supérieur avec 31 à 36 denticules (Fig. 4). Base de la lamelle entre les valves inférieures et supérieures droite et non sinueuse (Fig. 5B).

BIOACOUSTIQUE

L'espèce semble avoir une activité strictement nocturne et les stridulations n'ont été entendues qu'une fois la nuit tombée. L'activité est maximale dans les trois premières heures de la nuit mais des chants ont été enregistrés en captivité jusqu'en fin de nuit.

Presque inaudible à l'oreille nue, la stridulation est en grande partie dans le domaine ultrasonore, avec une FME généralement comprise entre 22 et 26 kHz (minimum 19,8 et maximum 27,7 kHz; n = 603). La distance de détection

avec un détecteur d'ultrasons D1000x est assez faible, environ 20 m pour les types de chants les plus sonores et seulement quelques mètres pour les types de chants d'intensité plus faible (contre plus de 30 m pour le chant d'appel de *P. nana* dans des conditions similaires).

Le chant d'appel du mâle, particulièrement complexe, est composé de strophes hétérogènes dans lesquelles alternent différents types de phrases, syllabes et impacts isolés. Il peut être décomposé en trois types, ici numérotés de 1 à 3 en fonction de leur rôle présumé dans le comportement acoustique de l'espèce (voir discussion sur le comportement acoustique dans le genre *Phaneroptera*) :

- Le chant de type 1 (Fig. 7) est composé de syllabes isolées comportant généralement 10 à 13 impacts (minimum 7; maximum 17; n = 254). La durée des syllabes est le plus souvent comprise entre 60 et 90 ms (minimum 44; maximum 169 ms; n = 254) et les intervalles entre syllabes sont généralement de 700 à 1300 ms (minimum 261 ms; maximum à plus de 10 s; n = 254). L'intensité des impacts au sein de chaque syllabe augmente de manière progressive puis diminue plus brutalement.
- Le chant de type 2 (Fig. 8) est composé de phrases complexes comprenant une syllabe principale avec généralement 6 à 8 impacts (minimum 4; maximum 15; n = 127). Cette syllabe est plus courte que les syllabes de type 1, avec une durée moyenne de 20 à 30 ms (minimum 15; maximum 85; n = 127). Elle est suivie par 2 à 6 syllabes secondaires (le plus souvent 4), d'intensité nettement plus faible et comptant généralement 4 à 7 impacts (minimum 3; maximum 9; n = 127).
- Le chant de type 3 (Fig. 9), d'intensité nettement plus faible que les précédents, est composé de séries d'impacts isolés, émis avec un rythme rapide et assez régulier, et se terminant par une accélération finale légèrement plus forte en intensité. Les intervalles entre impacts sont en moyenne de 100 ms (minimum 31; maximum 379 ms; n = 205). Sur quelques séquences, les impacts étaient le plus souvent groupés par deux (Fig. 10).

L'analyse des nombreux enregistrements réalisés sur plus de 40 individus différents (voir détail en Annexe 1) permet de dégager une séquence type (Fig. 12A) qui revient le plus souvent (mais non de manière systématique). Cette séquence type commence généralement par le chant de type 1 qui est celui que l'on entend le plus souvent sur le terrain, souvent émis de manière régulière sur des durées assez longues (de quelques dizaines de secondes à plusieurs minutes; Fig. 12D et E). À la suite de cette première phase de chant, quelques phrases de type 2 sont souvent émises de manière ponctuelle et rapidement suivies de séries d'impacts de type 3 pendant une durée plus ou moins longue, de quelques secondes (Fig. 12B et C) à plusieurs dizaines de secondes (Fig. 12G). Au cours de cette deuxième phase du chant, des phrases de type 2 sont souvent insérées ponctuellement au milieu des séries d'impacts de type 3. La séquence de chant se termine enfin par une troisième phase, similaire à la première et composée d'une série de syllabes de type 1 pouvant à nouveau durer jusqu'à plusieurs minutes. Cette séquence type correspond à ce que

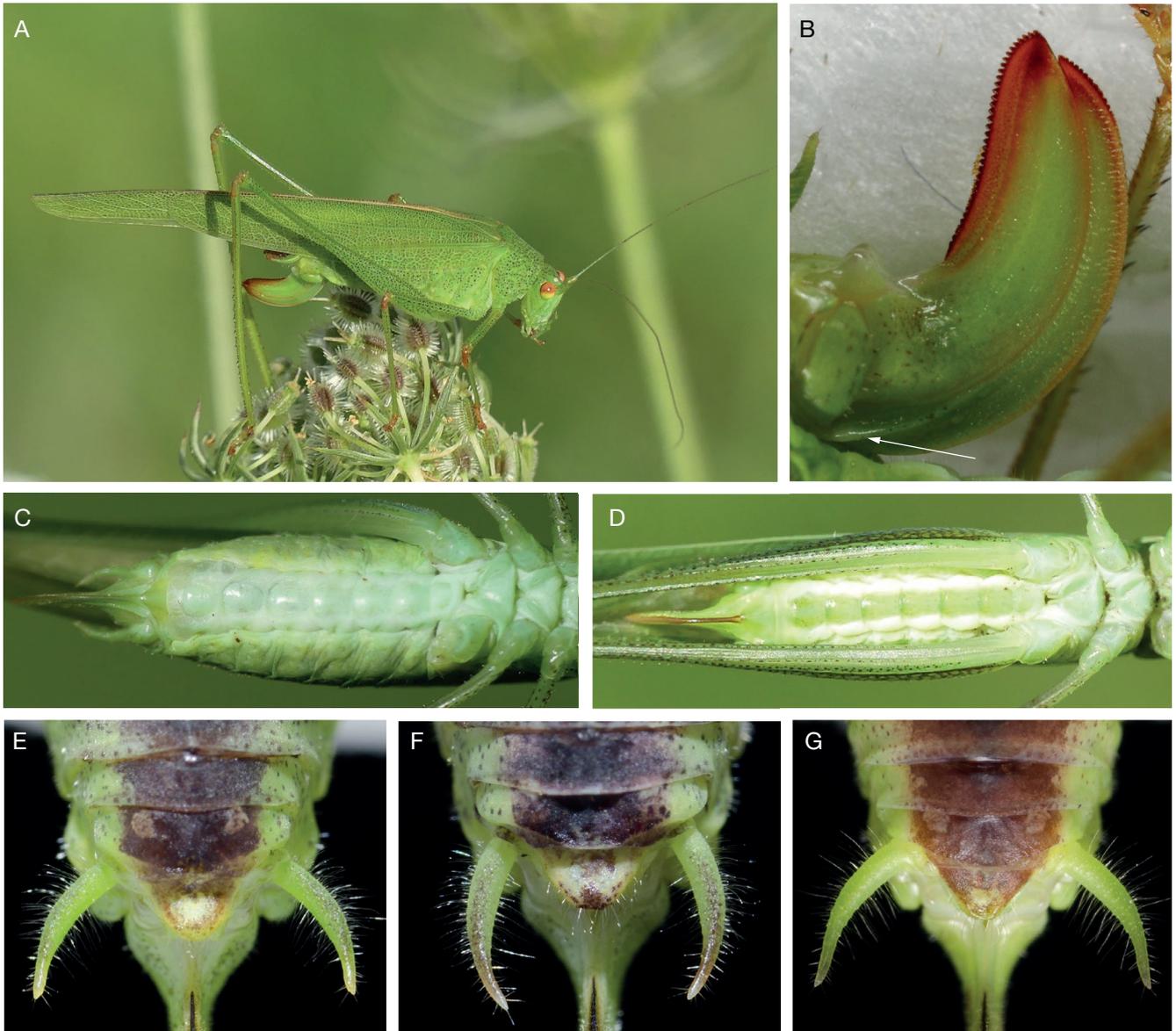


FIG. 5. — *Phaneroptera* spp. femelles : **A, B, C, E**, *P. laticerca* n. sp., ♀ (individu en provenance du Perthus-66) : **A**, habitus *in natura* ; **B**, oviscapte (la flèche montre la base de la lamelle droite et non sinueuse) ; **C**, face ventrale ; **E**, cerques et épiprocte ; **D**, *P. falcata* (Poda, 1761) (individu en provenance de Pérols-sur-Vézère, F-19), face ventrale ; **F**, *P. nana* (Fieber, 1853) (individu en provenance de Palau-Solità i Plegamans, ES-B), cerques et épiprocte ; **G**, *P. cf. sparsa* (Stål, 1857) (individu en provenance de Nerja, ES-M), cerques et épiprocte. Photos : B, B. Duprez ; E-G, D. Lluçia-Pomares.

l'on entend le plus souvent mais les enchaînements peuvent parfois être différents, par exemple avec l'insertion de courtes séries d'impacts de type 3 entre les syllabes de type 1 (Fig. 12F) ou la présence de quelques phrases de type 2 intercalées entre des syllabes de type 1. Sur certains enregistrements, des mâles très proches l'un de l'autre ont produit des séries d'impacts de type 3 sur des durées de plusieurs minutes, avec des rythmes parfois assez irréguliers (Fig. 12G).

Comme chez la plupart des espèces d'ensifères, la température ambiante influence le rythme du chant et donc la durée des différents éléments constituant la stridulation, ainsi que sur celle des intervalles entre chacun de ces éléments. À titre d'exemple pour illustrer cette variabilité liée à la température, la durée moyenne des syllabes de type 1 est de 60 ms pour

des températures comprises entre 21 et 24° C, alors qu'elle est de 130 ms pour des températures particulièrement basses, comprises entre 6 et 7° C.

Il n'a par contre pu être établi aucun autre lien entre la température ambiante et les autres paramètres mesurés (nombre d'impacts par syllabes, fréquence des différents types acoustiques, FME...).

CHANT DE RÉPONSE DES FEMELLES ET STRATÉGIE D'APPARIEMENT

Sur le terrain, aucun chant de réponse des femelles aux stimulations acoustiques des mâles n'a pu être enregistré, alors que ce comportement est facilement observable chez *P. nana* (Tauber & Pener 2000 ; Heller *et al.* 2015 ; obs. pers.). En

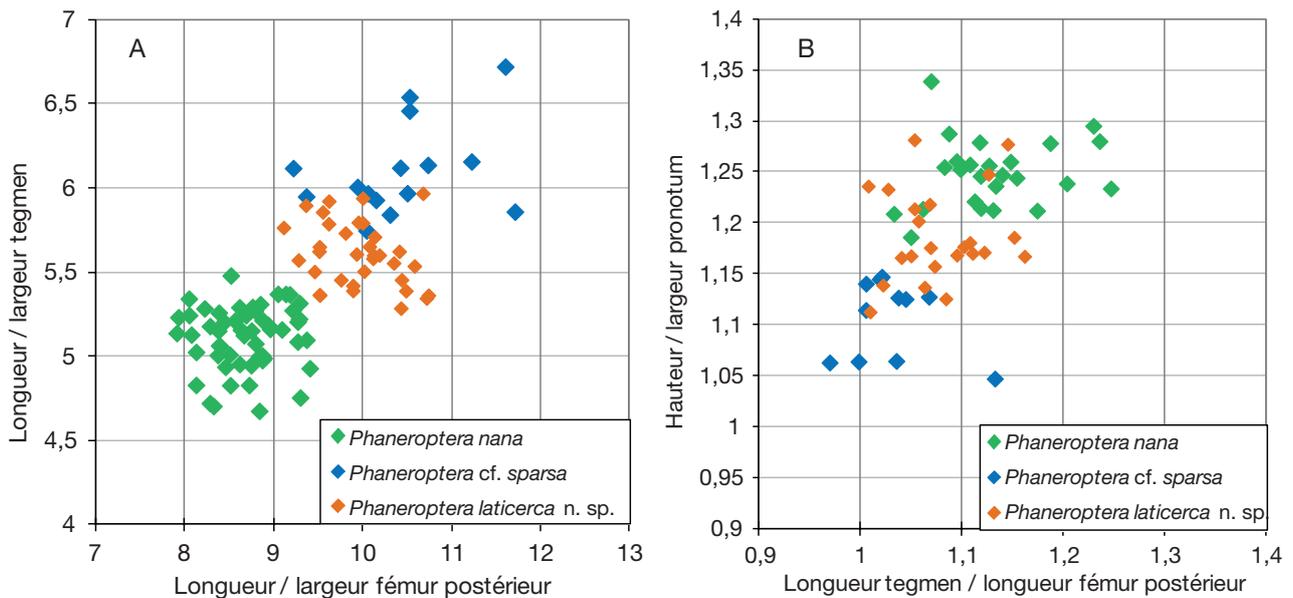


FIG. 6. — Différents rapports morphométriques illustrant les critères entre *P. laticerca* n. sp., *P. nana* (Fieber, 1853) et *P. cf. sparsa* (Stål, 1857), mâles et femelles confondus (pas de différences significatives entre sexes); **A**, croisement des rapports longueur / largeur tegmen et longueur / largeur fémur postérieur, permettant de bien séparer *P. nana* des deux autres espèces (existence d'un léger recouvrement entre *P. cf. sparsa* et *P. laticerca* n. sp.; **B**, croisement des rapports hauteur / largeur pronotum et longueur tegmen / longueur fémur postérieur, montrant que *P. laticerca* n. sp. présente des valeurs intermédiaires en recouvrement avec les deux autres espèces.

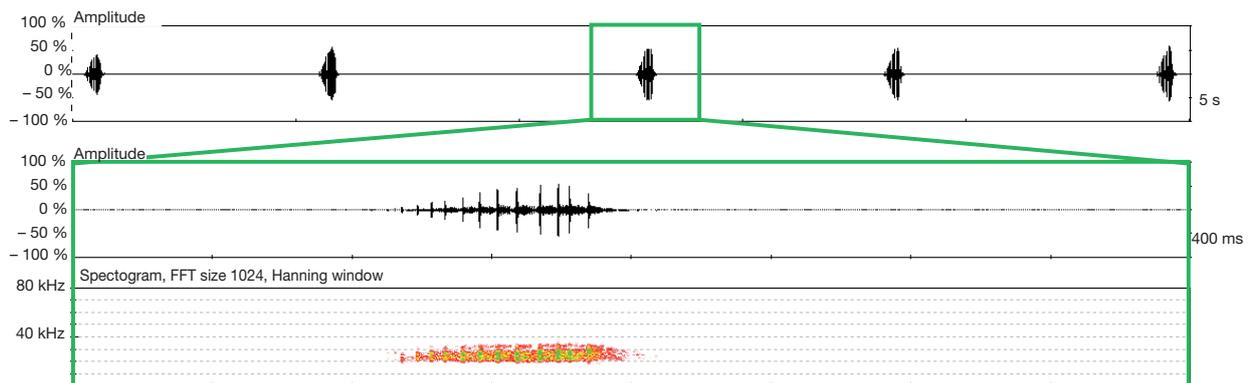


FIG. 7. — Chant de type 1 d'un mâle de *Phaneroptera laticerca* n. sp.; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; L'Albère (FR-66); 11.IX.2019; chant nocturne 17° C. Séquence en hétérodyne : MNHN-SO-2021-180; Séquence en expansion de temps : MNHN-SO-2021-181.

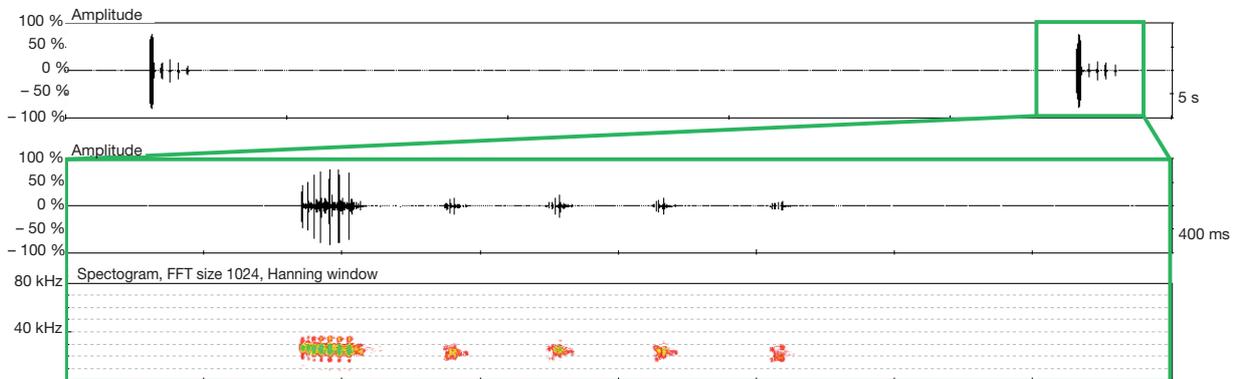


FIG. 8. — Chant de type 2 d'un mâle de *Phaneroptera laticerca* n. sp.; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; Individu en captivité capturé à l'Albère (FR-66); 19.VIII.2020; chant nocturne 22° C. Séquence en hétérodyne : MNHN-SO-2021-182; séquence en expansion de temps : MNHN-SO-2021-183.

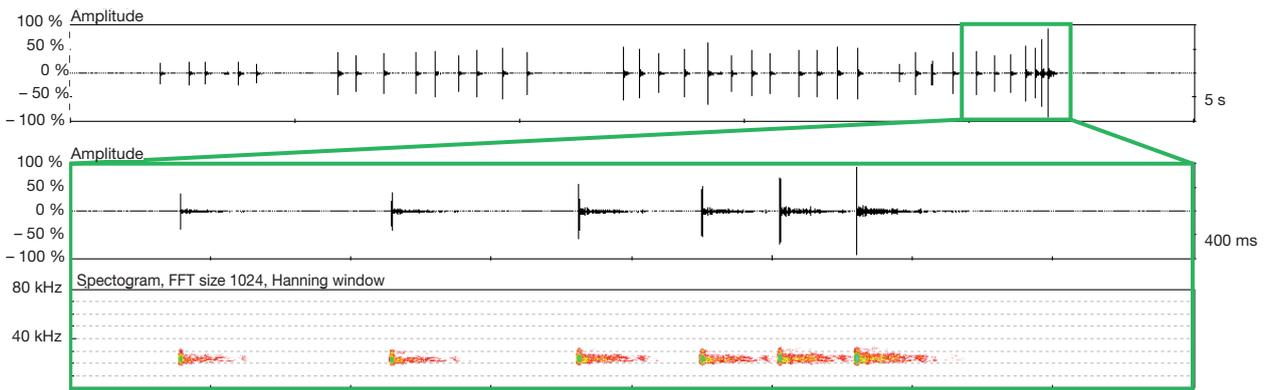


FIG. 9. — Chant de type 3 d'un mâle de *Phaneroptera laticerca* n. sp. ; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles ; Perthus, FR-66 ; 19.IX.2018 ; chant nocturne 23° C. Séquence en hétérodyne : MNHN-SO-2021-184 ; séquence en expansion de temps : MNHN-SO-2021-185.

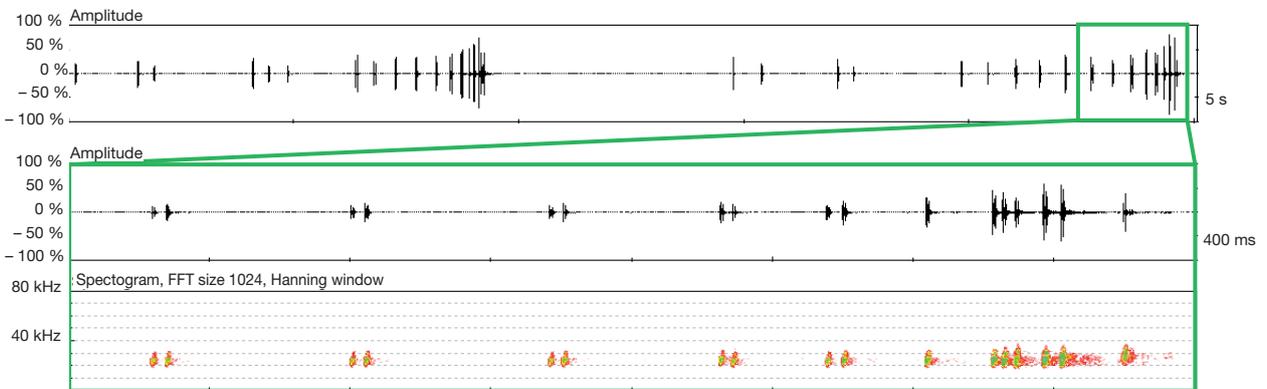


FIG. 10. — Chant de type 3 d'un mâle de *Phaneroptera laticerca* n. sp. ; variante avec impacts doublés ; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles ; individu en captivité capturé au Perthus FR-66 ; 18.VIII.2018 ; chant nocturne 24° C. Séquence en hétérodyne : MNHN-SO-2021-186 ; séquence en expansion de temps : MNHN-SO-2021-187.

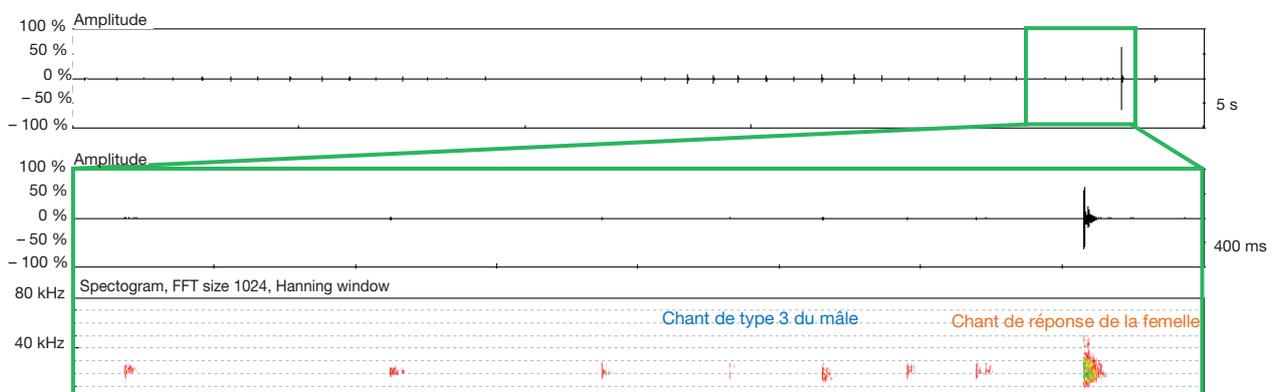


FIG. 11. — Chant de réponse d'une femelle (impact isolé au premier plan) au chant de type 3 d'un mâle (en arrière plan) de *Phaneroptera laticerca* n. sp. ; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles ; individus en captivité : mâle capturé à Minerve, FR-34 et femelle capturée à Conqueyrac, FR-30 ; 22.IX.2021 ; chant nocturne 19° C. Séquence en hétérodyne : MNHN-SO-2021-1452 ; séquence en expansion de temps : MNHN-SO-2021-1453.

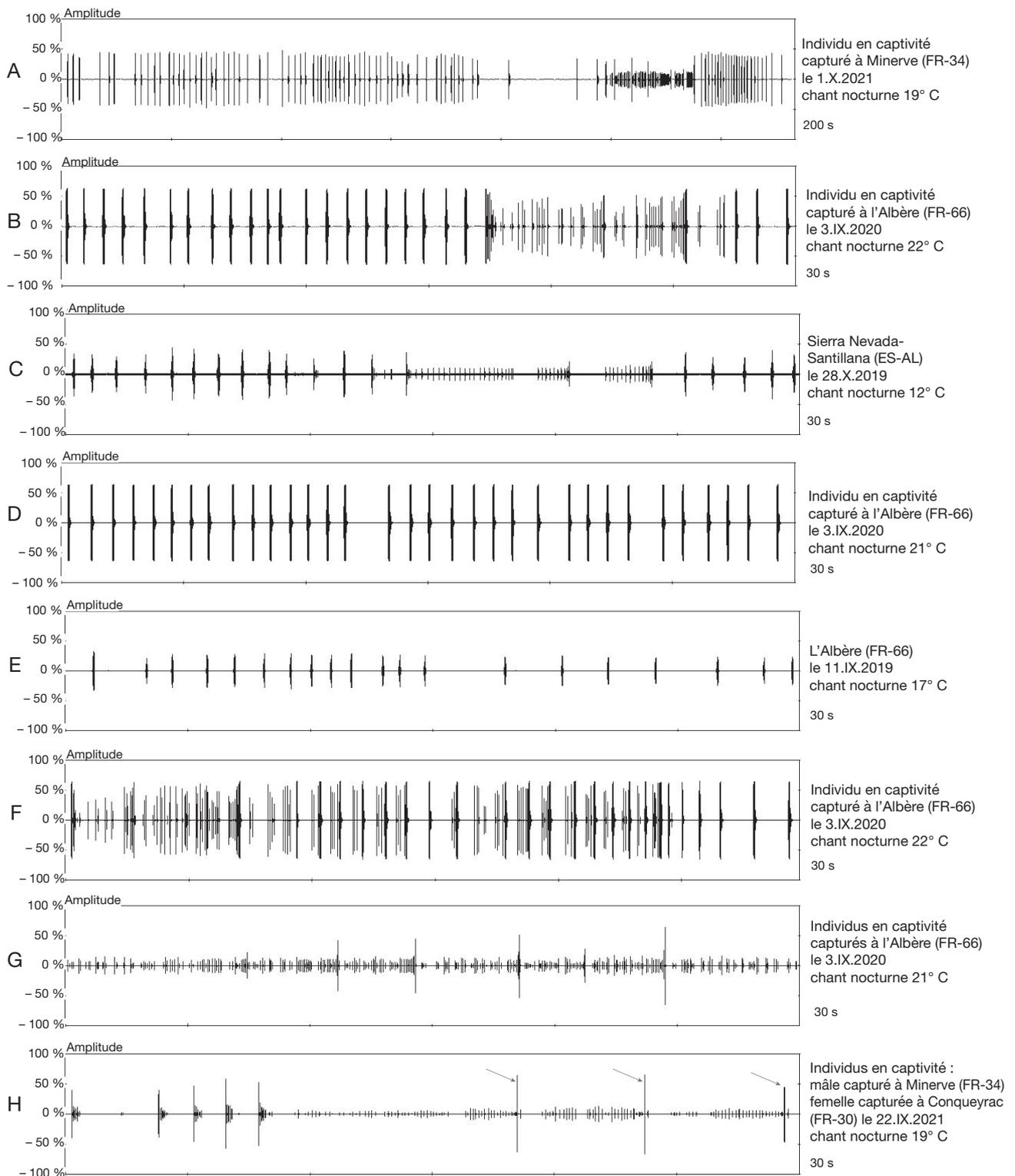


Fig. 12. — Oscillogrammes de différentes séquences de *Phaneroptera laticerca* n. sp.: **A**, séquence typique complète avec une longue série de syllabes de type 1, quelques phrases de type 2, des séries d'impact de type 3 et à nouveau une série de syllabes de type 1; **B**, **C**, extraits de séquences typiques; **D**, **E**, séquences uniquement composée de syllabes de type 1 émises avec un rythme plus ou moins rapide; **F**, variante avec des courtes séries d'impacts de type 3 intercalées entre des syllabes de type 1; **G**, longues séries d'impacts de type 3 avec plusieurs individus se répondant; **H**, séquence avec quelques phrases de type 2, des séries d'impacts de type 3 et le chant de réponse d'une femelle à la fin de chacune de ces séries (flèches rouges). Séquences en hétérodyne : A, MNHN-SO-2021-190; B, MNHN-SO-2021-188; C, MNHN-SO-2021-189; D, MNHN-SO-2021-192; E, MNHN-SO-2021-194; F, MNHN-SO-2021-193; G, MNHN-SO-2021-191; H, MNHN-SO-2021-1452.

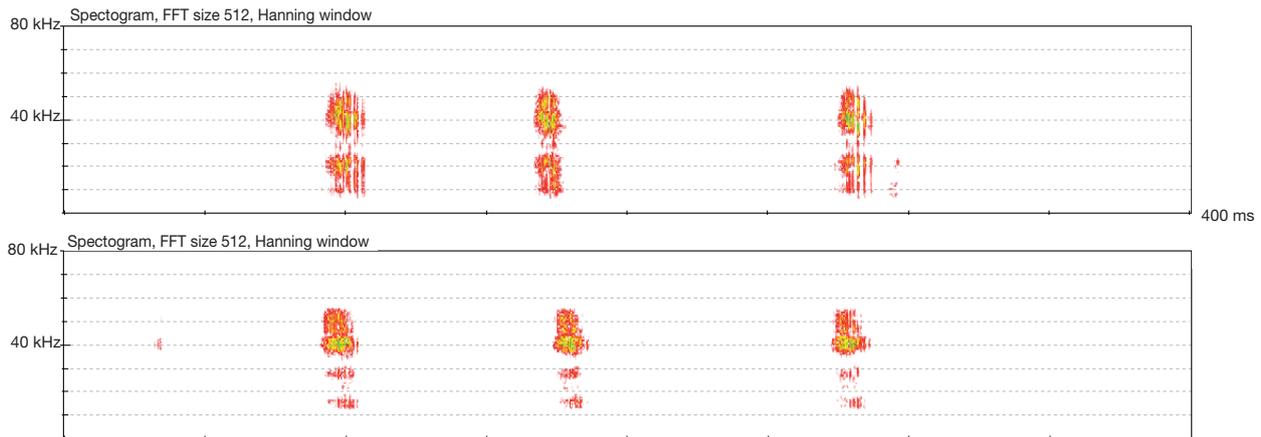


FIG. 13. — Deux exemples de spectrogrammes montrant la répartition des composantes fréquentielles sur des chants haute fréquence d'un mâle de *Phaneroptera laticerca* n. sp. Individu en captivité capturé à Minerve (FR-34); 29.IX.2021; chant nocturne 19° C. Séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-1454](#).

captivité, les premiers essais menés avec des femelles capturées sur le terrain au stade adulte, n'ont pas non plus permis d'enregistrer de chant de réponse.

À la suite de l'étude de Heller *et al.* (2021), montrant qu'il est plus facile d'enregistrer des chants de réponse sur des femelles non fécondées, une femelle a été capturée au stade juvénile durant l'été 2021 et élevée en captivité à l'écart des autres individus. Des chants de réponse ont alors facilement été obtenus en plaçant cet individu à proximité d'un mâle chanteur situé dans une autre cage.

Ce chant est constitué d'un impact unique (Fig. 11), avec une FME généralement comprise entre 20 et 23 kHz (minimum 18,6; maximum 23,8 kHz; $n = 20$), et donc dans une gamme de fréquence proche de celle du mâle mais en moyenne un peu plus basse. Cette réponse est systématiquement émise à la fin d'une séquence de type 3, au moment où le mâle réduit les intervalles entre chaque impact (Fig. 12H).

Des observations en captivité réalisées à plusieurs reprises avec cette même femelle ont permis d'apporter des éléments de compréhension de la stratégie de localisation des partenaires et de formation des couples chez cette espèce. Lorsque la femelle est placée à une distance du mâle supérieure à 5 m, celui-ci chante classiquement avec des séquences typiques (Fig. 12A); la femelle se rapproche progressivement, en commençant à émettre un chant de réponse lorsque le mâle produit des séries d'impact de type 3. Lorsque la femelle est suffisamment proche pour que le mâle puisse entendre son chant de réponse (environ 5 m), celui-ci semble changer son comportement acoustique en ne produisant presque plus de syllabes de type 1 et en alternant de manière quasi exclusive quelques phrases de type 2 et plusieurs séries d'impacts de type 3 (Fig. 12H). Lorsque la femelle perçoit ce changement de comportement, elle arrête de se déplacer et c'est le mâle qui commence alors à se rapprocher de la femelle. Durant cette phase d'approche, il change de position à chaque série d'impacts de type 3 en inclinant le corps à 45° dans un sens puis dans l'autre, vraisemblablement pour mieux apprécier la direction du chant de réponse de la femelle entre chaque déplacement.

Une autre particularité mise en évidence lors de ces expériences en captivité est l'existence d'un quatrième type de chant (Fig. 13), émis de manière très ponctuelle et uniquement enregistré lorsqu'une femelle réceptive est présente à proximité. Ce chant est composé de phrases d'intensité plus faible que les autres types acoustiques et comprenant généralement 3 syllabes (minimum 2; maximum 4). Chaque syllabe est très courte (entre 9 et 16 ms; $n = 26$) et constituée d'une vingtaine d'impacts (entre 17 et 25; $n = 26$), très rapprochés et difficilement individualisables, aussi bien à l'oreille en expansion de temps que sur oscillogramme. Le rythme avec lequel sont émis les impacts est particulièrement rapide (entre 1000 et 2000 impacts par seconde alors que le chant de type 1 compte 70 à 350 impacts par seconde). Ce type de chant présente également la particularité de contenir des composants fréquentiels multiples évoquant une succession d'harmoniques (mais dont le positionnement fréquentiel ne correspond pas toujours précisément aux multiples d'une fondamentale). La FME du composant le plus intense est toujours beaucoup plus haute que sur les autres types de chant, généralement entre 39 et 43 kHz (minimum 37,7; maximum 46,9 kHz; $n = 26$); les autres composants, d'intensité plus faible (mais parfois presque équivalente) affichent des FME entre 15 et 35 kHz.

Ce chant haute fréquence est émis de manière irrégulière, le plus souvent inséré ponctuellement entre des phrases de type 2. Les observations visuelles semblent montrer que les élytres sont un peu plus surélevées lors de l'émission de ce chant, dans une position légèrement différente que pour les autres types acoustiques.

RÉPARTITION ET ÉCOLOGIE

Parmi la dizaine de sites prospectés en 2019 sur le massif des Albères, l'espèce a été contactée sur quatre stations situées sur les communes du Perthus (Fig. 14A), de Cerbère (Fig. 14B) et de l'Albère (FR-66). Elle a également été notée en Espagne, près de la frontière française sur le versant sud du col de Panisars (La Junquera, province de Girona). Les caractéristiques communes à ces stations sont une influence xéro-thermophile très marquée (versants rocailloux exposés sud), une altitude pas



FIG. 14. — Habitats de *Phaneroptera laticerca* n. sp.: **A**, boisement clair de chêne liège sur la localité type du col de Panissars (Perthus-66); **B**, pente rocheuse thermophile près de Cerbère (FR-66); **C**, pente thermophile en Cerdagne au-dessus du village de Latour-de-Carol (FR-66); **D**, garrigue fermée à chêne kermès et buis sur le causse de Minerve (FR-34).

trop élevée (entre 180 et 460 m d'altitude) et une végétation de boisements clairs de chênes lièges (*Quercus suber* L.) avec un sous-étage arbustif important principalement composé de bruyères (*Erica arborea* L., *E. scoparia* L.), cistes (*Cistus monspeliensis* L., *C. albidus* L., *C. salvifolius* L.), ainsi que d'ajoncs et genêts (*Ulex parviflorus* Pourr., *Genista scorpius* (L.) DC.). Sur le site de Cerbère, l'espèce a également été trouvée sur des terrasses rocheuses colonisées par des oliviers (*Olea europea* L.), des chênes verts (*Quercus ilex* L.), des nerpruns alaternes (*Rhamnus alaternus* L.) et des filaires à feuilles étroites (*Phillyrea angustifolia* L.). La végétation herbacée est généralement peu abondante et principalement constituée de pelouses lâches à brachypode rameux (*Brachypodium retusum* (Pers.) P.Beauv.) avec quelques touffes de plantes plus imposantes comme le fenouil commun (*Foeniculum vulgare* Mill.) ou l'inule visqueuse (*Dittrichia viscosa* (L.) Greuter). Plusieurs individus ont été observés de nuit se nourrissant de fleurs, notamment de *Foeniculum vulgare*, *Dittrichia viscosa*, *Daucus carota* (L.) et *Daphne gnidium* (L.).

Les cortèges orthoptériques relevés sur ces quatre stations sont très diversifiés, notamment en ensifères avec 25 espèces

de sauterelles et grillons inventoriées lors des différents passages (voir détail des espèces en Annexe 3).

Les autres sites prospectés négativement ailleurs dans les Albères sur les communes de Maureillas-las-Illas, l'Albère et Laroque-des-Albères (66) étaient constitués de versants moins bien exposés avec des conditions moins thermophiles.

L'espèce est généralement assez abondante sur les stations où elle est présente, et sa phénologie dans les Albères semble légèrement plus précoce que celle de *P. nana* puisque les densités sur les mêmes sites étaient plus importantes en 2019 lors du passage mi-août que lors du passage mi-septembre (contrairement à *P. nana*). Sur la plupart des stations, l'espèce était présente en syntopie avec *P. nana*, cette dernière étant généralement peu abondante sur ces stations xéro-thermophiles alors qu'elle est très présente dans les fonds de vallon et sur les versants moins exposés du massif.

Lors d'un séjour dans le sud de l'Espagne fin octobre 2019, des enregistrements se rapportant à *Phaneroptera laticerca* n. sp. (Fig. 12C) ont été réalisés sur les contreforts de la Sierra Nevada (Abla, province d'Almeria) à une altitude de 1320 m dans des boisements clairs de Chêne vert sur substrat siliceux,

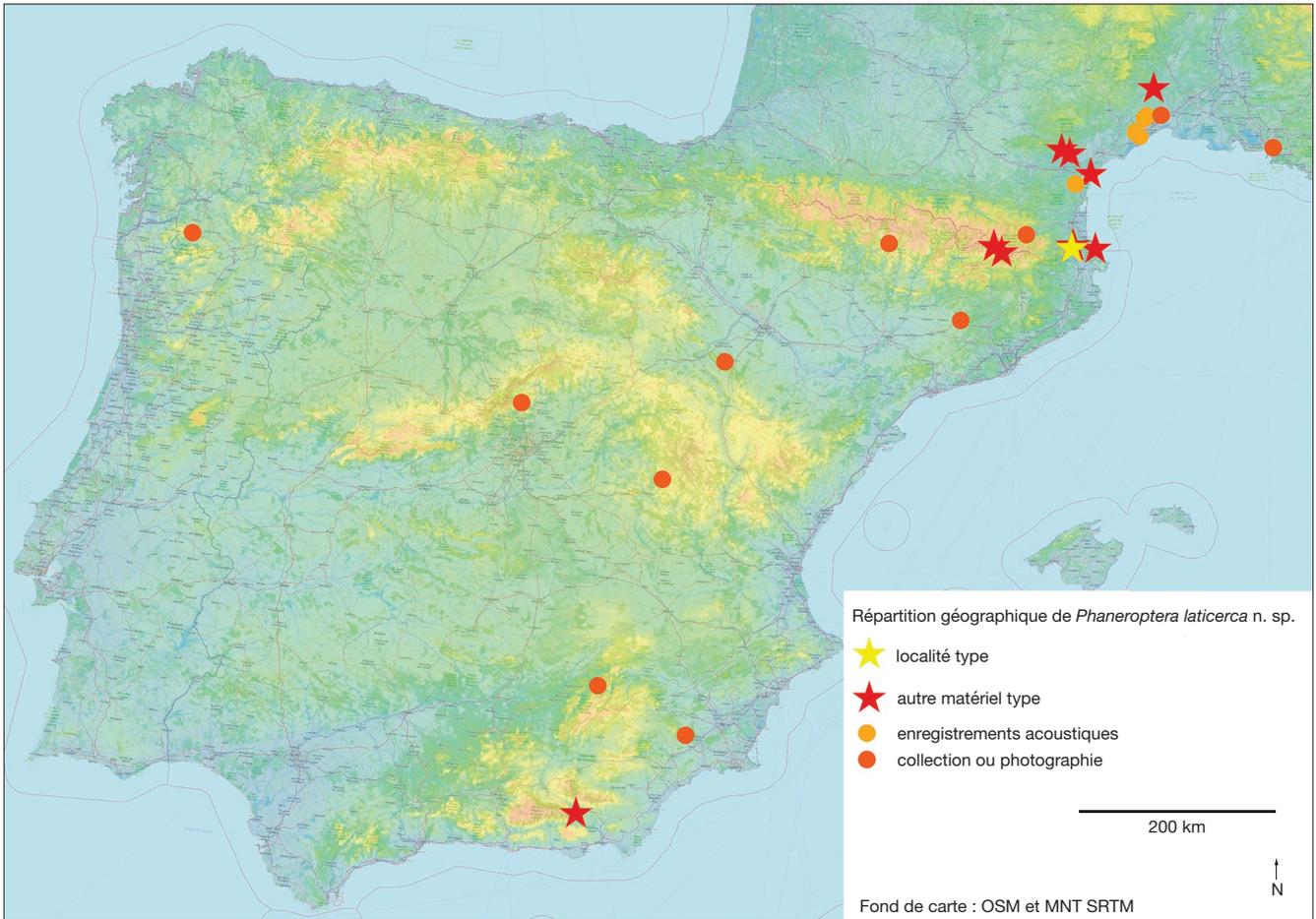


Fig. 15. — Répartition géographique connue de *Phaneroptera laticerca* n. sp.

avec une physiologie de végétation assez proche de celle des Albères. Les deux individus enregistrés stridulaient depuis la canopée de grands chênes verts et aucun individu n'a pu être capturé pour vérifier les critères morphologiques. Mais les critères acoustiques étant diagnostiques pour distinguer l'espèce de *P. nana* et *P. cf. sparsa* (cf. infra, clé de détermination acoustique), la répartition de ce nouveau taxon est donc sans doute assez large à l'échelle de la péninsule ibérique.

Les autres stations prospectées ce même jour à des altitudes plus basses sur les contreforts de la Sierra Nevada n'ont pas permis de repérer l'espèce. Plusieurs stations plus proches du littoral ont également été inventoriées dans la dernière semaine d'octobre 2019 et seul *P. cf. sparsa* a été trouvé sur les sites du Parque natural de Cabo de Gata, Nijar (province d'Almería), Mula (province de Murcia) et Torredembarra (province de Tarragona).

Entre le 18 et le 24 octobre 2020, *P. laticerca* n. sp. a été découverte grâce à des prospections acoustiques ciblées en Cerdagne, sur les communes de Latour-de-Carol, Enveitg et Osséja (FR-66). Ces localités sont constituées de pentes rocheuses thermophiles, exposées sud, à une altitude comprise entre 1280 et 1360 m (Fig. 14C). Les mâles chanteurs ont été observés sur la strate arbustive principalement composée d'amélanchier (*Amelanchier ovalis* Medik.), d'églantier (*Rosa canina* L.), de prunellier (*Prunus spinosa* L.) et de genêt scor-

pion (*Genista scorpius*). Ces stations sont situées beaucoup plus haut en altitude que dans les Albères mais le contexte bioclimatique particulier de la Cerdagne (vallée orientée vers l'Espagne, ensoleillement exceptionnel et faibles précipitations) permet à de nombreuses espèces d'atteindre ici des altitudes record. Les peuplements orthoptériques inventoriés sur ces sites (voir détail des relevés en Annexe 3) font ainsi apparaître plusieurs caractéristiques d'une influence méditerranéenne comme *Acrotylus fischeri* Azam, 1901 ou *Omocestus raymondi raymondi* (Yersin, 1863).

Sur les stations cerdanes, plusieurs individus de *P. laticerca* n. sp. ont été trouvés de nuit se nourrissant de fleurs de Sénéçon du Cap (*Senecio inaequidens* DC.), principale ressource floricole dans ces habitats à cette période tardive. Aucune autre espèce du genre *Phaneroptera* n'a pu être observée lors de ces soirées de prospection en Cerdagne. Ces données confirment une amplitude écologique importante pour cette espèce et montrent également que la période d'activité peut s'avérer plus tardive en altitude et que l'espèce reste active par des températures très basses, avec des mâles chanteurs enregistrés par des températures nocturnes de 6° C.

Durant l'été et l'automne 2021, de nouvelles prospections nocturnes ciblées avec un détecteur d'ultrasons ont permis de découvrir l'espèce sur quatre nouvelles localités dans les départ-

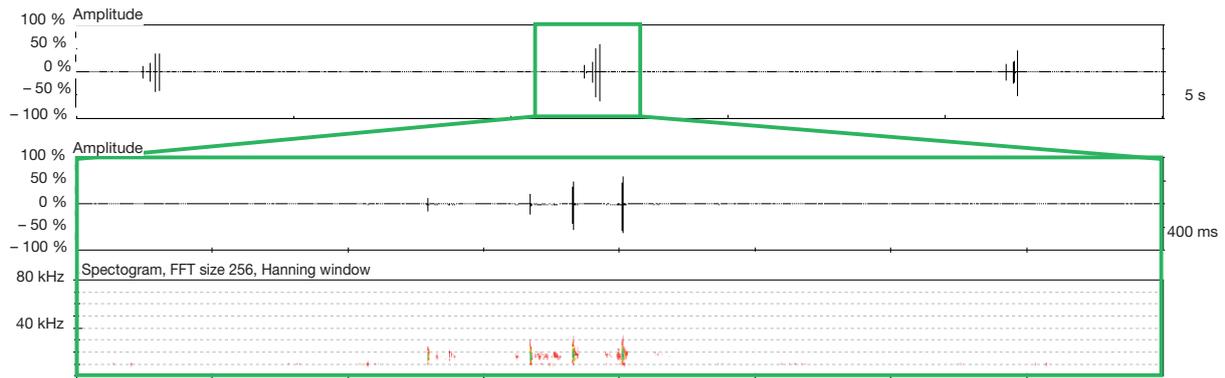


Fig. 16. — Chant d'un mâle de *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; Chanteix (FR-19); 24.VII.2020; chant nocturne 21 ° C. Séquence en hétérodyne : MNHN-SO-2021-166; séquence en expansion de temps : MNHN-SO-2021-167.

tements de l'Aude (Gruissan), de l'Hérault (Aigues-Vives et Minerve, Fig. 14D) et du Gard (Conqueyrac). Ces stations sont constituées de garrigues rocheuses thermophiles bien exposées, avec une strate arbustive assez dense composée selon les sites de chêne kermès (*Quercus coccifera* L.), de cistes (*Cistus monspeliensis*, *C. albidus*), de genêt scorpion (*Genista scorpius*), de romarin (*Rosmarinus officinalis* L.) ou de buis (*Buxus sempervirens* L.). Ces garrigues plus ou moins fermées comprennent souvent une strate arborée lâche principalement composée de pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) et de chêne vert (*Quercus ilex*).

Ces nouvelles données dans plusieurs départements languedociens sont complétées par des enregistrements se rapportant à *P. laticerca* n. sp., identifiés par Yves Bas dans la banque de données sonore issue du programme Vigie-chiro du MNHN, rajoutant ainsi cinq nouvelles localités dans les départements de l'Hérault (Gigean, Montbazin, Saint-Gély du Fesc, Grabels) et de l'Aude (Portel-des-Corbières).

L'examen de la collection personnelle de Didier Morin a également permis d'identifier neuf spécimens se rapportant à *P. laticerca* n. sp. : sept en provenance de différentes provinces d'Espagne (Barcelona, Huesca, Zaragoza, Cuenca, Jaen, Madrid et Ourense) et deux de France dans les départements de l'Hérault (Castries) et des Bouches-du-Rhône (Marseille). Cette dernière donnée qui correspond à un individu capturé en 1986 sur le massif de l'Étoile constitue pour l'instant la seule mention de l'espèce à l'Est du Rhône.

Des observations récentes accompagnées de photographies m'ont également été rapportées en provenance de Jujols (FR-66; D. Sannier, V. Derreumeaux, J. Brichard) et de la province espagnole de Murcia (M. Pélissié).

L'ensemble de ces données (également détaillées en Annexe 4) permet de dresser un premier état des lieux de la répartition géographique connue de l'espèce (Fig. 15), qui couvre vraisemblablement une grande partie de la péninsule ibérique et de la France méditerranéenne.

Par ailleurs, D. Lluçà-Pomares a identifié dans sa collection personnelle plusieurs individus en provenance d'Espagne se rapportant à cette espèce, dont les données biométriques ont été intégrées à cette étude et dont les localités précises feront l'objet d'une publication ultérieure (Lluçà-Pomares, com. pers.).

CARACTÉRISATION ACOUSTIQUE DES AUTRES ESPÈCES DU GENRE *PHANEROPTERA* EN EUROPE OCCIDENTALE

Les caractéristiques acoustiques des différentes espèces sont détaillées sur la base de l'analyse des enregistrements listés en Annexe 1. Les différentes figures illustrent des stridulations typiques et leurs principales variantes. Il est important de garder en tête que la température affecte de manière significative le rythme de la stridulation et donc les différentes variables de durées qui sont d'autant plus importantes que la température est basse. Il n'a pas été constaté d'influence de la température sur les autres variables (nombre d'impacts, FME...).

Phaneroptera nana (Fieber, 1853)

Le chant d'appel du mâle (Fig. 16) est constitué de syllabes comptant le plus souvent 3 à 6 impacts (minimum 2; maximum 10; n = 386), d'une durée généralement comprise entre 50 et 140 ms (minimum 26; maximum 206; n = 386). La FME est généralement comprise entre 15,5 et 18 kHz (minimum 14,0; maximum 20,6 kHz; n = 386), ce qui le distingue de toutes les autres espèces européennes du genre *Phaneroptera* dont la FME est toujours supérieure à 20 kHz. Les impacts sont en général nettement séparés au sein des syllabes (rythme généralement inférieur à 100 impacts/s) et chaque impact est donc bien différenciable à l'oreille en expansion de temps par 10. Les intervalles entre syllabes sont souvent compris entre 1 et 5 secondes (s) (minimum 0,5; maximum 12 s; n = 386).

Sur certains enregistrements, on note parfois des syllabes plus "denses" avec des impacts plus rapprochés et plus nombreux (Fig. 17). Dans ces cas-là, la stridulation se rapproche du type 1 de *P. falcata* (Fig. 24) mais la FME inférieure à 20 kHz reste caractéristique.

Lorsque plusieurs mâles chantent à proximité les uns des autres, les syllabes classiques peuvent être précédées d'impacts isolés ou doublés (Fig. 18).

Une autre variante (Fig. 19), rarement enregistrée sur le terrain, fait apparaître des microsyllabes très courtes et d'intensité plus faible, à la suite d'une syllabe "denses". Cette variante peut être confondue avec le chant de type 2 de *P. laticerca* n. sp. mais la FME plus basse reste diagnostique.

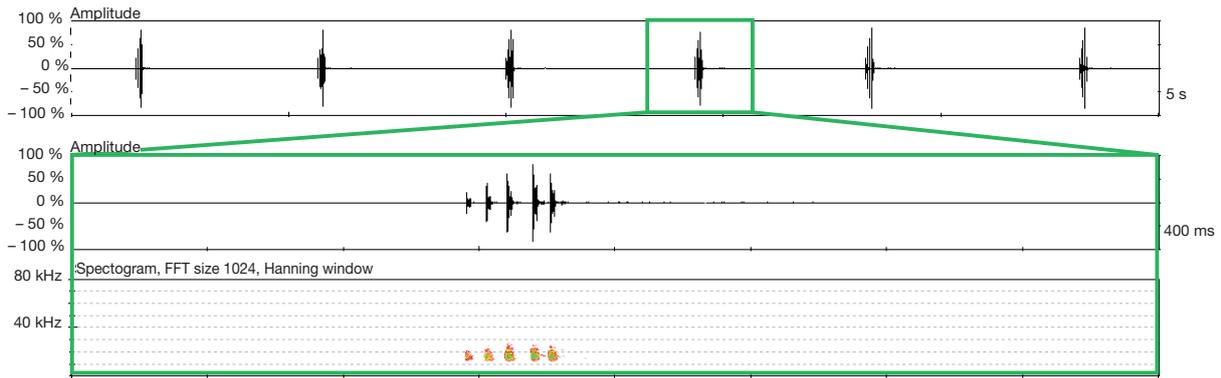


FIG. 17. — Chant d'un mâle de *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853), variante avec des impacts plus rapprochés (syllabe "dense"); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; individu en captivité provenant du Cannet-des-Maures (FR-83); 09.VIII.2020; chant nocturne 28° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-168](#); séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-169](#).

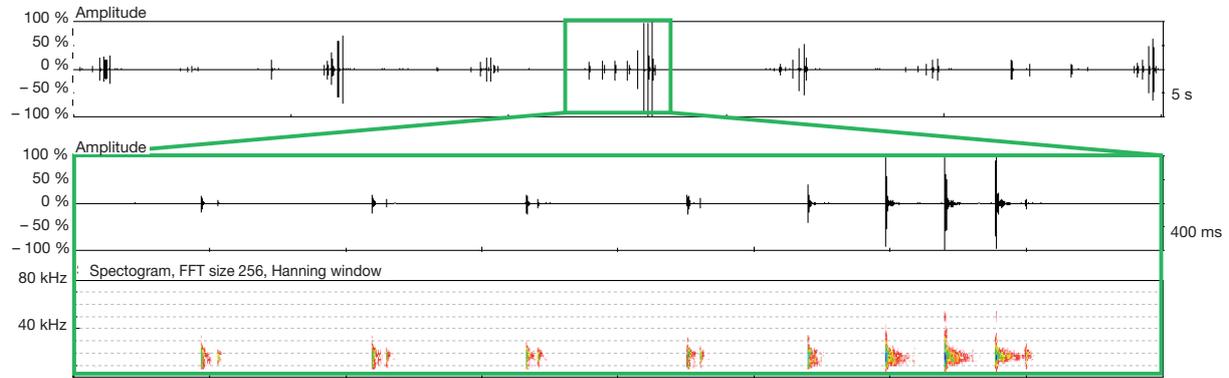


FIG. 18. — Chant de plusieurs mâles de *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853), avec la présence d'impacts isolés ou doublés avant des syllabes "lâches" classiques; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; Chanteix (FR-19); 03.IX.2021; chant crépusculaire 20° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-1456](#); séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-1457](#).

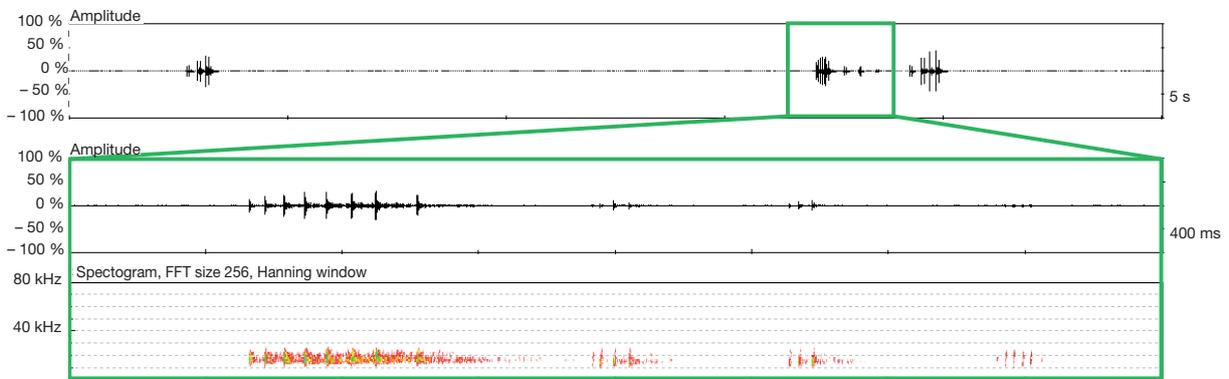


FIG. 19. — Chant d'un mâle de *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853), variante avec une syllabe "dense" suivie de trois microsyllabes, au sein d'une série de syllabes "lâches" classiques; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; Chanteix (FR-19); 17.X.2019; chant nocturne 13° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-1458](#); séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-1459](#).

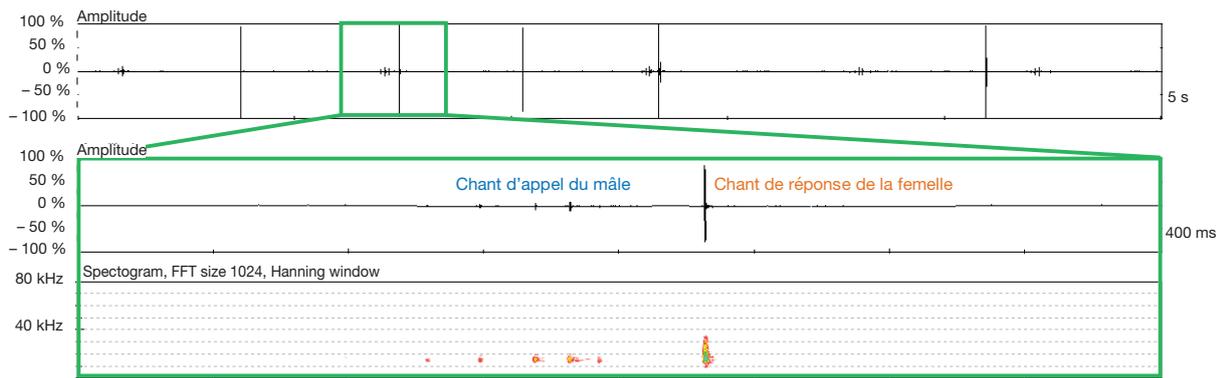


FIG. 20. — Chant d'un mâle de *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853) (en arrière-plan) avec réponse de la femelle (impact isolé au premier plan); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; Chanteix (FR-19); 15.IX.2019; chant crépusculaire 23° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-170](#); séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-171](#).



FIG. 21. — Oscillogramme d'une séquence de *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) avec une phrase de type 2 et des syllabes isolées de type 1; Individu en captivité provenant de Chateauponsac (FR-87); 11.VIII.2020; chant nocturne 29° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-172](#); séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-173](#).

La femelle de *P. nana* émet régulièrement un chant de réponse à la stridulation des mâles consistant en une syllabe très courte (Fig. 20), composée de 1 à 3 impacts avec une FME similaire à celle de la stridulation du mâle.

Phaneroptera falcata (Poda, 1761)

La stridulation de *P. falcata* est plus haute en fréquence que *P. nana*, avec une FME généralement comprise entre 22 et 25 kHz (minimum 20,3; maximum 29,2 kHz; n = 291).

Cette espèce présente un comportement acoustique plus complexe que *P. nana* (Fig. 21) et trois types de chants distincts peuvent être entendus :

- Le chant de type 1 (Fig. 22) est composé de syllabes isolées comportant généralement 13 à 17 impacts (minimum 10; maximum 19; n = 182). La durée des syllabes est généralement de 65 à 105 ms (minimum 40; maximum 136 ms; n = 182) et les intervalles entre syllabes sont généralement de 1,8 à 3,2 s (minimum 1,4; maximum 12 s; n = 182). L'intensité des impacts augmente puis diminue de manière progressive au sein de chaque syllabe.
- Le chant de type 2 (Fig. 23) est composé de phrases d'une durée moyenne de 2 à 3 s et comprenant généralement 12 à 15 syllabes (minimum 10; maximum 18; n = 36). Les syllabes sont très similaires à celles du type 1 par leur durée et leur nombre d'impacts. La première et la dernière syllabe de chaque phrase se caractérisent par une intensité

un peu plus faible et un intervalle un peu plus long avec la syllabe suivante ou précédente.

- Le chant de type 3 (Fig. 24) est composé de syllabes très courtes, ne comprenant généralement que 1 ou 2 impacts (parfois jusqu'à 5; n = 75), émis avec un rythme assez irrégulier, avec des intervalles le plus souvent compris entre 1 et 3 s.

Le chant de réponse des femelles aux stridulations des mâles n'a jamais été enregistré sur le terrain mais Heller *et al.* (2021) ont étudié la réponse des femelles sur des individus en captivité capturés au stade juvénile.

Phaneroptera cf. sparsa (Stål, 1857)

Le chant des mâles enregistrés en Espagne présente un certain nombre de similitudes avec celui de *P. laticerca* n. sp. Comme chez cette espèce, il est particulièrement complexe, et composé de strophes hétérogènes dans lesquelles alternent différents types de phrases, syllabes et impacts isolés. Chacun des types acoustiques présente cependant des caractéristiques permettant de différencier facilement les stridulations des deux espèces (cf. infra Clé d'identification acoustique). La FME, légèrement plus haute en moyenne, est généralement située entre 25 et 29 kHz (minimum 22,1 et maximum 30,8 kHz; n = 297). Comme chez *P. laticerca* n. sp. et *P. falcata*, la stridulation peut être décomposée en 3 types différents :

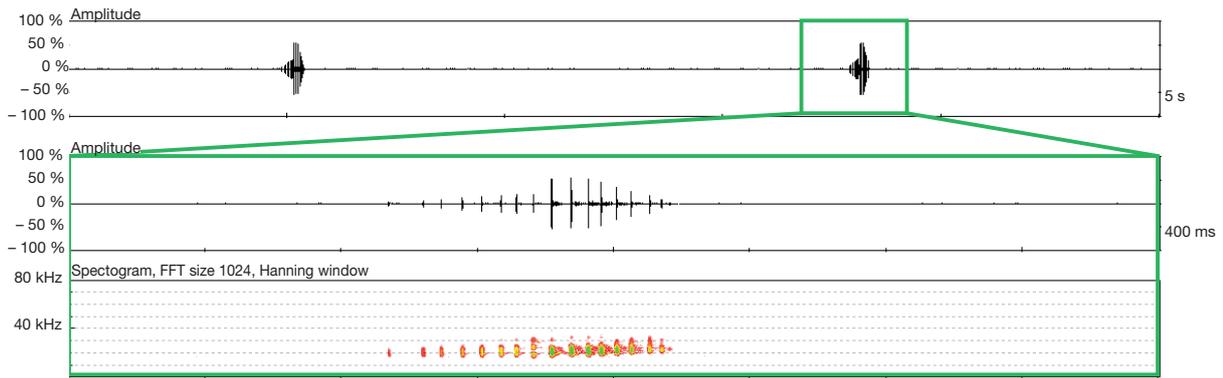


FIG. 22. — Chant de type 1 d'un mâle de *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; Chateauponsac (FR-87); 06.VIII.2020; chant nocturne 20° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-174](#); séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-175](#).

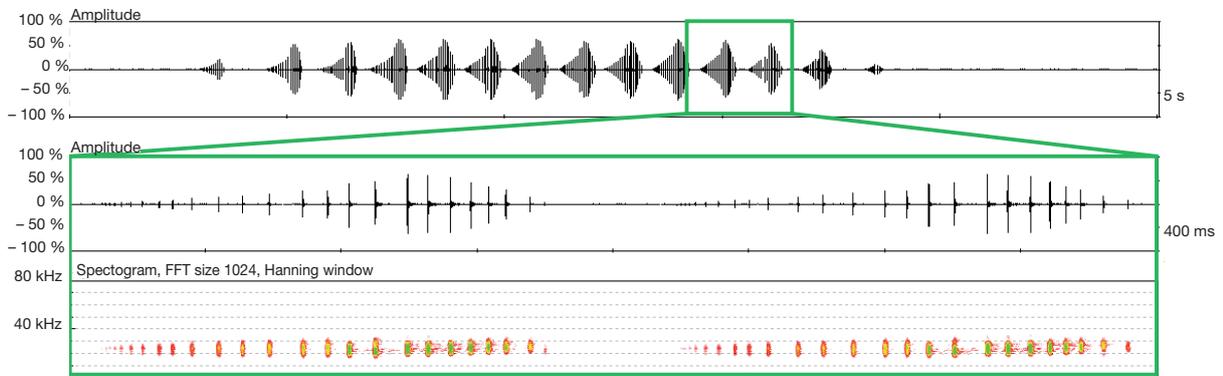


FIG. 23. — Chant de type 2 d'un mâle de *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; Chanteix (FR-19); 31.VII.2019; chant nocturne 19° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-176](#); séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-177](#).

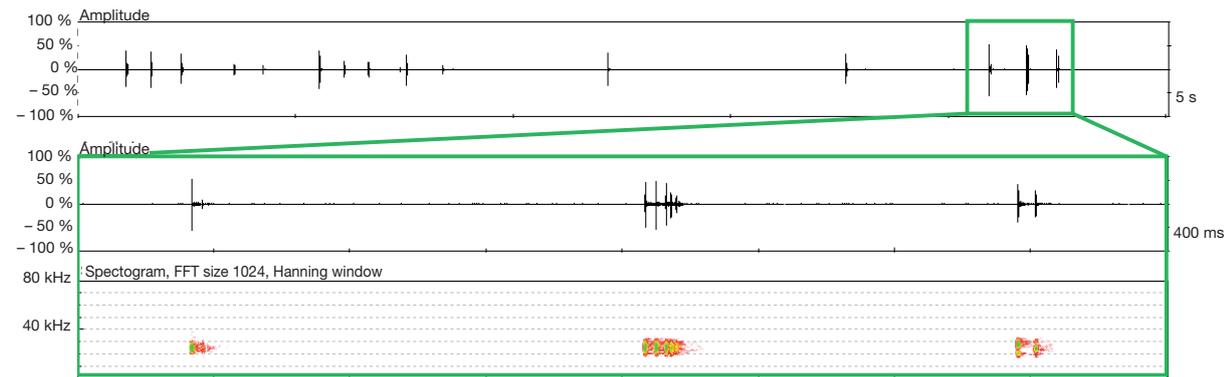


FIG. 24. — Chant de type 3 avec plusieurs mâles de *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; Ayen (FR-19); 27.VIII.2018; chant nocturne 23° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-178](#); séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-179](#).

– Le chant de type 1 (Fig. 25) est composé de syllabes isolées, très courtes, et ne comportant généralement que 3 à 4 impacts (minimum 2; maximum 7; n = 160). La durée des syllabes est généralement de 17 à 25 ms (minimum 9; maximum

39 ms; n = 160) et les intervalles entre syllabes sont variables, le plus souvent compris entre 0,5 et 2,5 s; n = 160. Ces syllabes sont également caractérisées par une légère diminution de fréquence entre les premiers et les derniers impacts.

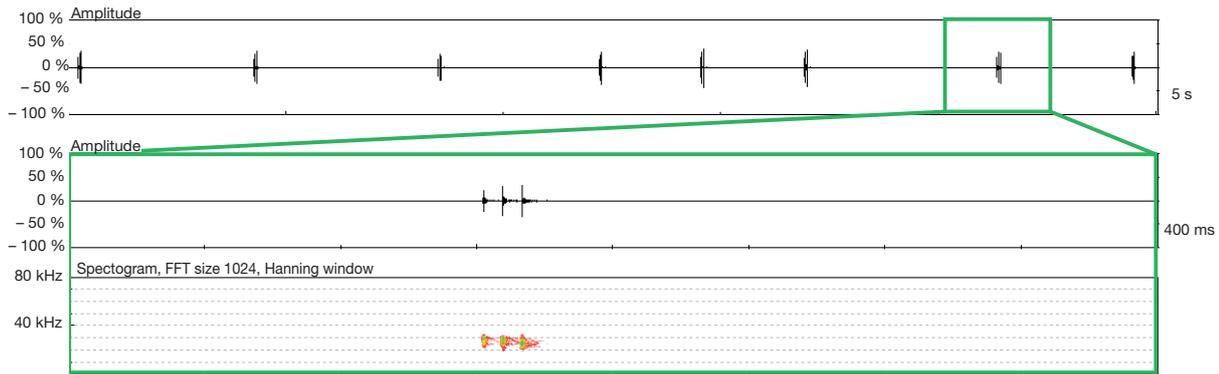


FIG. 25. — Chant de type 1 d'un mâle de *Phaneroptera* cf. *sparsa* (Stål, 1857) ; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles ; Torredembarra (ES-TA) ; 30.X.2019 ; chant nocturne 19° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-195](#) ; séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-196](#).

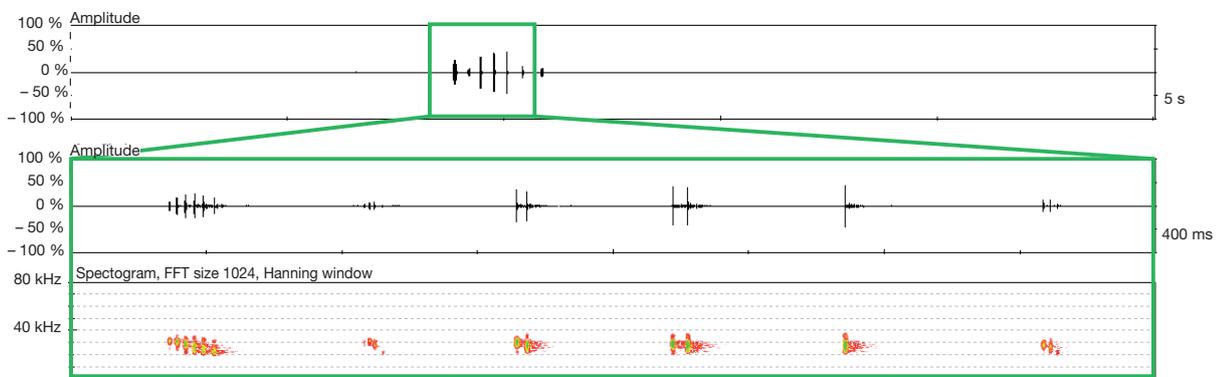


FIG. 26. — Chant de type 2 d'un mâle de *Phaneroptera* cf. *sparsa* (Stål, 1857) ; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles ; Cabo de Gata (ES-AL) ; 26.X.2019 ; chant nocturne 16° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-197](#) ; séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-198](#).

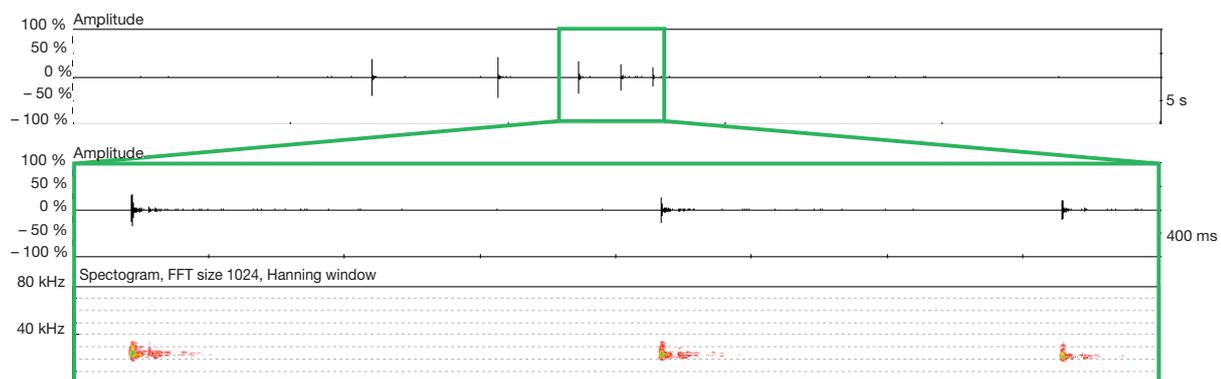


FIG. 27. — Chant de type 3 d'un mâle de *Phaneroptera* cf. *sparsa* (Stål, 1857) ; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles ; Individu en captivité capturé à Cabo de Gata (ES-AL) ; 02.XI.2019 ; chant nocturne 15° C. Séquence en hétérodyne : [MNHN-SO-2021-199](#) ; séquence en expansion de temps : [MNHN-SO-2021-200](#).

- Le chant de type 2 (Fig. 26) est composé de phrases constituées de 3 à 12 syllabes dont l'intensité est à peu près similaire. La première syllabe compte généralement 5 à 6 impacts (minimum 2 ; maximum 7 ; n = 36), les suivantes ne comptant souvent que 1 à 4 impacts. Les intervalles entre phrases sont assez importants, plus de 6 s en moyenne (minimum 1,5 ; maximum 12 s ; n = 36).
- Le chant de type 3 (Fig. 27) est composé de séries d'impacts isolés, avec un rythme assez lent, les impacts se rapprochant de manière progressive en diminuant en intensité. Les intervalles entre les impacts sont généralement compris entre 500 et 1800 ms (minimum 193 ; maximum 3580 ms ; n = 101).

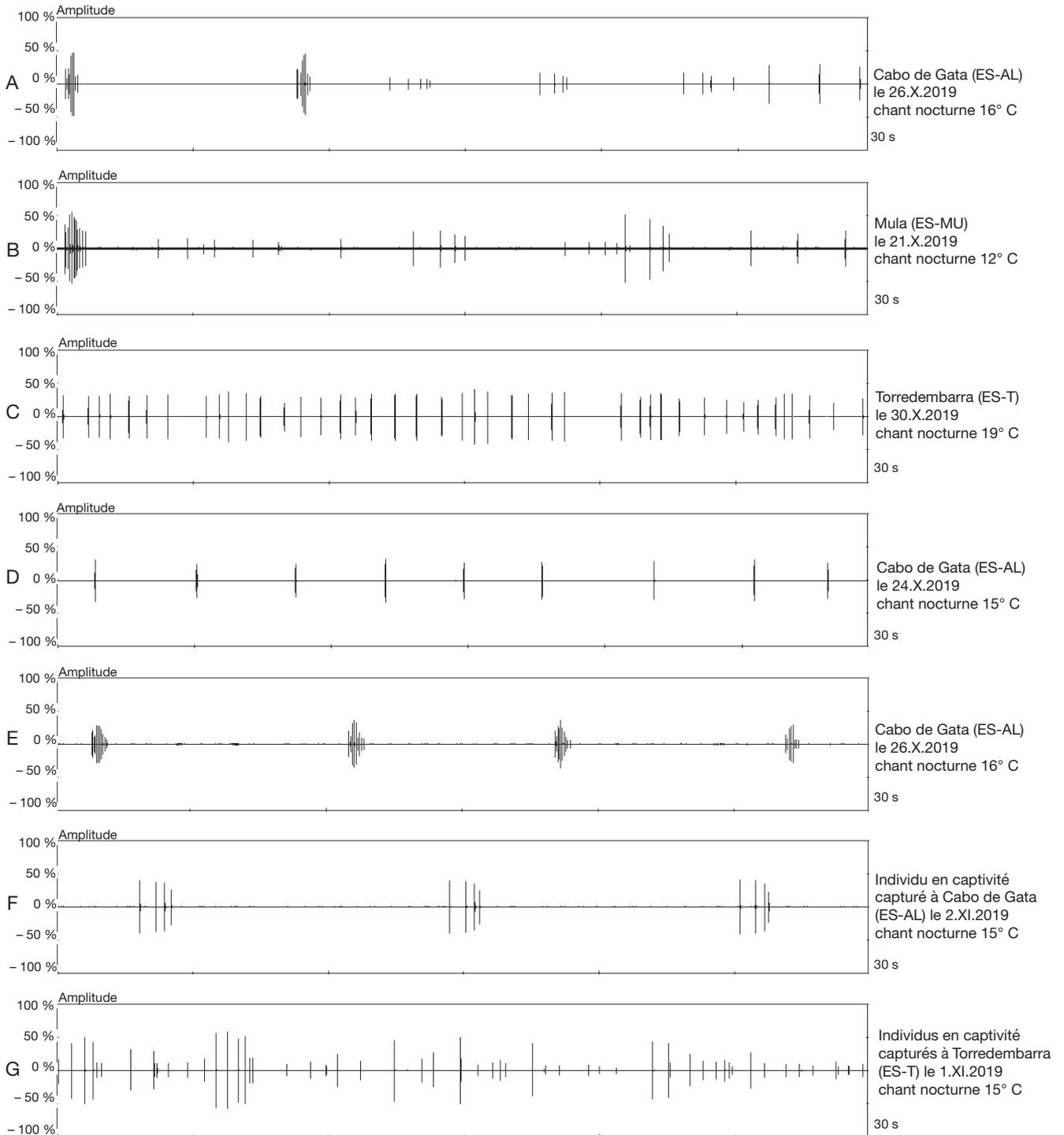


FIG. 28. — Oscillogrammes de différentes séquences de *Phaneroptera* cf. *sparsa* (Stål, 1857) : **A, B**, extraits de séquences typiques avec quelques phrases de type 2, des séries d'impact de type 3 et une série de syllabes de type 1 ; **C, D**, séquence uniquement composée de syllabes de type 1 avec un rythme plus ou moins rapide ; **E**, séquence uniquement composée de phrases de type 2 ; **F**, séquence uniquement composée de séries d'impacts de type 3 ; **G**, séquence uniquement composée de séries d'impacts de type 3 avec plusieurs individus proches les uns des autres. Séquences en hétérodyne : A, MNHN-SO-2021-201 ; B, MNHN-SO-2021-202 ; C, MNHN-SO-2021-195 ; D, MNHN-SO-2021-203 ; E, MNHN-SO-2021-197 ; F, MNHN-SO-2021-199 ; G, MNHN-SO-2021-204.

Comme chez *P. laticerca* n. sp., la même séquence type semble revenir de manière régulière dans les enregistrements réalisés : une longue série de syllabes de type 1, quelques phrases de type 2, suivies de séries plus ou moins longues d'impacts de type 3 et finalement une nouvelle série de syllabes de type 1

pouvant durer plusieurs minutes (Fig. 28A, B). L'alternance entre ces trois types de chants semble moins régulière que chez *P. laticerca* n. sp. et certains individus ont par exemple produit des syllabes de type 1 de manière exclusive pendant plusieurs dizaines de minutes, avec un rythme plus ou moins

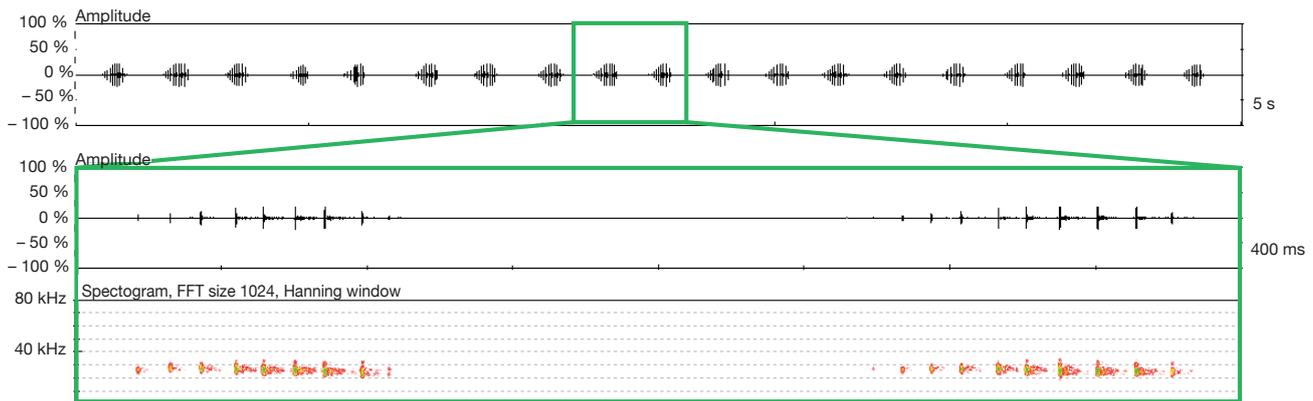


FIG. 29. — Chant d'un mâle de *Phaneroptera cf. sparsa* (Stål, 1857) de l'île de Tenerife; oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure) à différentes échelles temporelles; La Orotava (ES-TF); 27.II.2019; chant nocturne 15° C. Séquence en hétérodyne : MNHN-SO-2021-205; séquence en expansion de temps : MNHN-SO-2021-206.

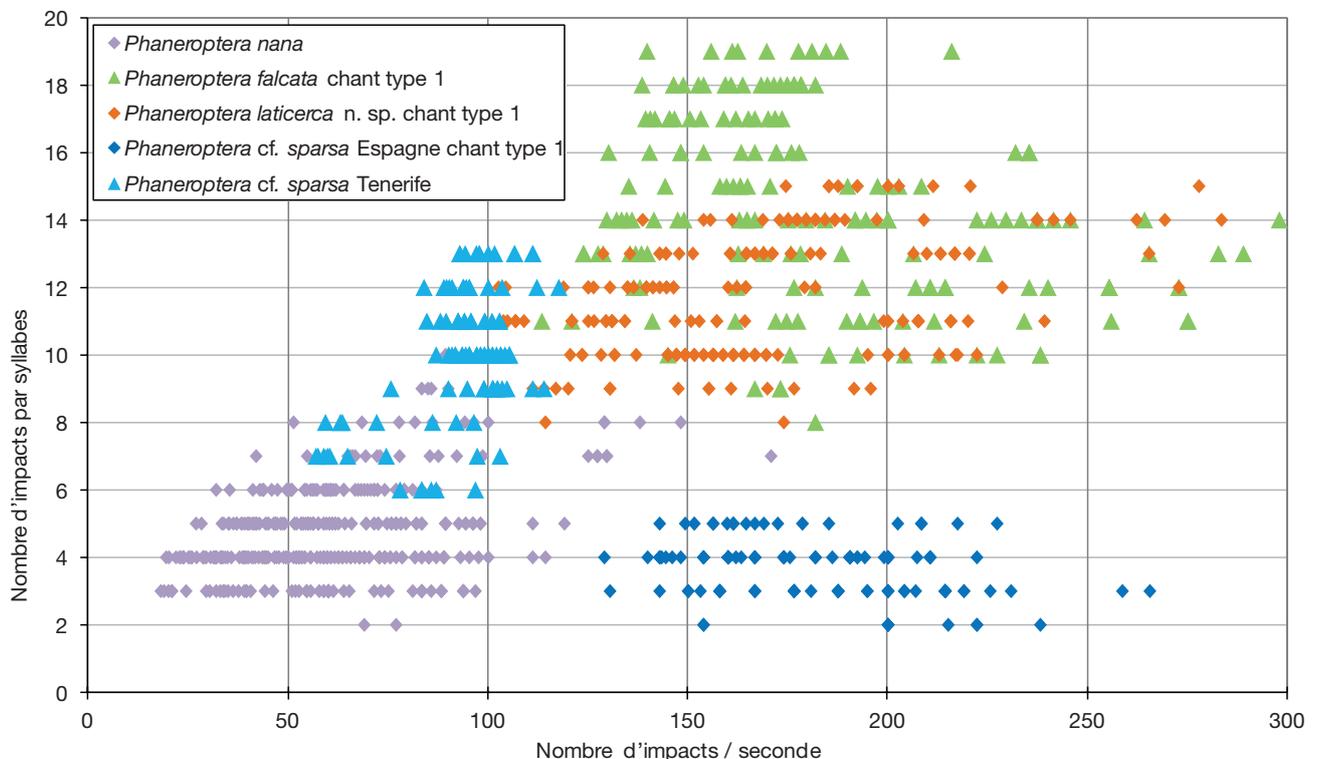


FIG. 30. — Graphique représentant le nombre d'impacts par syllabes en fonction du nombre d'impacts par seconde pour les stridulations de type 1 des différentes espèces de *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 d'Europe occidentale enregistrées avec une température ambiante supérieure à 10° C.

rapide (Fig. 28C, D) ou encore des longues séquences de phrases de type 2 (Fig. 28E) ou de séries d'impacts de type 3 sur des durées de plusieurs minutes (Fig. 28F). Comme chez *P. laticerca* n. sp., certains enregistrements montrent plusieurs individus proches les uns des autres semblant se répondre avec des chants de type 3 (Fig. 28E).

Aucun chant de réponse des femelles à la stridulation des mâles n'a pu être enregistré sur le terrain et il serait intéressant d'étudier la stratégie d'appariement chez cette espèce à partir d'individus élevés en captivité.

Lors d'un séjour sur l'île de Tenerife (archipel des Canaries) en février 2019, des enregistrements d'individus se rapportant à *P. sparsa* ont pu être réalisés sur neuf mâles différents (sur une seule station). Un seul type de chant a pu être noté sur ces enregistrements (Fig. 29), constitué de longues séries de syllabes d'une durée comprise entre 65 et 140 ms et généralement composées de 9 à 12 impacts (minimum 6; maximum 13; n = 107). Les intervalles entre syllabes sont assez courts, le plus souvent compris entre 0,2 et 1,2 s; n = 107. La FME est assez similaire à ce qui a pu être noté chez les individus de *P. cf.*

sparsa d'Espagne continentale, le plus souvent entre 26 et 27,5 kHz (minimum 25,1 ; maximum 30,5 kHz ; n = 107). Ce chant diffère nettement du chant de type 1 des *P. cf. sparsa* espagnols par un nombre d'impacts plus importants, des syllabes plus longues à température équivalente et un nombre plus faible d'impacts par seconde au sein des syllabes. Si l'on compare aux autres espèces du genre *Phaneroptera* en Europe occidentale (Fig. 30), cette stridulation se singularise par la combinaison d'un faible nombre d'impacts par seconde (excluant *P. falcata*

et *P. laticerca* n. sp.) et un nombre important d'impacts par syllabes (excluant en partie *P. nana*, ce dernier différant par ailleurs par une FME nettement plus basse).

Morphologiquement, les deux mâles capturés présentaient des cerques très effilés, caractéristiques de *P. sparsa sensu lato*, mais il n'a pas été possible d'approfondir l'examen par des mesures morphométriques puisque les deux individus se sont malheureusement échappés de la cage d'enregistrement dans laquelle ils avaient été placés.

CLÉ DE DÉTERMINATION MORPHOLOGIQUE DES ESPÈCES D'EUROPE OCCIDENTALE
DU GENRE *PHANEROPTERA* AUDINET-SERVILLE, 1831

1. ♂ : plaque sous-génitale élargie à l'extrémité en deux lobes divergents. ♀ : oviscapte anguleux à la base, avec une sinuosité marquée de la base de la lamelle entre les valves inférieures et supérieures, des dentelures fines sur le bord supérieur et une coloration brune sur la base du bord inférieur. ♂ et ♀ : sternites abdominaux avec la présence d'une bande médiane vert vif contrastant avec les côtés blanc-verdâtre clair (Fig. 5D) ; Lobes latéraux du pronotum un peu moins hauts que longs *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761)
- ♂ : plaque sous-génitale triangulaire, rétrécie et échancrée à l'extrémité. ♀ : oviscapte régulièrement courbé à la base, avec la base de la lamelle entre les valves inférieures et supérieures droite et non sinueuse (Fig. 5B), des dentelures plus fortes sur le bord supérieur et une coloration verte sur la base du bord inférieur. ♂ et ♀ : sternites abdominaux uniformément blanc-verdâtre clair (Fig. 5C) ; lobes latéraux du pronotum aussi hauts que longs ou un peu plus hauts que longs 2
2. ♂ : cerques effilés et nettement rétrécis avant la pointe apicale (Fig. 3G). ♀ : oviscapte à dentelures plus nombreuses sur le bord supérieur (entre 41 et 44) ; épiprocte de forme subtriangulaire, avec le bord postérieur plus étroitement arrondi ; cerques se rétrécissant plus brusquement, restant plus fins sur leur moitié distale (Fig. 5G). ♂ et ♀ : tegmina au repos dépassant les genoux postérieurs *Phaneroptera cf. sparsa* (Stål, 1857)
- ♂ : cerques de largeur constante ou élargis à l'extrémité (Fig. 3C, E). ♀ : oviscapte à dents moins nombreuses sur le bord supérieur (entre 31 et 36) ; épiprocte de forme semi-circulaire, avec le bord postérieur plus largement arrondi ; cerques se rétrécissant régulièrement depuis la base jusqu'à l'extrémité, en restant relativement épais jusqu'à la fin (Fig. 5E, F). ♂ et ♀ : tegmina au repos ne dépassant pas les genoux postérieurs 3
3. ♂ : cerques de diamètre à peu près constant, se rétrécissant brusquement en pointe apicale (Fig. 3E). ♂ et ♀ : tegmina un peu plus larges (entre 4,7 et 5,5 fois plus longs que larges) et fémurs postérieurs un peu plus épais (entre 7,9 et 9,4 fois plus longs que larges) *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853)
- ♂ : cerques de diamètre irrégulier, amincis dans leur partie médiane, avant un élargissement distinct dans leur partie apicale qui forme une griffe épaisse recourbée vers l'intérieur (Fig. 3C). ♂ et ♀ : tegmina un peu moins larges (entre 5,3 et 6,0 fois plus longs que larges) et fémurs postérieurs un peu plus étroits (entre 9,1 et 10,7 fois plus longs que larges) *Phaneroptera laticerca* n. sp.

CLÉ DE DÉTERMINATION ACOUSTIQUE DES CHANTS DES MÂLES DES ESPÈCES D'EUROPE OCCIDENTALE
DU GENRE *PHANEROPTERA* AUDINET-SERVILLE, 1831

NB : Les valeurs de durée des phrases, syllabes et intervalles sont données pour des enregistrements avec une température ambiante supérieure à 10° C ; en cas de température plus basse, les durées peuvent être plus importantes.

1. Stridulation constituée d'impacts isolés (rarement doublés, voir Fig. 10), avec des intervalles entre impacts supérieurs à 50 ms (Fig. 31) 2
- Stridulation constituée de syllabes comprenant plusieurs impacts et non regroupées sous forme de phrases. Intervalles entre impacts au sein des syllabes inférieurs à 50 ms (Fig. 32) 3
- Stridulation constituée de phrases comprenant plusieurs syllabes (Fig. 33) 7
2. Séries d'impacts avec un rythme rapide et assez régulier, se terminant par une accélération finale avec une intensité plus forte (Fig. 31A). Intervalles entre les impacts de durée faible, généralement entre 75 et 120 ms *Phaneroptera laticerca* n. sp. – chant de type 3.
- Séries d'impacts avec un rythme plus lent, les impacts se rapprochant de manière progressive en diminuant en intensité (Fig. 31B). Intervalles entre les impacts de durée plus importante, généralement entre 500 et 1800 ms *Phaneroptera cf. sparsa* (Stål, 1857) – chant de type 3.
- Séries d'impacts avec des intervalles très irréguliers, incluant régulièrement des syllabes courtes comprenant 2 à 5 impacts (Fig. 32A) *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) – chant de type 3.

3. FME plus basse (Fig. 34), généralement comprise entre 15,5 et 18 kHz (minimum 14,0; maximum 20,6); impacts nettement séparés au sein des syllabes (rythme généralement inférieur à 100 impacts/s); syllabes comptant le plus souvent 3 à 6 impacts (minimum 2; maximum 10) *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853)
 - FME plus haute (Fig. 34), généralement comprise entre 22 et 27 kHz (minimum 19,9; maximum 30,8); impacts plus rapprochés au sein des syllabes (rythme généralement supérieur à 120 impacts/s); syllabes pouvant contenir 2 à 19 impacts selon les espèces 4
4. Syllabes très courtes (moins de 40 ms) et constituées de moins de 8 impacts (Fig. 32A et C) 5
 - Syllabes plus longues (plus de 40 ms) et constituées de plus de 8 impacts (Fig. 32B et D) 6
5. Syllabes généralement constituées de 3 à 4 impacts (minimum 2; maximum 7), d'une durée le plus souvent supérieure à 15 ms (Fig. 32C) et émises avec un rythme assez régulier
 - *P. cf. sparsa* (Stål, 1857) – chant de type 1.
 - Syllabes généralement constituées de 2 ou 3 impacts (parfois jusqu'à 5), d'une durée le plus souvent inférieure à 10 ms (Fig. 32A), et émises avec un rythme irrégulier, souvent mêlées à des impacts isolés
 - *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) – chant de type 3.
6. Intensité des impacts augmentant puis diminuant de manière progressive au sein de chaque syllabe (Fig. 32B). Intervalles entre syllabes généralement supérieurs à 1500 ms (Fig. 35). Syllabes le plus souvent constituées de 12 à 17 impacts (minimum 8; maximum 19) *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) – chant de type 1.
 - Intensité des impacts au sein de chaque syllabe augmentant de manière progressive puis diminuant plus brutalement (Fig. 32D). Intervalles entre syllabes généralement inférieurs à 1500 ms (Fig. 35). Syllabes le plus souvent constituées de 10 à 13 impacts (minimum 7; maximum 17)
 - *Phaneroptera laticerca* n. sp. – chant de type 1.
7. Phrases constituées de 10 à 18 syllabes similaires et accolés les unes aux autres (Fig. 23). Chaque syllabe composée de 10 à 20 impacts) *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) - chant de type 2.
 - Phrases constituées de 3 à 12 syllabes, première syllabe composée de plus d'impacts que les suivantes, contenant toujours moins de 10 impacts 8
8. Gamme de fréquence plus basse, avec une FME généralement inférieure à 20 kHz (Fig. 19)
 - *Phaneroptera nana* (Fieber, 1853) – variante de chant avec microsyllabes
 - Gamme de fréquence plus haute, avec une FME généralement supérieure à 20 kHz 9
9. Phrases constituées de 3 à 7 syllabes, dont la première est beaucoup plus forte en intensité que les suivantes (Fig. 33A). Première syllabe comptant généralement 6 à 8 impacts (minimum 4; maximum 15) et les suivantes, d'intensité beaucoup plus faible comptant généralement 4 à 7 impacts (minimum 3; maximum 9)
 - *Phaneroptera laticerca* n. sp. – chant de type 2.
 - Phrases constituées de 3 à 12 syllabes dont l'intensité est à peu près similaire (Fig. 33B). Première syllabe comptant généralement 5 à 6 impacts (minimum 2; maximum 7), les suivantes ne comptant souvent que 1 à 4 impacts
 - *Phaneroptera cf. sparsa* (Stål, 1857) – chant de type 2.

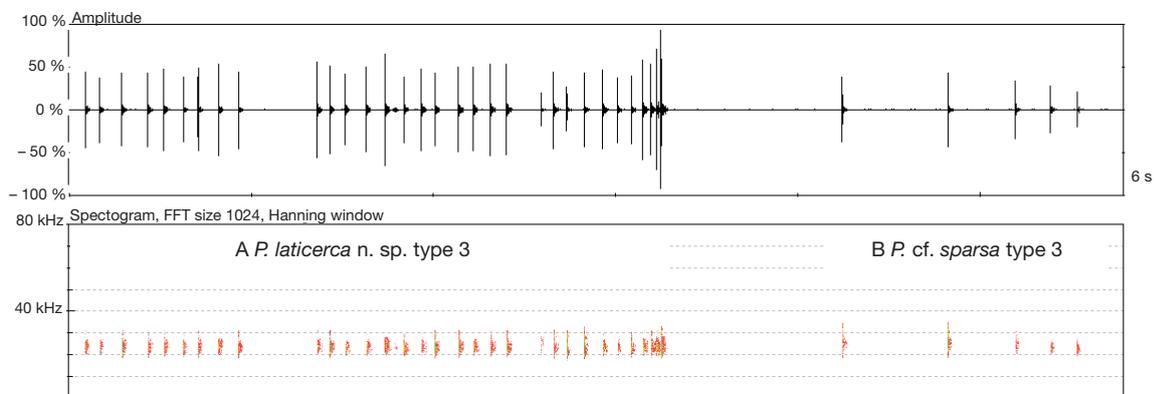


Fig. 31. — Montage pour la comparaison des stridulations constituées d'impacts isolés (chants de type 3 de *P. laticerca* n. sp. et *P. cf. sparsa* (Stål, 1857)); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure).

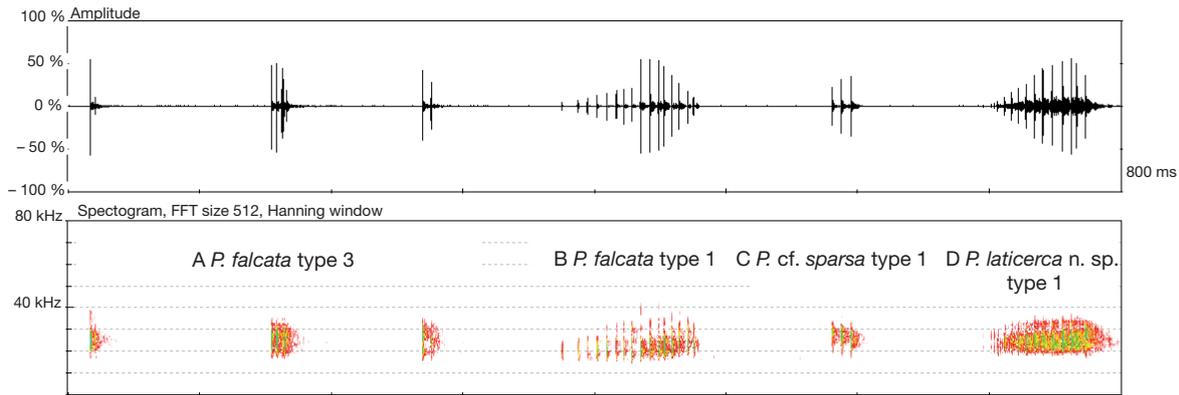


FIG. 32. — Montage pour la comparaison des stridulations constituées de syllabes comprenant plusieurs impacts (chants de type 1 de *P. laticerca* n. sp. et *P. cf. sparsa* (Stål, 1857) et chants de type 1 et 3 de *P. falcata* (Poda, 1761)); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure).

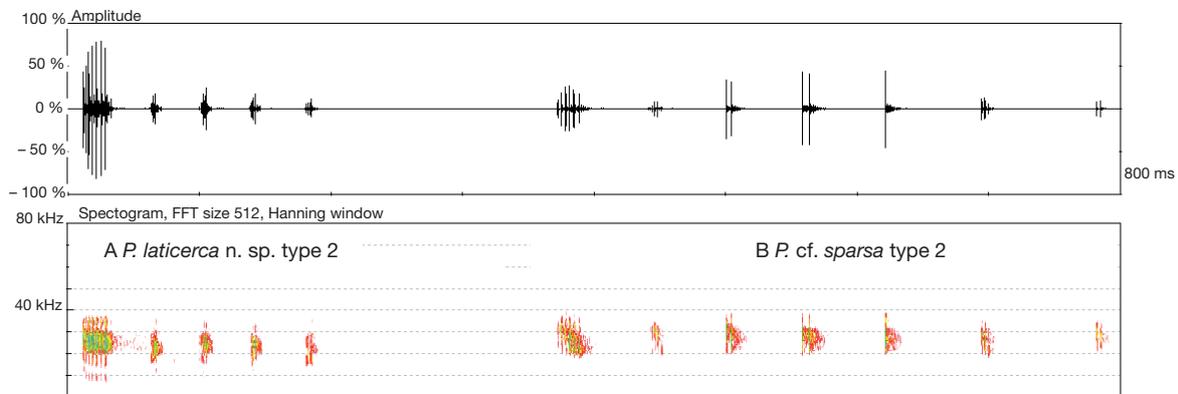


FIG. 33. — Montage pour la comparaison des stridulations constituées de phrases comprenant plusieurs syllabes (chants de type 2 de *P. laticerca* n. sp. et *P. cf. sparsa* (Stål, 1857)); oscillogramme (partie supérieure) et spectrogramme (partie inférieure).

DISCUSSION

CHOIX TERMINOLOGIQUES

Le choix de réserver le terme “syllabe” à un seul mouvement de l'appareil émetteur peut être contestable du fait de son apparente contradiction avec la terminologie anglophone bien acceptée qui considère le terme “syllabe” comme correspondant à un mouvement double d'aller et retour de l'appareil émetteur. Ce choix résulte de la méthodologie employée, où l'analyse auditive est une phase à la fois préliminaire et importante pour les naturalistes souhaitant identifier les stridulations des espèces émettant dans la gamme ultrasonore en direct sur le terrain. Cette analyse auditive est principalement basée sur le système de l'expansion de temps qui permet de ralentir les séquences enregistrées afin de les rendre audibles pour l'oreille humaine (un ralentissement par un facteur 10 permet d'abaisser également la fréquence d'un facteur 10). Pour les espèces chez lesquelles les deux mouvements (ouverture et fermeture) émettent un son, ces deux unités correspondent à des mouvements différents et sont nettement distinctes auditivement (comme dans l'exemple illustré par la Fig. 1), avec

des différences importantes de sonorité, de durée, d'intensité et parfois même de fréquences dominantes. Une réelle contradiction apparaissait alors entre la définition du terme “syllabe” (qui désigne en langage oral une unité ininterrompue) et son application à ces deux unités correspondant à des mouvements différents et nettement distinctes auditivement.

Par la suite, le choix du terme “cycle” pour désigner ce que les anglophones nomment “*syllable*” en a découlé assez logiquement, ce terme étant par ailleurs déjà cité (e.g. Heller *et al.* 2015) pour désigner le mouvement d'ouverture et de fermeture des tegmina.

Il convient cependant d'être vigilant dans l'interprétation acoustique des mouvements de l'appareil striduloire puisqu'il existe certains contre-exemples ailleurs dans le monde (e.g. Stumpner *et al.* 2013) avec des espèces émettant des stridulations composées de deux syllabes distinctes, pouvant être interprétés auditivement comme un cycle, et correspondant en fait à une phrase avec deux syllabes de fermeture distinctes (l'une produite par une fermeture incomplète et l'autre complète). Seule une analyse par imagerie vidéo haute fréquence ou interférométrie laser peut alors mettre en évidence de telles

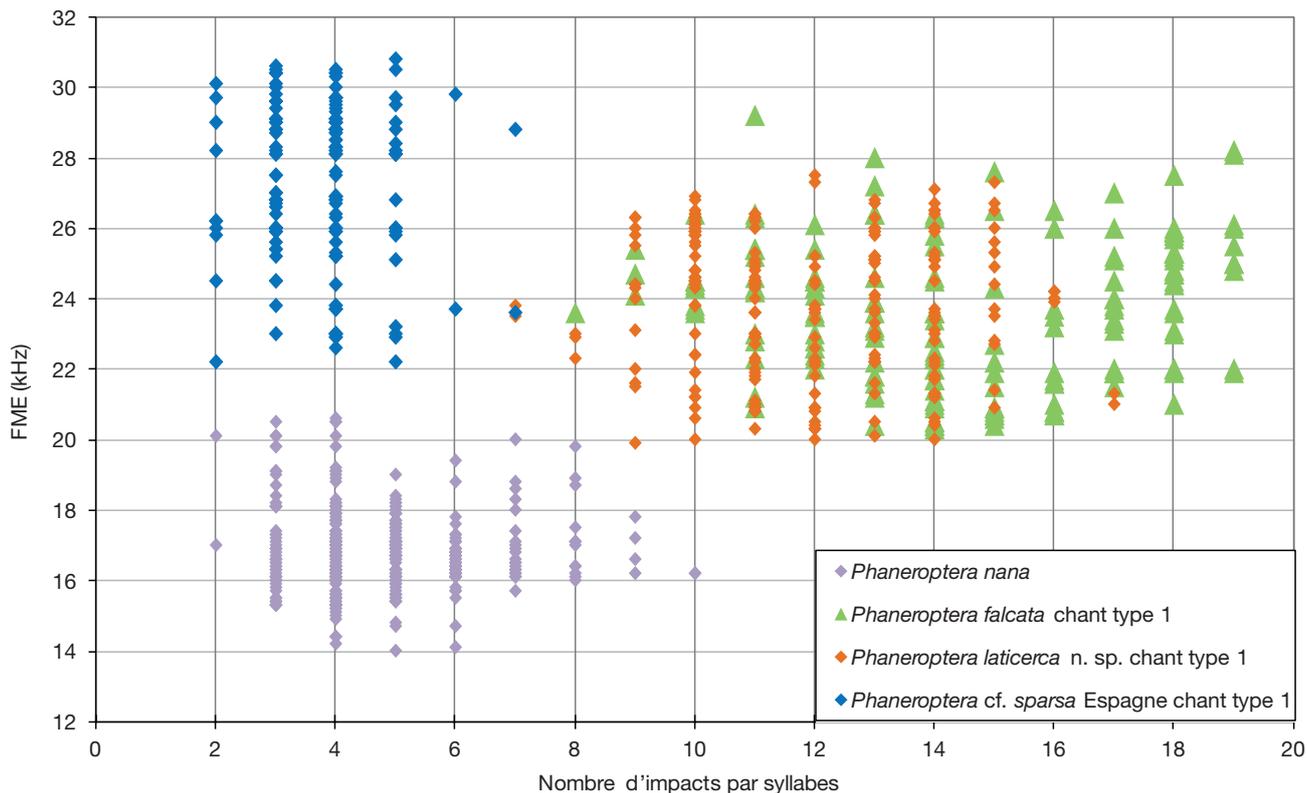


FIG. 34. — Graphique représentant la FME (en kHz) en fonction du nombre d'impacts par syllabes pour les stridulations de type 1 des différentes espèces de *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 d'Europe occidentale.

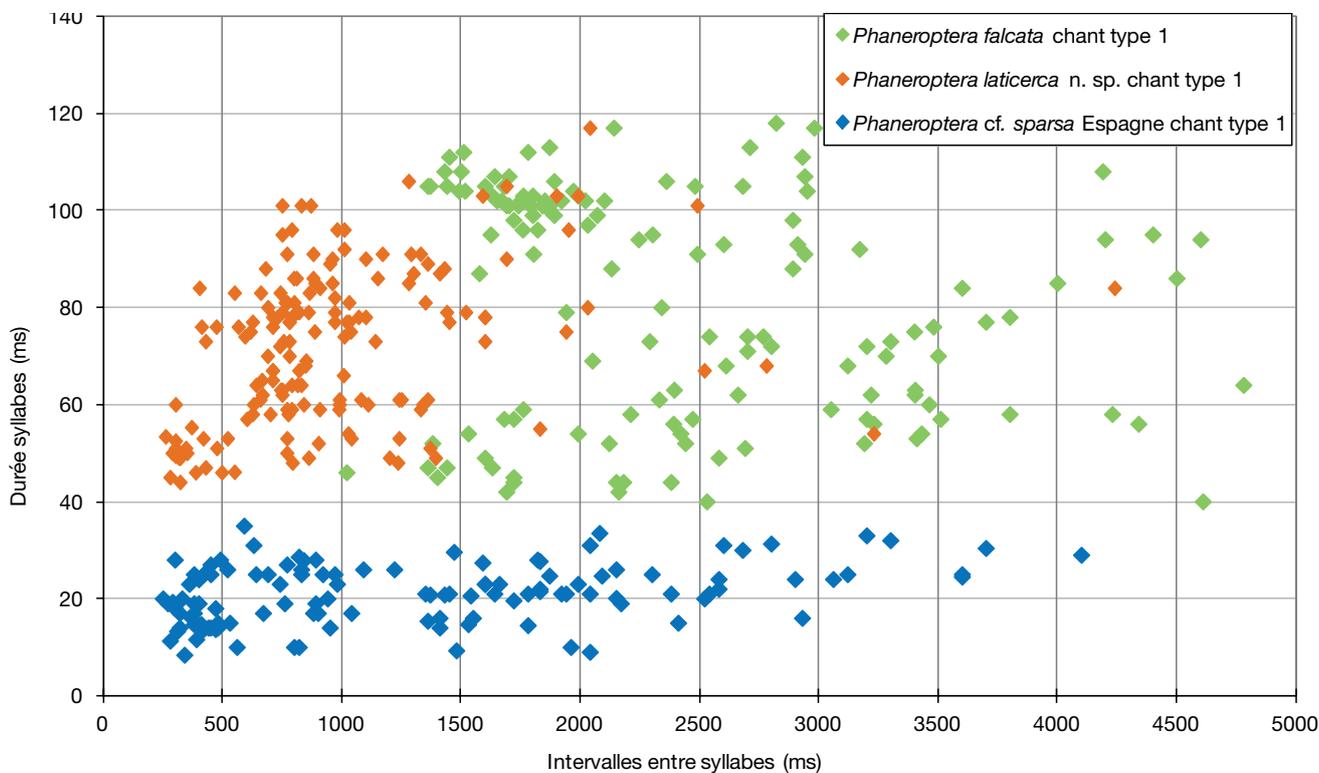


FIG. 35. — Graphique représentant la durée des syllabes (en ms) en fonction de la durée des intervalles entre syllabes (en ms), pour les stridulations de type 1 des différentes espèces de *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831 d'Europe occidentale avec une FME supérieure à 20 kHz et enregistrées avec une température ambiante supérieure à 10° C.

particularités. De telles exceptions ne semblent pas connues dans la faune européenne, au moins parmi les nombreuses espèces dont les mouvements stridulatoires ont été étudiés par Heller (1988).

Après des échanges nombreux et pas toujours consensuels avec différents bioacousticiens sur ce sujet, il semble que le plus important dans un choix terminologique soit de donner une définition claire et précise à chaque terme utilisé (voir Tableau 1 et Figs 1 et 2) afin que chacun puisse faire facilement les liens entre les choix réalisés par les différents auteurs.

COMPORTEMENTS ACOUSTIQUES ET STRATÉGIES D'APPARIEMENT DANS LE GENRE *PHANEROPTERA*

Chez *P. nana*, les caractéristiques acoustiques décrites dans cette étude sont concordantes avec celles des principaux auteurs ayant étudié les émissions sonores de l'espèce (e.g. Ragge & Reynolds 1998; Roesti & Keist 2009; Heller *et al.* 2021) et la variabilité semble assez faible chez cette espèce à la stridulation plus simple que chez les autres espèces du genre. Il existe toutefois deux variantes du chant d'appel : la première, la plus fréquente, est composée de syllabes "lâches" avec des impacts peu nombreux et espacés (Fig. 16) et la seconde, plus rare, est composée de syllabes plus "denses", avec des impacts plus nombreux et rapprochés (Fig. 17). Ces deux variantes sont mentionnées par plusieurs auteurs (Heller 1988; Korsunovskaya 2008; Heller *et al.* 2021), sans que leur rôle soit clairement établi pour l'instant. Korsunovskaya (2008) considère les syllabes "denses" comme un chant territorial lié à une rivalité entre mâles mais cette hypothèse n'a pas pu être validée avec les enregistrements analysés puisqu'il ne semblait pas y avoir de rivalité particulière sur les quelques enregistrements présentant cette variante, au contraire d'autres enregistrements avec des densités importantes de mâles proches les uns des autres et émettant des syllabes "lâches" normales.

Lorsque plusieurs mâles chantent à proximité les uns des autres, les syllabes classiques peuvent être précédées d'impacts isolés ou doublés (Fig. 18). D'après les observations de terrain réalisées sur cette espèce, ce type de variante acoustique semble clairement lié à un comportement de rivalité entre mâles.

Une autre variante (Fig. 19), rarement enregistrée sur le terrain, fait apparaître des microsyllabes très courtes et d'intensité plus faible, à la suite d'une syllabe "dense". Heller *et al.* (2021) mentionnent également ce type de comportement acoustique et précisent que son objectif pourrait être de rendre la localisation des femelles plus difficile pour des mâles rivaux.

La femelle émet régulièrement une stridulation de réponse au chant d'appel du mâle, qui peut assez facilement être entendue sur le terrain, notamment au moment du pic d'activité crépusculaire. D'après Roesti & Keist (2009) et Heller *et al.* (2021), c'est le mâle qui se rapproche de la femelle, guidé par cette stridulation de réponse. Roesti & Keist (2009) indiquent également que le mâle diminue l'intensité du chant d'appel au fur et à mesure qu'il se rapproche de la femelle. Les observations personnelles ne permettent pas de confirmer ces observations.

Chez *P. falcata*, le chant de type 1 (Fig. 22) est celui que l'on entend le plus souvent sur le terrain et semble correspondre au chant d'appel classique de l'espèce.

Le chant de type 2 (Fig. 23) est parfois considéré comme un chant de rivalité (Korsunovskaya 2008) mais les enregistrements présentés ici montrent qu'il est souvent émis en début de phase de chant, avant une série de syllabes de type 1 (Fig. 17). Ce constat semble difficilement compatible avec l'hypothèse d'un chant de rivalité et Heller *et al.* (2021) ont récemment montré que ce type de chant joue un rôle dans le déclenchement d'un chant de réponse des femelles. Ce chant de réponse n'a jamais été enregistré sur le terrain, que ce soit dans cette étude ou par d'autres auteurs (e.g. Roesti & Keist 2009) et il n'a été enregistré par Heller *et al.* (2021) que sur des femelles non fécondées, capturées au stade juvénile et élevées en captivité. Ces mêmes auteurs montrent que cette réponse de la femelle, rarement émise, n'aurait pas pour objectif d'orienter le mâle mais simplement de le stimuler à continuer à chanter pendant qu'elle se rapproche de lui.

Quant au chant de type 3 (Fig. 24), son rôle n'est pas très clair dans la bibliographie existante puisque Korsunovskaya (2008) le considère comme un chant de cour précédant l'accouplement, alors que Roesti & Keist (2009) le considèrent comme un chant de rivalité entre mâles. Les observations présentées ici vont clairement dans le sens d'un comportement de rivalité puisque la présence de plusieurs mâles proches les uns des autres semble systématique lorsque ce type de chant est utilisé. Ce chant de faible intensité est difficile à repérer sur le terrain, notamment lorsque d'autres espèces strident en même temps et les observations personnelles ont principalement été réalisées au crépuscule, en début d'activité de chant.

Chez *P. laticerca* n. sp., le rôle de chacun des types de chants du répertoire très complexe de l'espèce a pu être précisé grâce à des études comportementales menées sur des individus en captivité.

Le chant de type 1 (Fig. 7) est celui qui est émis le plus fréquemment et sur les durées les plus longues. Il semble donc correspondre au chant d'appel classique de l'espèce.

Le chant de type 2 (Fig. 8) est produit de manière ponctuelle, précédant le plus souvent des séries d'impacts de type 3 mais parfois également mêlé à des syllabes de type 1. Ce chant présente la particularité d'être formé d'une phrase dont la première syllabe est d'intensité nettement plus forte que les suivantes. Son rôle exact n'est pas encore clairement établi mais plusieurs hypothèses peuvent être formulées. La présence de syllabes de faible intensité après la syllabe principale pourrait jouer un rôle dans la communication à différentes distances, notamment en permettant à la femelle de mieux estimer la distance à laquelle se trouve le mâle (Heller, *com. pers.*). Mais ces phrases de type 2 présentent également des similitudes avec la variante contenant des microsyllabes du chant de *P. nana*, dont une explication pourrait être de rendre la localisation des femelles plus difficile pour des mâles rivaux (Heller *et al.* 2021).

Le chant de type 3 (Fig. 9) est le seul à déclencher une réponse de la femelle, qui intervient systématiquement à la fin d'une série d'impacts, au moment où le mâle réduit les intervalles entre les derniers impacts (Figs 11; 12H). Ce type de chant joue donc le rôle de "female tick elicitor" décrit

par Spooner (1995). Différents enregistrements montrent également plusieurs mâles proches les uns des autres émettant des séries d'impacts de type 3 sur des durées longues et avec des rythmes parfois plus irréguliers (Fig. 12G). Le chant de type 3 pourrait donc jouer également un rôle dans la compétition entre mâles.

Quant au chant haute fréquence (Fig. 13), émis de manière sporadique par *P. laticerca* n. sp, en présence d'une femelle réceptive, il présente des similitudes importantes avec un type de chant nommé "50-kHz-syllables" par Heller *et al.* (2021) qui le décrivent chez des individus africains de *P. sparsa*. Ces auteurs émettent l'hypothèse que ce chant nettement plus haut en fréquence puisse être produit par la deuxième rangée de petites dents de la râpe stridulatoire, caractéristique du genre *Phaneroptera* (Fig. 3D). Cette partie de la râpe stridulatoire présente des dents plus petites et beaucoup plus serrées que la partie principale, ce qui semble cohérent avec un nombre d'impacts par seconde dans ces syllabes haute fréquence presque 10 fois supérieur aux syllabes normales. Cette hypothèse est également confortée par des observations visuelles qui montrent que lorsqu'il émet ce type de syllabes, le mâle dispose ses élytres dans une position légèrement différente, un peu plus surélevées que pour les autres types de chant. Son rôle semble par contre encore bien mystérieux et Heller *et al.* (2021) rapprochent ce comportement de certains grillons (*Lebinthini* Robillard, 2004, *Eneopterinae* Saussure, 1874, *Gryllidae* Laicharting, 1781) qui produisent des sons sur des fréquences plus élevées, auxquels les femelles répondent par des vibrations (ter Hofstede *et al.* 2015). Les observations réalisées en captivité chez *P. laticerca* n. sp ne vont pas dans ce sens puisqu'aucune réaction particulière de la femelle n'a pu être observée lors de l'émission de ce type de chant.

Ainsi, même si les observations réalisées en captivité avec une femelle non fécondée ont permis d'éclaircir certains aspects du comportement acoustique de l'espèce, de nombreuses questions restent en suspens (rôle des chants de type 2 et des chants haute fréquence, rôle possible des chants de type 3 dans la rivalité entre mâles...) et mériteraient des études comportementales complémentaires.

La stratégie d'appariement chez cette espèce semble se décomposer en deux phases : une première phase durant laquelle la femelle se rapproche du mâle tout en lui répondant, et une deuxième phase durant laquelle le mâle termine le déplacement vers la femelle immobile, en sollicitant des réponses régulières pour la repérer plus facilement. Le basculement entre les deux phases semble s'opérer au moment où la femelle est assez proche du mâle pour qu'il perçoive son chant de réponse et modifie alors son comportement acoustique en utilisant préférentiellement le chant de type 3 jouant le rôle de "female tick elicitor".

Chez *P. cf. sparsa*, le rôle de chacun des types de chants du répertoire très complexe de l'espèce reste encore largement méconnu en l'absence d'études comportementales menées sur des individus en captivité.

Le chant de type 1 (Fig. 25) est celui qui est émis le plus fréquemment et sur les durées les plus longues. Il semble donc correspondre au chant d'appel classique de l'espèce.

Aucun élément comportemental ne permet pour l'instant de préciser le rôle des chants de type 2 (Fig. 26) et de type 3 (Fig. 27) mais les nombreuses similitudes entre le répertoire acoustique de *P. cf. sparsa* et celui de *P. laticerca* n. sp, laissent penser que les différents types de chants pourraient avoir des rôles similaires entre les deux espèces. Ainsi, même si chacun de ces trois types présente des divergences significatives entre espèces, leur structure globale et leur alternance reste très similaire. Cette ressemblance importante entre ces deux répertoires acoustiques très complexes plaide pour une possible parenté phylogénétique entre ces deux espèces, hypothèse qui serait à confirmer par des études génétiques complémentaires.

Comme mentionnée par Heller *et al.* (2021), les différentes espèces européennes du genre *Phaneroptera* présentent des chants d'appel assez proches les uns des autres mais des stratégies d'appariement nettement différentes. Ces stratégies de formation des couples ont été étudiées par Spooner (1995) chez les *Phaneropterinae* nord-américains et classées en quatre grands groupes. Le comportement de *P. nana* correspond à la stratégie 1 dans laquelle la femelle reste immobile en répondant systématiquement au chant d'appel du mâle qui se déplace pour trouver sa partenaire. Le comportement de *P. falcata* correspond à une cinquième stratégie énoncée par Heller *et al.* (2021), et dans laquelle seule la femelle se déplace vers le mâle qui reste immobile. Le comportement de *P. laticerca* n. sp (et peut-être également celui de *P. cf. sparsa*) correspond quant à lui à la stratégie 3 dans laquelle la femelle se déplace à distance en direction d'un chant d'appel d'intensité faible, puis stoppe son déplacement lorsque le mâle perçoit son chant de réponse et change son comportement acoustique. C'est le mâle qui est alors attiré par ce chant de réponse et finit de rejoindre la femelle immobile.

RÉPARTITION DES DIFFÉRENTES ESPÈCES DU GENRE *PHANEROPTERA* EN FRANCE, EN ESPAGNE ET DANS LE RESTE DE L'EUROPE OCCIDENTALE

Les données publiées ici montrent que *P. laticerca* n. sp. semble présenter une distribution assez large à travers la péninsule ibérique (au moins depuis la partie orientale des Pyrénées jusque sur les contreforts de la Sierra Nevada et le sud de la Cordillère cantabrique) et la France méridionale (au moins depuis les Pyrénées-Orientales jusqu'aux Bouches-du-Rhône). L'amplitude altitudinale des stations connues est également importante avec des données entre 36 m d'altitude à Portel-des-Corbières (FR-34) et 1470 m en Espagne dans la province de Huesca.

Deux individus mâles présentant des cerques épaissis caractéristiques de *P. laticerca* n. sp. ont également été identifiés par Bruno Massa dans ses collections personnelles en provenance de l'île de Pantelleria située en mer Méditerranée entre la Sicile et la Tunisie. Aucun autre individu ne présentant ces caractéristiques n'a pu être trouvé dans ses collections ailleurs en Italie ou en Afrique du Nord et il n'est pas exclu que ces individus de Pantelleria puissent résulter d'une introduction passive (Massa, com. pers.). Une analyse acoustique de ces individus permettrait de confirmer leur appartenance spécifique.

Compte tenu de ces éléments, il sera nécessaire de réviser l'ensemble des données se rapportant au genre *Phaneroptera* à l'échelle de la péninsule ibérique et de la France méditerranéenne, mais peut-être également à une échelle plus large, afin de préciser la répartition géographique de l'espèce ainsi que ses exigences écologiques et son statut de conservation.

Ragge (1956) mentionnait des individus de *P. nana sensu lato* (incluant *P. sparsa*) en provenance de la province à climat méditerranéen du Cap en Afrique du Sud, avec des cerques particulièrement épaissis, paraissant très semblables à ceux de *P. laticerca* n. sp (Ragge 1956: fig. 100a). Il considèrait que ces individus pourraient se rapporter soit à une polymorphie extrême, soit à une espèce jumelle. Seule une étude morphologique et acoustique de ces populations permettrait de résoudre ce problème.

Concernant la présence de *Phaneroptera* cf. *sparsa* en Espagne, les données publiées ici montrent que cette espèce est sans doute mieux répartie que l'on ne pense le long du littoral méditerranéen espagnol, au moins jusque dans la province de Tarragona au nord. Là encore, une attention particulière apportée à l'identification des *Phaneroptera* espagnols, facilitée par les critères morphologiques et acoustiques mis en évidence dans la présente étude, permettra sans doute de découvrir à l'avenir de nouvelles localités et d'affiner les connaissances sur cette espèce, comme sur les autres espèces du genre.

L'ensemble des données se rapportant au genre *Phaneroptera* dans la péninsule ibérique et la France méditerranéenne devant être révisé, il semble prématuré de produire des cartes de répartition précises des différentes espèces mais les données publiées ici permettent de formuler quelques hypothèses sur leur répartition possible et leurs exigences écologiques :

- *Phaneroptera falcata* est largement répartie en Europe occidentale, tout en évitant le climat méditerranéen. Dans la péninsule ibérique, elle semble donc limitée à la partie occidentale, dans les zones soumises à une influence climatique atlantique. En France, elle occupe une grande partie du pays, à l'exception de la zone méditerranéenne ;
- *Phaneroptera nana*, est également largement répartie en Europe occidentale, y compris en zone méditerranéenne où elle fréquente préférentiellement les habitats avec une certaine hygrométrie (bords de cours d'eau, lisières forestières...). Dans la péninsule ibérique, elle semble bien présente dans une grande partie du territoire, tout en évitant les zones de montagne et les secteurs littoraux les plus arides ;
- *Phaneroptera* cf. *sparsa* ne semble connu avec certitude en Europe que d'Espagne, contrairement à ce que laisse penser la carte publiée par Bazelet & Naskrecki (2014) qui est visiblement erronée. Ce taxon semble limité aux zones les plus arides proches du littoral méditerranéen, depuis le sud de l'Andalousie, au moins jusqu'à la province de Tarragona au nord ;
- *Phaneroptera laticerca* n. sp. semble assez largement répartie à l'échelle de la péninsule ibérique et paraît être la plus alticole des différentes espèces (tout en pouvant aussi être présente à basse altitude dans les Albères). En France, *P. laticerca* n. sp. est pour l'instant connue de

certaines versants thermophiles des Pyrénées-orientales, ainsi que de garrigues xérophiles plus ou moins fermées dans l'ensemble du Languedoc et jusque dans les Bouches-du-Rhône (Fig. 15). La forte xéricité des habitats (pentes rocheuses bien exposées) semble être une constante dans sa répartition, qui la distingue notamment de *P. nana*, espèce préférant des habitats plus mésophiles (voire franchement hygrophiles).

CONSIDÉRATIONS NOMENCLATURELLES

Le taxon *Phaneroptera nana* a été décrit du Portugal par Fieber sur la base d'un exemplaire original de la collection Charpentier. L'exemplaire type provient donc d'une zone géographique où la présence d'autres espèces proches (*P. cf. sparsa* et *P. laticerca* n. sp.) est tout à fait plausible. Cet exemplaire type est mentionné comme perdu par Ragge (1956) mais il est noté comme présent dans la collection du NHMW sur le site Orthoptera Species File (Cigliano *et al.* 2020). D'après Harald Bruckner (comm. pers., NHMW), aucun exemplaire type pouvant se rapporter à la description de Fieber n'a pu être trouvé, confirmant le constat de Ragge (1956). La série type de *P. quadripunctata* (Brunner von Wattenwyl, 1878), synonymisée avec *P. nana* par Ragge (1980) est par contre bien présente au NHMW et l'examen de photographies des cerques de plusieurs individus mâles en provenance d'Italie (Trieste, lectotype n° 4460 et Sardaigne, cotype n°2629), France (Montpellier, cotype n° 1591) et Espagne (Malaga, cotype n° 2594) a permis de confirmer qu'il s'agit bien de ce que l'on a l'habitude de nommer *P. nana*.

La description originale de *P. nana* par Fieber (1853) mentionne des cerques "longs, en forme de croissant, pointus". Ces qualificatifs ne sont pas assez précis pour certifier qu'il s'agit bien de ce que l'on nomme actuellement *P. nana*. Dans sa description originale de *P. quadripunctata*, Brunner von Wattenwyl (1878), mentionne que l'exemplaire de *P. nana* dessiné par Fieber est identique à certains de ses exemplaires en provenance de différentes régions africaines et du Brésil (où il aurait été introduit d'après ce même auteur). Brunner von Wattenwyl (1878) considère donc *P. nana* comme une espèce africaine dont la seule mention européenne est celle de Fieber (1853) et se caractérisant par des tegmina au repos dépassant le sommet des fémurs postérieurs (alors qu'ils ne les dépassent pas chez *P. quadripunctata*). Ces éléments, repris de manière similaire par Chopard (1951), permettent de déduire que ce qui était considéré comme *P. nana* jusqu'en 1956 correspond vraisemblablement à ce que nous nommons maintenant *P. cf. sparsa*.

À cette période, Ragge (1956) fait une révision du genre *Phaneroptera*, dans laquelle il considère *P. nana* et *P. quadripunctata* comme deux formes allopatriques d'une même espèce très variable et propose donc de synonymiser *P. quadripunctata* avec *P. nana* selon un critère d'antériorité. Il propose en outre d'attribuer à ces deux formes un statut sous-spécifique, avec la sous-espèce nominale présente au nord du Sahara et la sous-espèce *sparsa* au sud du Sahara. L'exemplaire type de *P. nana* étant considéré comme perdu, l'attribution du statut de sous-espèce nominale à la forme septentrionale a été justifiée sur des

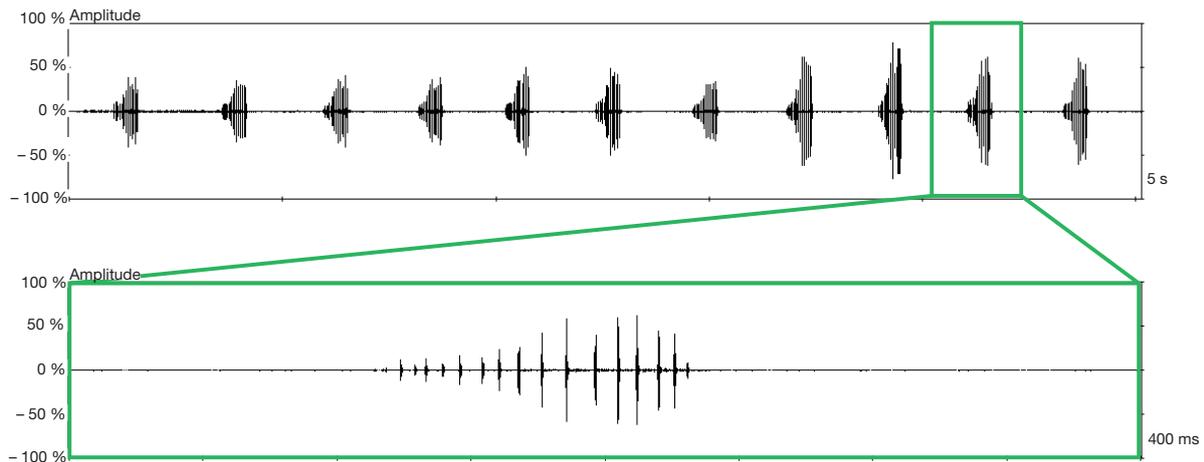


FIG. 36. — Oscillogrammes d'un mâle de *Phaneroptera sparsa* s.l. à différentes échelles temporelles; Ampitambe (Madagascar); 26.II.2019; chant nocturne 24° C; enreg. S. Hugel.

critères géographiques (le Portugal étant situé dans l'aire de répartition présumée à l'époque de la forme septentrionale). Par la suite, le même auteur se rend compte du chevauchement des aires de répartition des deux taxons dans le sud de l'Espagne, et propose de les considérer comme des espèces distinctes (Ragge 1980), ce qui est encore le cas aujourd'hui.

Il existe donc une situation confuse dans la nomenclature de ce groupe d'espèces et il n'est pas impossible que ce que Fieber ait décrit en 1853 corresponde en fait à ce que l'on nomme actuellement *P. cf. sparsa*. Avec un peu de recul et compte tenu des descriptions et critères donnés par Brunner von Wattenwyl (1878), il aurait peut-être été plus logique de conserver les taxons *P. quadripunctata* et *P. nana* pour ce que l'on nomme aujourd'hui respectivement *P. nana* et *P. cf. sparsa*. La présente description de *P. laticerca* n. sp. rajoute encore à cette confusion, puisque cette nouvelle espèce est potentiellement présente au Portugal et que la description de Fieber (1853) est insuffisamment détaillée pour pouvoir l'exclure. Il semble donc plus raisonnable de conserver les noms valides actuellement utilisés mais la désignation et la description d'un néotype de *P. nana* en provenance du Portugal pourrait permettre à l'avenir d'éclaircir cette situation confuse.

VARIABILITÉ GÉOGRAPHIQUE DES CARACTÉRISTIQUES ACOUSTIQUES DE *PHANEROPTERA SPARSA SENSU LATO*

Peu de références bibliographiques existent sur les caractéristiques acoustiques de *P. sparsa*, et les quelques références disponibles semblent montrer une importante hétérogénéité dans les stridulations à l'échelle de l'aire de répartition très vaste de cette espèce (Cigliano *et al.* 2020), qui couvre le littoral méditerranéen espagnol, une grande partie du Proche et Moyen Orient, l'ensemble du continent africain et de nombreuses îles et archipels périphériques (Madagascar, Comores, Canaries, Sao Tomé-et-Principe...). La seule référence qui présente des similitudes avec la présente étude est donnée par Naskrecki & Guta (2019) qui décrivent du Mozambique ce qui semble correspondre au chant de type 3 enregistré en

Espagne. Les autres références illustrent des stridulations qui semblent bien distinctes. Ainsi, Massa *et al.* (2010) décrivent des Emirats Arabes Unis des syllabes un peu plus longues (35 à 50 ms) et parfois groupées en phrases contenant jusqu'à 13 syllabes. Une autre séquence de *P. sparsa* s.l. en provenance de Madagascar (Fig. 36), aimablement envoyée par Sylvain Hugel, présente des syllabes avec de nombreux impacts (15 à 18), rappelant le chant de type 1 de *P. falcata*, mais avec des intervalles entre syllabes particulièrement courts (entre 300 et 400 ms). Heller (1988) illustre quant à lui des enregistrements en provenance de Turquie qui semblent assez similaires à ceux de Madagascar et qui ont récemment été rattachés à *Phaneroptera bivittata* Bey-Bienko, 1954 (Heller *et al.* 2021). Ces mêmes auteurs décrivent également un chant d'appel similaire en provenance de différentes localités africaines (Tanzanie et São Tomé & Príncipe), en soulignant toutefois des variations entre ces localités dans la durée des syllabes, le nombre d'impacts et les intervalles entre syllabes. Ces différentes données sur le répertoire acoustique de *P. sparsa sensu lato*, ainsi que la présence d'un type acoustique sur l'île de Tenerife nettement distinct de ce qui a pu être enregistré en Espagne continentale incitent à étudier plus amplement la variabilité acoustique de l'espèce sur l'ensemble de son aire de répartition et à se questionner sur le statut taxonomique de ces différentes populations. Il apparaît d'ores et déjà probable que les populations du littoral méditerranéen espagnol, très différentes acoustiquement de toutes les autres populations étudiées, appartiennent à un taxon distinct encore à décrire.

Remerciements

Ma gratitude s'adresse en premier lieu à David Llucà-Pomares pour les nombreux échanges sur l'identification morphologique et la taxonomie des *Phaneroptera* espagnols, pour le partage des mesures biométriques de ses exemplaires en collection ainsi que de certaines photographies illustrant cette publication. Un grand merci également à Sylvain Hugel pour ses

commentaires judicieux sur le manuscrit et pour son envoi d'une séquence de *P. sparsa* en provenance de Madagascar, à Yves Bas pour ses recherches de séquences pouvant se rapporter à *P. laticerca* n. sp., dans la banque de données acoustiques du programme Vigie-chiro du MNHN, à Bruno Massa pour sa relecture de l'article et pour avoir pris le temps de vérifier la présence d'individus pouvant se rapporter à *P. laticerca* n. sp dans ses collections, à Klaus-Gerhard Heller pour ses conseils sur l'étude du rôle des différents types de chants dans les interactions acoustiques entre individus, à Didier Morin pour m'avoir permis d'examiner son importante collection d'orthoptères, à Harald Bruckner pour ses recherches dans les collections du NHMW et à Bernard Duprez pour la réalisation de certains clichés de détail des caractères morphologiques. Merci aux autres relecteurs du manuscrit pour leurs conseils avisés qui ont permis d'améliorer la qualité de la publication : Michèle Lemonnier-Darcemont, Eric Sardet, Laure Desutter-Grandcolas, Michel Barataud et Jean-Michel Catil. Merci également à Mathieu Péliissié, David Sannier, Vincent Derreumeaux et Jérôme Brichard pour la transmission de données de *P. laticerca* n. sp documentées par des photos et permettant de compléter la carte de répartition connue de l'espèce.

RÉFÉRENCES

- BARATAUD J. 2018. — Identification acoustique des espèces françaises du genre *Rhacocleis* Fieber, 1853 (*Orthoptera*, *Tettigoniidae*). *Plume de Naturalistes* 2-2018: 23-40.
- BARATAUD M. 2020. — *Écologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, études de leurs habitats et comportements de chasse*. 4^e édition. Biotope, Mèze; Muséum national d'histoire naturelle, Paris (collection Inventaires et biodiversité), 360 p.
- BARATAUD J. 2021. — Identification acoustique des espèces françaises du genre *Rhacocleis* Fieber, 1853 (*Orthoptera*, *Tettigoniidae*) – Mise à jour 2021. *Plume de Naturalistes* 5-2021: 77-100.
- BAZELET C. & NASKRECKI P. 2014. — *Phaneroptera sparsa*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2014: e.T20643844A56180404. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-3.RLTS.T20643844A56180404.en>
- BELLMANN H. & LUQUET G. C. 2009. — *Guide des sauterelles, grillons et criquets d'Europe occidentale*. Ed. Delachaux & Niestlé, Paris, 384 p.
- BRUNNER VON WATTENWYL C. 1878. — *Monographie der Phaneropteriden*. Brockhaus, Wien, 401 p.
- BUZZETTI F. M. & BARRIENTOS-LOZANO L. 2011. — Bioacoustics of some Mexican Orthoptera (*Insecta: Orthoptera: Ensifera, Caelifera*). *Bioacoustics* 20: 193-213. <https://doi.org/10.1080/09524622.2011.9753643>
- CHOPARD L. 1951. — *Faune de France, 56: Orthoptéroïdes*. Office central de Faunistique, Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles, Lechevalier édit., Paris, 319 p.
- CIGLIANO M. M., BRAUN H., EADES D. C. & OTTE D. 2020. — *Orthoptera Species File*. Version 5.0/5.0. [consulté le 20.XI.2020]. <http://Orthoptera.SpeciesFile.org>
- DEFAUT B. & MORICHON D. 2015. — *Criquets de France (Orthoptera, Caelifera)*. Faune de France, 97. Paris, Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles : volume 1, fascicule a : 1-364; fascicule b : 365-374.
- DIVYA G. & SENTHILKUMAR N. 2020. — Contribution to the knowledge of the genus *Phaneroptera* (*Tettigoniidae* *Phaneropterinae*) with a new record from Tamilnadu, India. *Zootaxa* 4860 (3): 425-434. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4860.3.7>
- FIEBER F. X. 1853. — Synopsis der europäischen Orthoptera. *Lotos* 3: 168-176.
- GARGOMINY O., TERCERIE S., RÉGNIER C., DUPONT P., DASZKIEWICZ P., LÉOTARD G., ANTONETTI P., RAMAGE T., VANDEL E., PETITTEVILLE M., LEBLOND S., IDCZAK L., BOULLET V., DENYS G., DE MASSARY J.C., LÉVÉQUE A., JOURDAN H., ROME Q., DUSOULIER F., TOUROULT J., SAVOURÉ-SOUBELET A., BARBUT J., CANARD A., SIMIAN G., LE DIVELEC R., HAFFNER P., MEYER C., VAN ES J., PONCET R., DEMERGES D., MEHRAN B., HORELLOU A., MOULIN N., AH-PENG C., BERNARD J.-F., CAESAR M., COMOLET-TIRMAN J., COURTECUISSÉ R., DELFOSSE E., DEWYNTER M., HUGONNOT V., KONDRATYEVA A., LAVOCAT BERNARD E., LÉBOUVIER M., LEBRETON E., MALÉCOT V., MOREAU P.A., MULLER S., NOBLE-COURT T., PELLENS R., ROBERT GRADSTEIN S., RODRIGUES C., ROUHAN G. & VÉRON S. 2020. — *TAXREF v14.0, référentiel taxonomique pour la France*. UMS PatriNat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Archive de téléchargement contenant 8 fichiers. <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentielEspece/taxref/14.0/menu>
- HARZ K. 1969. — Die Orthopteren Europas I. *Series Entomologica* 5: 1-749.
- HELFFERT B. & SANGER K. 1990. — Fortpflanzungsbarrieren bei *Phaneroptera nana* Fieb. (1853) und *Phaneroptera sparsa* Stål (1857) (*Orthoptera: Tettigoniidae*). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 117 (2): 109-116.
- HELLER K.-G. 1988. — *Bioakustik der europäischen Laubheuschrecken*. Ökologie in Forschung und Anwendung, Bd. 1. Verlag J. Margraf, Weikersheim, 358 p.
- HELLER K.-G. 2019. — Provisional checklist of the *Tettigoniidae* (*Insecta: Orthoptera*) from Sao Tomé & Principe with taxonomic remarks, bioacoustical data and the description of new taxa. *Zootaxa* 4563 (1): 041-066. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4563.1.2>
- HELLER K.-G., HEMP C., INGRISCH S. & LIU C. 2015. — Acoustic communication in *Phaneropterinae* (*Tettigoniidae*) – a global review with some new data. *Journal of Orthoptera Research* 24 (1): 7-18. <https://doi.org/10.1665/034.024.0103>
- HELLER K.G., HELLER M., VOLLETH M., SAMIETZ J. & HEMP C. 2021. — Similar songs, but different mate localization strategies of the three species of *Phaneroptera* occurring in Western Europe (*Orthoptera: Phaneropteridae*). *European Journal of Entomology*. 118: 111-122. <https://doi.org/10.14411/eje.2021.012>
- KORSUNOVSKAYA O. 2008. — Acoustic signals in katydids. Communication I. *Entomological review* 88 (9): 1032-1050. <https://doi.org/10.1134/S0013873808090029>
- MASSA B., BUZZETTI F. M. & FONTANA P. 2010. — Order Orthoptera. *Arthropod fauna of the UAE* 3: 70-112.
- MASSA B., FONTANA P., BUZZETTI F. M., KLEUKERS R. & ODÉ B. 2012. — *Fauna d'Italia. Orthoptera*. Calderini Edizioni, 563 p.
- MORRIS G. K. & WALKER T. J. 1976. — Calling songs of *Orchelimum* meadow katydids (*Tettigoniidae*). I. Mechanism, terminology, and geographic distribution. *The Canadian Entomologist* 108: 785-800. <https://doi.org/10.4039/Ent108785-8>
- NASKRECKI P. & GUTA R. 2019. — Katydids (*Orthoptera: Tettigoniidae*) of Gorongosa National Park and Central Mozambique. *Zootaxa* 4682 (1): 1-119: 58-59. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4682.1.1>
- RAGGE D. R. 1956. — A revision of the genera *Phaneroptera* Serville and *Nephoptera* Uvarov (*Orthoptera: Tettigoniidae*), with conclusions of zoogeographical and evolutionary interest. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 127 (2): 205-283. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1956.tb00471.x>
- RAGGE D. R. 1960. — Further notes on the genus *Phaneroptera* Serville, with a revised key to the species (*Orthoptera: Tettigoniidae*). *Proceedings of the Zoological Society of London* 134: 38. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1960.tb05591.x>
- RAGGE D. R. 1980. — A review of the African *Phaneropterinae* with open tympana (*Orthoptera: Tettigoniidae*). *Bulletin British Museum Natural History (Entomology)* 40: 67-192.
- RAGGE D. R. & REYNOLDS W. J. 1998. — *The songs of the grasshop-*

- pers and crickets of Western Europe*. Harley Books & The Natural History Museum, London, 591 p.
- ROESTI C. & KEIST B. 2009. — *Die Stimmen der Heuschrecken*. Haupt., 114 p.
- SARDET E., ROESTI C. & BRAUD Y. 2015. — *Cahier d'identification des Orthoptères de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope, Mèze, 304 p.
- SPOONER J. D. 1995. — Pair-forming phonotaxis strategies of phaneropterine katydids (Tettigoniidae: Phaneropteridae). *Journal of Orthoptera Research* 4: 127-129. <https://doi.org/10.2307/3503467>
- STÅL C. 1857 [1856]. — Orthoptera cursoria och Locustina från Cafferlandet. *Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlinger* 13: 165-170.
- STUMPNER A., DANN A., SCHINK M., GUBERT S. & HUGEL S. 2013. — True katydids (Pseudophyllinae) from Guadeloupe: Acoustic signals and functional considerations of song production. *Journal of Insect Science* 13 (157): 1-16. <https://doi.org/10.1673/031.013.15701>
- TAUBER E. & PENER M. 2000. — Song recognition in female bush-crickets *Phaneroptera nana*. *The Journal of experimental biology* 203: 597-603.
- TER HOFSTEDE H.M., SCHÖNEICH S., ROBILLARD T. & HEDWIG B. 2015. — Evolution of a communication system by sensory exploitation of startle behavior. *Current Biology* 25: 3245-3252. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.10.064>

*Soumis le 5 janvier 2021 ;
accepté le 22 mars 2021 ;
publié le 10 novembre 2021.*

ANNEXES

ANNEXE 1. — Détail des données acoustiques analysées pour les espèces du genre *Phaneroptera* Audinet-Serville, 1831). Abréviations : **capt.**, individu en captivité.

Pays - Dpt /Province Commune		Date	Conditions d'enregistrement	Collecteur	Nb individu	Nb signaux analysés
<i>Phaneroptera laticerca</i> n. sp.						
FR-66	Le Perthus	19.IX.2018	nocturne 22° C	J. Barataud	1	61
FR-66	Le Perthus	14.VIII.2019	nocturne 22° C	J. Barataud	2	39
FR-66	L'Albère	15.VIII.2019	nocturne 18° C	J. Barataud	3	18
FR-66	Le Perthus	18.VIII.2019	nocturne 24° C (capt.)	J. Barataud	1	33
FR-66	Le Perthus	11.IX.2019	nocturne 18° C	J. Barataud	2	19
FR-66	L'Albère	11.IX.2019	nocturne 17° C	M. Barataud	3	21
FR-66	L'Albère	11.IX.2019	nocturne 17° C	J. Barataud	5	47
FR-66	Cerbère	12.IX.2019	nocturne 22° C	M. Barataud	2	44
FR-66	Cerbère	12.IX.2019	nocturne 22° C	J. Barataud	1	10
ES-AL	Abla	28.X.2019	nocturne 12° C	J. Barataud	2	50
FR-66	L'Albère	11.VIII.2020	nocturne 29° C (capt.)	J. Barataud	1	5
FR-66	L'Albère	19.VIII.2020	crépuscule 22° C (capt.)	J. Barataud	2	20
FR-66	L'Albère	03.IX.2020	nocturne 21° C (capt.)	J. Barataud	1	5
FR-66	L'Albère	03.IX.2020	nocturne 22° C (capt.)	J. Barataud	–	82
FR-66	Latour-de-Carol	18.X.2020	nocturne 6 à 7° C	J. Barataud	5	41
FR-66	Osséja	21.X.2020	nocturne 14° C	J. Barataud	1	9
FR-66	Latour-de-Carol	23.X.2020	nocturne 10° C	J. Barataud	1	5
FR-34	Minerve	09.VIII.2021	nocturne 20° C	J. Barataud	4	8
FR-34	Aigues-Vives	09.VIII.2021	nocturne 19° C	J. Barataud	1	5
FR-30	Conqueyrac	10.VIII.2021	nocturne 25° C	J. Barataud	1	5
FR-34	Minerve	21.IX.2021	nocturne 17° C (capt.)	J. Barataud	2	12
FR-34	Minerve	22.IX.2021	nocturne 19° C (capt.)	J. Barataud	–	35
FR-34	Minerve	23.IX.2021	nocturne 17° C (capt.)	J. Barataud	–	2
FR-34	Minerve	29.IX.2021	nocturne 19° C (capt.)	J. Barataud	–	13
FR-34	Minerve	01.X.2021	nocturne 18° C (capt.)	J. Barataud	–	10
FR-11	Gruissan	08.X.2021	nocturne 14° C	J. Barataud	1	4
Total					42	603
<i>Phaneroptera nana</i> (Fieber, 1853)						
FR-87	Isle	15.VIII.1998	nocturne	M. & J. Barataud	1	6
FR-17	Les Portes-en-Ré	15.VIII.1998	nocturne	M. & J. Barataud	1	6
FR-19	Segonzac	19.IX.2016	nocturne	J. Barataud	1	2
FR-19	Brive-la-Gaillarde	17.VIII.2017	diurne 28° C	J. Barataud	2	17
FR-19	Cosnac	17.VIII.2017	crépuscule 26° C	J. Barataud	2	10
FR-30	Collias	25.VIII.2017	nocturne 25° C	J. Barataud	1	4
FR-19	Brive-la-Gaillarde	05.IX.2017	nocturne 20° C	J. Barataud	4	35
FR-19	Cosnac	05.IX.2017	crépuscule 23° C	J. Barataud	2	9
FR-19	Brive-la-Gaillarde	05.IX.2017	nocturne 23° C	J. Barataud	2	23
FR-19	Lissac-sur-Couze	24.X.2017	nocturne 15° C	J. Barataud	3	18
FR-19	Servièrès-le-Château	13.IX.2018	crépuscule 21° C	J. Barataud	2	6
FR-19	Chanteix	04.XI.2018	nocturne 10° C	J. Barataud	1	2
FR-66	L'Albère	15.VIII.2019	nocturne 18° C	J. Barataud	1	3
FR-19	Chanteix	18.VIII.2019	crépuscule 24° C	J. Barataud	2	9
FR-06	Eze	29.VIII.2019	nocturne 22° C	J. Barataud	2	19
FR-19	Chanteix	31.VIII.2019	crépuscule 24° C	J. Barataud	1	7
FR-66	Le Perthus	11.IX.2019	nocturne 18° C	J. Barataud	2	10
FR-66	Cerbère	12.IX.2019	crépuscule 23° C (capt.)	J. Barataud	1	10
FR-66	Cerbère	12.IX.2019	nocturne 22° C	J. Barataud	1	5
FR-66	Laroque-des-Albères	12.IX.2019	nocturne 14° C	J. Barataud	1	4
FR-66	Cerbère	14.IX.2019	nocturne 21° C (capt.)	J. Barataud	2	20
FR-19	Chanteix	15.IX.2019	crépuscule 23° C	J. Barataud	3	46
FR-19	Chanteix	17.X.2019	nocturne 13° C	J. Barataud	1	10
FR-83	Le-Cannet-des-Maures	05.VII.2020	nocturne 18° C	J. Barataud	1	5
FR-66	L'Albère	08.VII.2020	nocturne 20° C	J. Barataud	2	8
FR-19	Chanteix	20.VII.2020	crépuscule 23° C	J. Barataud	1	6
FR-19	Chanteix	24.VII.2020	nocturne 21° C	J. Barataud	1	5
FR-83	Le-Cannet-des-Maures	07.VIII.2020	nocturne 28° C (capt.)	J. Barataud	–	10
FR-83	Le-Cannet-des-Maures	09.VIII.2020	nocturne 28° C (capt.)	J. Barataud	–	5
FR-19	Chanteix	19.VIII.2020	crépuscule 22° C	J. Barataud	3	10
FR-83	Le-Cannet-des-Maures	19.VIII.2020	nocturne 16° C (capt.)	J. Barataud	1	5
FR-2A	Serra-di-Ferro	29.VIII.2020	diurne 31° C	J. Barataud	1	4
FR-19	Chanteix	31.VIII.2020	nocturne 19° C	J. Barataud	1	5
FR-36	Saint-Michel-en-Brenne	08.IX.2020	nocturne 13° C	J. Barataud	2	9
FR-19	Chanteix	28.IX.2020	nocturne 9° C	J. Barataud	2	8
FR-19	Lagraulière	30.IX.2020	nocturne 10° C	J. Barataud	1	5

Pays - Dpt /Province Commune		Date	Conditions d'enregistrement	Collecteur	Nb individu	Nb signaux analysés
<i>Phaneroptera nana</i> (Fieber, 1853), suite						
FR-34	La-Grande-Motte	25.X.2020	nocturne 16° C	J. Barataud	4	12
ES-AS	Proaza	27.X.2020	nocturne 18° C	M.Barataud	3	5
FR-82	Campsas	01.XI.2020	nocturne 17° C	J. Barataud	3	6
FR-09	Mazères	01.XI.2020	nocturne 16° C	J. Barataud	1	5
FR-19	Chanteix	09.XI.2020	nocturne 15° C	J. Barataud	1	5
IT-TAA	Monte Terlago	05.VIII.2021	diurne 23° C (capt.)	J.Barataud	1	6
IT-TAA	Monte Terlago	05.VIII.2021	nocturne 17° C (capt.)	J.Barataud	–	3
FR-30	Conqueyrac	10.VIII.2021	nocturne 25° C	J. Barataud	1	2
FR-19	Chanteix	16.VIII.2021	nocturne 18° C	J. Barataud	1	3
FR-19	Chanteix	02.IX.2021	crépuscule 20° C	J. Barataud	3	7
FR-19	Chanteix	03.IX.2021	crépuscule 20° C	J. Barataud	4	4
FR-53	Renazé	16.IX.2021	nocturne 20° C	J. Barataud	2	7
FR-19	Chanteix	17.IX.2021	nocturne 16° C	J. Barataud	2	7
Total					81	438
<i>Phaneroptera cf. sparsa</i> (Stål, 1857)						
ES-TF	La Orotava	27/02/2019	nocturne 15° C	J. Barataud	9	52
ES-TF	La Orotava	02/03/2019	nocturne 14° C (capt.)	J. Barataud	–	49
ES-MU	Mula	21.X.2019	nocturne 12° C	J. Barataud	2	31
ES-AL	Cabo de Gata	24.X.2019	nocturne 15° C	J. Barataud	6	60
ES-AL	Cabo de Gata	26.X.2019	nocturne 16° C	J. Barataud	6	68
ES-T	Torredembarra	30.X.2019	nocturne 19° C	J. Barataud	5	39
ES-AL	Cabo de Gata	01.XI.2019	nocturne 15° C (capt.)	J. Barataud	–	26
ES-MU	Mula	01.XI.2019	nocturne 15° C (capt.)	J. Barataud	–	45
ES-T	Torredembarra	01.XI.2019	nocturne 15° C (capt.)	J. Barataud	1	17
ES-T	Torredembarra	10.XI.2019	nocturne 9° C (capt.)	J. Barataud	1	11
Total					30	398
<i>Phaneroptera falcata</i> (Poda, 1761)						
FR-87	Bussière-Galant	09.VIII.1998	nocturne	M. & J. Barataud	1	3
FR-87	Saint-Yrieix-la-Perche	21.IX.2015	nocturne	J. Barataud	1	1
FR-23	Montboucher	24.VIII.2017	nocturne	M. Barataud	2	13
FR-19	Brive-la-Gaillarde	05.IX.2017	nocturne 20° C	J. Barataud	4	5
FR-19	Lapleau	07.IX.2017	crépuscule 13° C	J. Barataud	5	39
FR-87	Blond	20.IX.2017	diurne 20° C	J. Barataud	1	11
FR-23	Thauron	25.VIII.2018	nocturne 13° C	J. Barataud	2	10
FR-19	Ayen	27.VIII.2018	nocturne 23° C	J. Barataud	3	28
FR-19	Saint-Robert	27.VIII.2018	nocturne 23° C	J. Barataud	3	6
FR-19	Saint-Cirgues-la-Loutre	13.IX.2018	nocturne 19° C	J. Barataud	2	31
FR-19	Chanteix	31.VII.2019	nocturne 19° C	J. Barataud	2	2
FR-87	Chateauponsac	06.VIII.2020	nocturne 20° C	J. Barataud	7	29
FR-87	Chateauponsac	11.VIII.2020	nocturne 29° C (capt.)	J. Barataud	2	13
FR-23	Champagnat	14.VIII.2020	nocturne 17° C	J. Barataud	1	10
FR-65	Nistos	20.VIII.2020	nocturne 24° C	J. Barataud	1	8
FR-19	Chanteix	31.VIII.2020	nocturne 19° C	J. Barataud	2	12
FR-36	Saint-Michel-en-Brenne	06.IX.2020	diurne 22° C	J. Barataud	1	8
FR-36	Saint-Michel-en-Brenne	08.IX.2020	nocturne 13° C	J. Barataud	2	11
ES-AS	Proaza	27.X.2020	nocturne 18° C	M. Barataud	1	4
FR-19	Chanteix	16.VII.2021	nocturne 18° C	J. Barataud	1	6
FR-19	Clergoux	31.VII.2021	crépusculaire 19 à 20° C	J. Barataud	5	5
FR-19	Clergoux	31.VII.2021	nocturne 16 à 17° C	J. Barataud	3	13
FR-19	Clergoux	01.IX.2021	diurne 24° C	J. Barataud	1	1
FR-36	Mézières-en-Brenne	07.IX.2021	nocturne 21° C	J. Barataud	3	17
FR-19	Sarroux	30.IX.2021	diurne 19° C	J. Barataud	1	5
Total					57	291
Total toutes espèces					210	1730

ANNEXE 2. — Mensurations et rapports morphométriques de *Phaneroptera laticerca* n. sp., *P. nana* (Fieber, 1853) et *P. cf. sparsa* (Stål, 1857).

Mâles, mensurations en mm, moyenne ± écart-type; [min-max]			
	<i>P. nana</i> (n = 29)	<i>P. laticerca</i> n. sp. (n = 20)	<i>P. cf. sparsa</i> (n = 9)
Longueur fémur postérieur	16,18 ± 0,85 [14,65-17,50]	16,17 ± 0,73 [14,85-17,30]	16,33 ± 1,11 [14,68-17,60]
Largeur fémur postérieur	1,89 ± 0,12 [1,68-2,15]	1,63 ± 0,12 [1,48-1,80]	1,53 ± 0,15 [1,27-1,69]
Longueur tegmen	19,84 ± 0,73 [18,45-21,30]	18,92 ± 0,92 [16,77-20,50]	18,05 ± 0,90 [16,84-19,09]
Largeur tegmen	3,87 ± 0,21 [3,54-4,30]	3,35 ± 0,18 [2,99-3,60]	2,95 ± 0,20 [2,50-3,22]
Hauteur pronotum	2,96 ± 0,17 [2,68-3,40]	2,81 ± 0,12 [2,63-3,01]	2,69 ± 0,16 [2,42-2,95]
Largeur pronotum	2,66 ± 0,14 [2,33-2,90]	2,61 ± 0,14 [2,34-2,80]	2,61 ± 0,15 [2,37-2,81]
Rapports morphométriques			
Rapport longueur / largeur fémur postérieur	8,72 ± 0,43 [7,93-9,41]	9,99 ± 0,52 [9,11-10,74]	10,86 ± 0,64 [10,05-11,71]
Rapport longueur / largeur tegmen	5,15 ± 0,20 [4,70-5,48]	5,67 ± 0,21 [5,36-5,97]	6,20 ± 0,32 [5,86-6,72]
Rapport longueur tegmen / Longueur fémur postérieur	1,23 ± 0,05 [1,16-1,34]	1,17 ± 0,03 [1,11-1,24]	1,11 ± 0,04 [1,05-1,15]
Rapport hauteur / largeur pronotum	1,12 ± 0,06 [1,03-1,21]	1,08 ± 0,05 [1,01-1,16]	1,04 ± 0,05 [1,00-1,13]
Femelles, mensurations en mm, moyenne ± écart-type; [min-max]			
	<i>P. nana</i> (n = 27)	<i>P. laticerca</i> n. sp. (n = 15)	<i>P. cf. sparsa</i> (n = 7)
Longueur fémur postérieur	17,29 ± 0,74 [16,00-18,33]	17,42 ± 0,88 [15,37-18,45]	19,41 ± 0,88 [18,00-20,28]
Largeur fémur postérieur	1,99 ± 0,12 [1,78-2,27]	1,77 ± 0,11 [1,57-1,94]	1,97 ± 0,13 [1,71-2,05]
Longueur tegmen	21,77 ± 0,92 [20,30-23,70]	21,21 ± 0,71 [19,15-22,30]	21,52 ± 0,98 [20,60-22,76]
Largeur tegmen	4,30 ± 0,26 [3,88-4,77]	3,78 ± 0,10 [3,51-3,96]	3,60 ± 0,32 [3,15-3,96]
Hauteur pronotum	3,11 ± 0,20 [2,77-3,43]	3,03 ± 0,15 [2,71-3,18]	3,04 ± 0,25 [2,87-3,32]
Largeur pronotum	2,69 ± 0,13 [2,43-2,89]	2,81 ± 0,17 [2,47-3,00]	2,96 ± 0,14 [2,83-3,11]
Rapports morphométriques			
Rapport longueur / largeur fémur postérieur	8,75 ± 0,42 [7,91-9,37]	9,92 ± 0,36 [9,51-10,72]	10,00 ± 0,58 [9,22-10,53]
Rapport longueur / largeur tegmen	5,09 ± 0,20 [4,68-5,37]	5,58 ± 0,18 [5,29-5,80]	6,12 ± 0,35 [5,75-6,54]
Rapport longueur tegmen / Longueur fémur postérieur	1,26 ± 0,04 [1,17-1,32]	1,22 ± 0,05 [1,14-1,28]	1,11 ± 0,03 [1,06-1,14]
Rapport hauteur / largeur pronotum	1,16 ± 0,06 [1,06-1,25]	1,09 ± 0,04 [1,03-1,15]	1,06 ± 0,02 [0,97-1,07]

ANNEXE 3. — Peuplements orthoptériques inventoriés sur les stations françaises des spécimens types de *P. laticerca* n. sp. Abréviations : x, moins de 5 spécimens; xx, entre 6 et 20 spécimens; xxx, plus de 20 spécimens. La nomenclature suit Gargominy *et al.* (2020).

Espèce	Le Perthus	L'Albère (66)	Cerbère	Latour-de-	Minerve et		
	(66) – col de Panissars	– Roc de la Vinya	(66) – Casa Cremada	Carol et Enveitg (66)	Osséja (66)	Aigues-Vives (34)	Conqueyrac (30)
<i>Phaneroptera laticerca</i> n. sp.	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx
<i>Phaneroptera nana</i> (Fieber, 1853)	xx	xx	x	–	–	–	x
<i>Tylopsis lilifolia</i> (Fabricius, 1793)	x	x	x	–	–	x	x
<i>Barbitistes fischeri</i> (Yersin, 1854)	xx	–	–	–	–	–	–
<i>Leptophyes punctatissima</i> (Bosc, 1792)	x	x	x	xx	x	xx	–
<i>Meconema meridionale</i> (Costa, 1860)	–	–	–	x	–	–	–
<i>Cyraspis scutata</i> (Charpentier, 1825)	x	–	–	–	–	–	–
<i>Ruspolia nitidula nitidula</i> (Scopoli, 1786)	–	–	–	–	–	–	x
<i>Tettigonia viridissima</i> (Linnaeus, 1758)	x	xx	–	x	x	xx	xx
<i>Decticus albifrons</i> (Fabricius, 1775)	x	–	x	–	–	xx	x
<i>Platycleis albopunctata albopunctata</i> (Goeze, 1778)	x	x	–	x	x	xx	xx
<i>Platycleis sabulosa</i> (Azam, 1901)	x	–	–	–	–	–	–
<i>Platycleis intermedia intermedia</i> (Audinet-Serville, 1838)	xx	x	xx	–	–	xxx	xx
<i>Platycleis affinis affinis</i> (Fieber, 1853)	x	–	–	–	–	–	x
<i>Tessellana tessellata tessellata</i> (Charpentier, 1825)	xx	x	–	–	–	x	x
<i>Sepiana sepium</i> (Yersin, 1854)	–	–	–	–	–	x	x
<i>Pholidoptera griseocaptera</i> (De Geer, 1773)	–	–	–	–	x	–	–
<i>Pholidoptera femorata</i> (Fieber, 1853)	–	–	–	–	–	x	x
<i>Yersinella raymondii</i> (Yersin, 1860)	xx	x	x	–	–	xx	x
<i>Thyreonotus corsicus corsicus</i> (Rambur, 1838)	x	x	–	–	–	xx	–
<i>Antaxius sorrezensis</i> (Marquet, 1877)	–	–	–	–	–	x	–
<i>Antaxius chopardi</i> (Morales, 1936)	xx	xx	–	x	xx	–	–
<i>Saga pedo</i> (Pallas, 1771)	–	–	–	–	–	x	–
<i>Ephippiger diurnus diurnus</i> (Dufour, 1841)	–	–	–	–	–	–	x
<i>Ephippiger diurnus cunii</i> (Bolivar, 1877)	–	–	–	x	–	x	–

Espèce	Le Perthus	L'Albère (66)	Cerbère	Latour-de-	Minerve et		
	(66) – col de Panissars	– Roc de la Vinya	(66) – Casa Cremada	Carol et Enveitg (66)	Osséja (66)	Aigues- Vives (34)	Conqueyrac (30)
<i>Uromenus rugosicollis</i> (Audinet-Serville, 1838)	xx	x	x	–	–	xx	–
<i>Sorapagus catalaunicus</i> (Bolivar, 1898)	–	–	–	xx	xx	–	–
<i>Gryllus bimaculatus</i> (De Geer, 1773)	xx	–	x	–	–	x	–
<i>Eumodicogryllus bordigalensis</i> (Latreille, 1804)	–	–	–	–	–	x	–
<i>Eugryllodes pipiens</i> (Dufour, 1820)	xxx	x	–	–	–	–	–
<i>Oecanthus pellucens pellucens</i> (Scopoli, 1763)	xxx	xx	x	x	x	xxx	xxx
<i>Oecanthus dulcisonans</i> (Gorochov, 1993)	–	–	xx	–	–	–	–
<i>Gryllomorpha dalmatina dalmatina</i> (Ocskay, 1832)	xx	–	–	–	–	–	–
<i>Petaloptila aliena</i> (Brunner von Wattenwyl, 1882)	–	–	–	–	x	–	–
<i>Nemobius sylvestris sylvestris</i> (Bosc, 1792)	xx	xx	–	x	x	xx	–
<i>Arachnocephalus vestitus</i> (Costa, 1855)	–	x	–	–	–	–	–
<i>Mogoplistes brunneus</i> (Audinet-Serville, 1838)	x	x	–	–	–	–	–
<i>Calliptamus italicus italicus</i> (Linnaeus, 1758)	x	–	–	–	–	–	–
<i>Calliptamus barbarus barbarus</i> (Costa, 1836)	xx	x	x	xx	x	–	–
<i>Anacridium aegyptium aegyptium</i> (Linnaeus, 1764)	–	–	x	–	–	–	–
<i>Pezotettix giornae</i> (Rossi, 1794)	xx	–	–	–	–	–	–
<i>Aiolopus strepens strepens</i> (Latreille, 1804)	x	–	–	x	x	–	–
<i>Oedipoda caeruleascens caeruleascens</i> (Linnaeus, 1758)	x	x	x	xx	x	x	–
<i>Oedipoda germanica germanica</i> (Latreille, 1804)	x	–	x	–	–	–	–
<i>Acrotylus fischeri</i> (Azam, 1901)	–	–	–	x	–	–	x
<i>Acrotylus insubricus insubricus</i> (Scopoli, 1786)	x	–	–	–	–	–	–
<i>Locusta cinerascens cinerascens</i> (Fabricius, 1781)	x	–	–	–	–	–	–
<i>Ramburiella hispanica</i> (Rambur, 1838)	–	–	x	–	–	–	–
<i>Euchorthippus elegantulus</i> (Zeuner, 1940)	xx	x	–	–	–	x	–
<i>Omocestus rufipes</i> (Zetterstedt, 1821)	x	–	–	x	x	–	–
<i>Omocestus petraeus</i> (Brisout, 1856)	–	–	–	x	x	–	–
<i>Omocestus raymondi raymondi</i> (Yersin, 1863)	–	x	x	xx	x	–	–
<i>Stenobothrus nigromaculatus nigromaculatus</i> (Herrich-Schaeffer, 1840)	–	–	–	x	x	–	–
<i>Chorthippus dorsatus dorsatus</i> (Zetterstedt, 1821)	–	–	–	x	x	–	–
<i>Gomphocerippus vagans vagans</i> (Eversmann, 1848)	x	xx	–	xx	x	–	–
<i>Gomphocerippus brunneus brunneus</i> (Thunberg, 1815)	x	–	x	–	–	–	–
<i>Gomphocerippus jacobsi</i> (Harz, 1975)	–	–	–	–	x	–	–
<i>Gomphocerippus mollis mollis</i> (Charpentier, 1825)	–	–	–	xxx	xxx	–	–
<i>Gomphocerippus biguttulus biguttulus</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	x	x	–	–
<i>Gomphocerippus armoricanus provincialis</i> (Defaut & Noguerals, 2019)	–	x	–	–	–	–	–

ANNEXE 4. — Détail des localités connues de *Phaneroptera laticerca* n. sp. Abréviations : voir Matériel et méthodes.

Pays - Dpt / Province	Commune	Localité	Latitude	Longitude	Altitude	Date	Observateur	Type de donnée
FR-66	Le Perthus	col de Panissars	42.45505N	2.857728E	326 m	19.IX.2018 14.VIII.2019 11.IX.2019	J. Barataud	Localité type 1 ♂, 1 ♀ MNHN 2 ♂, 1 ♀ coll. JB 5 ♂ enreg.
FR-66	L'Albère	El Roc de la Vinya	42.47801N	2.876635E	439 m	12.IX.2019	J. Barataud	15 ♂ enreg.
FR-66	Cerbère	Casa Cremada	42.44936N	3.148597E	225 m	12.IX.2019	J. Barataud	1 ♂ coll. JB 3 ♂ enreg.
ES-AL	Abla	El Encinar	37.08859N	-2.750552E	1324 m	28.X.2019	J. Barataud	2 ♂ enreg.
FR-66	Latour-de-Carol	El Solà	42.46569N	1.895116E	1295 m	18.X.2020	J. Barataud	1 ♂, 1 ♀ coll. DLP 1 ♂, 3 ♀ coll. JB 5 ♂ enreg.
FR-66	Enveitg	Tauja	42.46596N	1.899912E	1350 m	19.X.2020	J. Barataud	1 ♂, 1 ♀ MNHN
FR-66	Osseja	Les Closes	42.40795N	1.99723E	1320 m	21.X.2020	J. Barataud	1 ♂, 1 ♀ coll. DLP 1 ♂, 2 ♀ coll. JB 1 ♂ enreg.
FR-66	Latour-de-Carol	El Fenars	42.47301N	1.88158E	1330 m	23.X.2020	J. Barataud	2 ♀ coll. JB 1 ♂ enreg.
FR-34	Minerve	Les Lacs	43.36814N	2.716068E	422 m	9.VIII.2021	J. Barataud	1 ♂ coll. JB 3 ♂ enreg.
FR-34	Aigues-Vives	Les Saules	43.32691N	2.830009E	126 m	9.VIII.2021	J. Barataud	3 ♂ enreg.
FR-30	Conqueyrac	Pic d'Aguzan	43.92596N	3.898665E	197 m	10.VIII.2021	J. Barataud	1 ♀ coll. JB 2 ♂ enreg.
FR-11	Gruissan	Chapelle des Auzils	43.13863N	3.092984E	140 m	08.X.2021	J. Barataud	1 ♂ enreg.
FR-66	Jujols	Serra Mitjana	42.57938N	2.295434E	1096 m	15.IX.2021	V. Derreumeaux, D. Sannier <i>et al.</i>	1 ♂ en photo
ES-MU	Casas Nuevas	Mirador del Collado Mangueta	37.8693N	-1.56760E	1395 m	18.VIII.2021	M. Péliissié	1 ♂ en photo
FR-34	Gigean	Source de Saint- Félix	43.48573N	3.715986E	55 m	08.IX.2010	Y. Bas	1 ♂ enreg.
FR-11	Portel-des- Corbières	Pont de Lastours	43.04988N	2.900444E	36 m	24.IX.2012	Y. Bas	1 ♂ enreg.
FR-34	Grabels	Richauda	43.65089N	3.777591E	84 m	14.IX.2013	Y. Bas	1 ♂ enreg.
FR-34	Montbazin	Garrigue plane	43.52668N	3.661988E	108 m	23.VIII.2014	Y. Bas	1 ♂ enreg.
FR-34	Saint-Gély-du- Fesc	Puech de Fédédiou	43.67288N	3.808624E	113 m	28.IX.2014	Y. Bas	1 ♂ enreg.
FR-13	Marseille	Montagne de l'Etoile	-	-	240 m	28.VIII.1986	D. Morin	1 ♂ coll. DM
ES-MA	Miraflores de la Sierra	-	-	-	-	26.VIII.1990	D. Morin	1 ♂ coll. DM
FR-34	Castries	-	-	-	-	2.X.1993	D. Morin	1 ♂ coll. DM
ES-OU	Bande	-	-	-	910 m	25.VIII.2007	D. Morin	1 ♂ coll. DM
ES-CU	Valdecabras	Ciudad Encantada	-	-	-	2.VIII.2008	D. Morin	1 ♂ coll. DM
ES-BA	Colonge de Segarra	Els Plots	-	-	-	2.VIII.2008	D. Morin	1 ♂ coll. DM
ES-ZA	Codos	Puerto de Codos	-	-	1090 m	24.VIII.2008	D. Morin	1 ♂ coll. DM
ES-JA	Orcera	Campamento Rio Madera	38,26660N	-2,613167E	1290 m	11.IX.2011	D. Morin	1 ♂ coll. DM
ES-HU	Ena	Barranco de Ena	42,46483N	-0,678566E	1470 m	12.IX.2012	D. Morin	1 ♂ coll. DM