

Le Sonar des dauphins

Gustavo Alcuri

ALCTRA

Recherche et Développement

60, boulevard Henri Barbusse

93100 MONTREUIL SOUS BOIS

E-mail : gustavo.alcuri@alctra.fr

Résumé

Le comportement acoustique des dauphins est un sujet d'étude typiquement pluridisciplinaire, représentant l'intersection de différents domaines scientifiques et techniques. L'approche biologique fait intervenir l'aspect éthologique en association avec l'anatomie et la physiologie de ces mammifères, en parallèle, l'acoustique physique est bien représentée en compagnie du traitement du signal et des techniques propres à l'acquisition des signaux en milieu aquatique. Ce secteur de la bioacoustique passionne autant les spécialistes que les profanes, toujours particulièrement attirés par ces créatures singulières et spécialement «acoustiques». Notre présent résumé se limite à une considération conceptuelle du sujet, comprenant plusieurs citations des travaux réalisés en France, avec l'objectif sous-jacent d'encourager des nouvelles vocations dans ce fertile domaine frontière entre la biologie et la physique.

Abstract

The acoustic behavior of dolphins is a typically multidisciplinary scientific subject, representing the intersection of different fields of science and technology. The biological approach involves the ethological aspect associated with the anatomy and physiology of these mammals. In parallel, physical acoustics is well represented, together with signal processing techniques, and specific methods used in aquatic signal acquisition. This paper is a brief summary of general knowledge of sonar system in dolphins.

Quelques rappels historiques... et zoologiques

Sonar est un acronyme de **SOund Navigation And Ranging** pour regrouper un ensemble de techniques et d'instruments destinés à la détection et la localisation des objets sous l'eau, utilisant les propriétés particulières de la propagation du son dans un milieu liquide. Les travaux pionniers de Paul Langevin et de Constantin Chilowski (à l'époque de la Première Guerre Mondiale) sont à la base de tous les dispositifs utilisés aujourd'hui par les marines militaires, la pêche, la navigation, ou encore la cartographie, sachant que sous l'eau, avec peu de visibilité et dans des conditions inappropriées pour la propagation électromagnétique, l'acoustique est reine.

Précisément, comme la communication acoustique constitue «l'outil» le plus pertinent pour la communication sous l'eau, l'évolution s'est occupée de doter les mammifères marins de systèmes acoustiques les plus développés, afin de transmettre efficacement des informations...ou de s'auto-informer à propos du milieu environnant et des possibilités de subsistance.

D'un point de vue biologique, le concept de sonar est appliqué à des systèmes d'écholocation fonctionnant en milieu aquatique et aérien. L'abbé Italien Lazzaro Spallanzani en 1764 a réalisé les premières expériences prouvant l'exis-

tence d'un système capable d'orienter le vol de chauves-souris aveuglées, incapables de se déplacer convenablement lorsqu'on les rendait sourdes. Nous savons aujourd'hui que des nombreux groupes zoologiques bénéficient de ces capacités d'écholocation pour mieux se déplacer, se nourrir et se protéger :

- Des oiseaux ;
- Des chiroptères ou chauves-souris ;
- Des pinnipèdes comme les lions de mer ;
- Des rongeurs ;

Mais, revenons à nos dauphins, sous forme de quelques idées clefs, nécessaires à la bonne compréhension du sujet central.

- Ils appartiennent à l'ordre des cétacés, mammifères marins (ou plus généralement aquatiques), donc des animaux à sang chaud, respirant avec des poumons et allaitant leurs petits ...comme vous et moi. L'adaptation évolutive au milieu aquatique présente des points d'excellence remarquables, au niveau du système respiratoire, du système circulatoire, de la forme hydrodynamique, la structure de la peau et mille manifestations du long chemin historique de ces mammifères, terrestres à l'origine, quelque 200 millions d'années avant nous. Cet ordre, grande division zoologique qui comprend une centaine d'espèces, est divisé en deux sous-ordres : les odontocètes - cétacés à dents - et les mysticètes - cétacés à fanons.

- **Les odontocètes**, (figure 1) définis par la présence de dents (de 2 à 260 selon l'espèce) sont tous carnivores et ils sont représentés par plusieurs «familles» selon une classification biologique présentant des structures différentes en fonction des appréciations des spécialistes de la systématique. Nous adopterons une approche traditionnelle pour rappeler que les Delphinidés (**Delphinidae**) sont le groupe emblématique avec des représentants «vedettes» comme le *Tursiops truncatus* (star de la télévision et des films), le *Delphinus delphis* (ou dauphin commun), l'Orque ou le Marsouin. Les **Platanistidae** sont des dauphins d'eau douce, présents dans le Rio de la Plata, l'Amazone, le Gange et dans les fleuves de la Chine, ce dernier étant maintenant probablement disparu. Les **Monodontidae** sont représentés par le Beluga et le Narval, identifiable par la longue dent des mâles. Les **Ziphiidae**, moins connus reçoivent les énormes Bernardius, les Mesoplodon ou les Hyperoodon. Enfin, les **Physeteridae** intègrent les gigantesques cachalots, identifiables en mer par leur souffle unique et oblique. Observons que ces énormes créatures, pouvant atteindre une longueur de 20 mètres, dont un tiers pour la tête, et un poids de 50 tonnes, forment le même groupe que le sympathique *Tursiops* ou le petit marsouin d'un mètre de longueur.

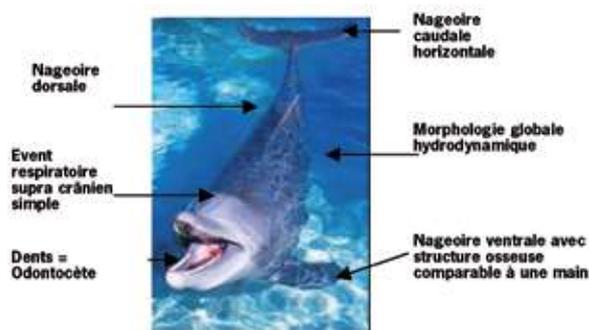


Fig. 1 : Ce dauphin montre une carte d'identité assez complète de son groupe zoologique

- **Les mysticètes**, (figure 2) ont des fanons fixés à la mâchoire supérieure, caractéristique de base les différenciant des cétacés à dents. Sont les « vrais » baleines. Le sonar, chez ces mammifères marins n'est aujourd'hui qu'une probabilité nécessitant des confirmations expérimentales difficiles à obtenir.



Fig. 2 : Cette baleine montre la caractéristique fondamentale dans la définition de son groupe : Absence de dents et présence de fanons fixés sur la mâchoire supérieure utilisés pour la filtration de grandes masses d'eau contenant des petits organismes planctoniques qui constituent sa nourriture

Il est opportun d'avertir le lecteur à propos de certaines dénominations courantes dans les communications de divulgation ou journalistiques qui correspondent en général à des traductions directes de termes anglais. C'est ainsi que des fiers représentants des odontocètes sont appelés «baleines» par adoption trop rapide de termes anglais, comme «killer whale» (baleine tueuse) correspondant à l'orque, pensionnaire de nombreux aquariums, «pilot whale» nommant le globicéphale, victime d'échouages très médiatisés, et membres les deux, de la famille des delphinidés. Sans parler du cachalot («Moby Dick»), de dimensions et silhouette de baleine (Sperm whale), pouvant nous montrer des dents de 25 cm comme carte d'identité de son groupe zoologique, les odontocètes.

L'expérimentation acoustique

Les études réalisées par les bioacousticiens ont une base de physique expérimentale robuste, mais elles sont appliquées à des sujets vivants qui présentent toutes les caractéristiques propres au matériel biologique en termes de variabilité individuelle, incidence de multiples agents externes, complexité des phénomènes éthologiques (comportementaux) étroitement liés à des facteurs physiologiques et environnementaux. Des études qui seront citées dans ce résumé ont été accomplies en bassin fermé sur des sujets en captivité. La facilité du travail expérimental est dans ce cas associée à des situations non naturelles, les conclusions des études doivent donc tenir compte de cette condition évidemment porteuse d'une incidence difficile à évaluer. En revanche, le travail en milieu naturel présente toutes les difficultés inhérentes à la maîtrise des acquisitions acoustiques sur le plan de la fidélité de l'information recueillie après sa propagation dans un milieu complexe, sans parler de l'établissement des relations de dépendance entre les signaux obtenus et les sources mobiles correspondantes. La modification du milieu et du comportement des sujets provoquée par la présence de l'observateur est un autre facteur d'importance dans l'établissement des déductions fonctionnelles et comportementales. Les expérimentateurs choisissent donc des moyens de travail les plus discrets possibles, par exemple des petits bateaux, avec toutes les conséquences et contraintes imaginables du point de vue des caractéristiques techniques et de l'encombrement des dispositifs d'observation et d'acquisition de l'information pertinente. Aussi, il est important de signaler que l'approche physique des problèmes bioacoustiques peut parfois «faire oublier» que l'acteur principal des expériences et le sujet du travail scientifique est un être vivant particulièrement intelligent qui possède ses propres centres d'intérêt et ces propres contraintes biologiques. Lors des expérimentations concernant la détermination des performances des systèmes sonar dans des dauphins en captivité, des objets de taille et de forme différentes sont présentés à des animaux préalablement «aveuglés» à l'aide de ventouses en caoutchouc (figure 3).

Dans cette orientation d'étude, nous avons entraîné un dauphin, avec Albin Dziedzic (chercheur au Laboratoire de Physiologie Acoustique), à rapporter des objets préalablement signalés à l'animal. Lui devait différencier cet objet par rapport à un deuxième de forme progressivement convergente avec la cible choisie.



Fig. 3 a et b : Le dresseur installe la ventouse qui rend le dauphin provisoirement aveugle, sachant que l'animal peut, avec une simple action musculaire, se défaire de ce cache en caoutchouc. Le dauphin approche sa cible et choisit la forme circulaire par rapport à une forme différente présentée simultanément dans un support adéquat.

Dans ces conditions, des trajectoires de nage et des mouvements de la tête ont été rapprochés de différentes descriptions publiées précédemment en relation avec les caractéristiques du système sonar. Mais, l'observation éthologique réalisée simultanément aux acquisitions acoustiques a permis de comprendre un fait somme toute assez élémentaire. En effet, dans l'objectif de caractériser les propriétés sonar, l'expérimentateur humain essaye de décrire objectivement des conditions de détection et d'identification; cependant la tâche proposée au dauphin n'est pas «d'identifier un objet» mais de «rapporter un objet». L'animal doit ainsi combiner une multitude de fonctions qui convergent pour bien répondre à la sollicitation humaine. Il doit nager dans un volume d'eau assez réduit, se rapprocher des modules mécaniques supportant les cibles et les hydrophones (capteurs des signaux émis), ensuite il doit identifier la cible, prendre l'objet, éviter les différents obstacles (supports et parois du bassin) retourner vers le dresseur et lui présenter le résultat de son travail. Les attitudes, la forme de déplacement et les postures adoptées par l'animal sont donc la résultante d'une opération complexe et multidirectionnelle, ou l'organisation de son système sonar pour la différenciation de l'objet n'est qu'un aspect de SON problème. Remarquons donc par cet exemple que les relations biologie/physique dans nos problèmes de bioacoustique sont toujours bien plus complexes sur le plan de la compréhension des mécanismes vivants que la «simple» approche bionique du problème.

Les signaux sonar

Les odontocètes, et en particulier le groupe des Delphinidés, montrent, parmi les animaux aquatiques, les systèmes sonar les plus développés. Les propriétés adaptatives qui caractérisent les systèmes et les structures biologiques confèrent à cette méthode d'auto information des capacités pouvant correspondre à une optimisation théorique des résultats en fonction de la situation relationnelle entre l'individu et l'environnement : situation de veille ou de poursuite, vitesse de déplacement de la cible et du prédateur, caractéristiques de rétrodiffusion de la cible ou des obstacles, intégration perceptive avec d'autres sources d'information, notamment vision et optimisation énergétique de la fonction.

Les dauphins émettent des signaux sonar de type impulsionnel (clics) présentant des caractéristiques temporelles et fréquentielles réglables, tout autant que la cadence de

répétition de ces signaux. Un mécanisme de réception et de traitement adapté des échos obtenus permet l'obtention d'une image acoustique de l'environnement remplaçant ou complémentaire de l'image visuelle qui reçoit le dauphin, que nous pouvons rapprocher de notre propre perception du milieu aquatique. Rappelant que les dauphins communiquent entre eux par l'intermédiaire de signaux acoustiques apparentés à des sifflements, en parallèle à la fonction sonar, le processus d'écholocation peut être schématisé selon les éléments simplifiés de la figure 4.

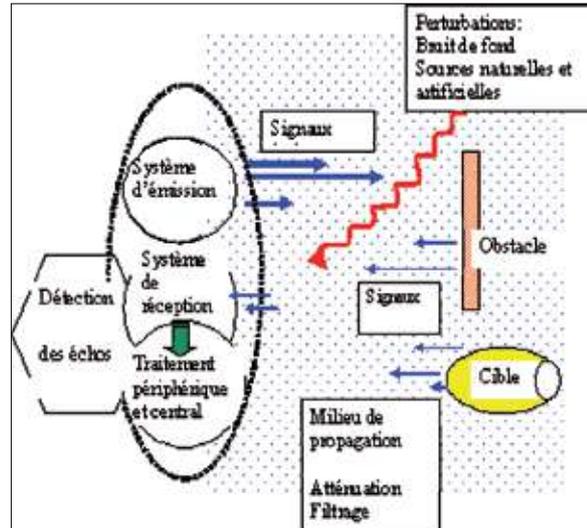


Fig. 4 : Représentation schématique du processus d'écholocation. Les signaux émis sont modifiés par les obstacles et les cibles et rejoignent le système de réception incorporant des transformations dérivées de la nature du milieu de propagation et des perturbations dues à la réverbération, et à la présence de sources diverses

Pour définir succinctement un signal sonar typique de dauphin il suffit de rappeler les points clés des compilations réalisées par Evans et Au [1]. L'exemple de *Tursiops truncatus* est assez représentatif. Les signaux, définis morphologiquement par des clics, montrent l'aspect et les distributions spectrales de la figure 5. Dans le premier exemple le secteur fréquentiel d'énergie maximum est situé autour de 52 kHz, bien au delà des capacités humaines de perception. Dans le deuxième exemple les secteurs d'énergie maximum se situent au delà de 100 kHz.

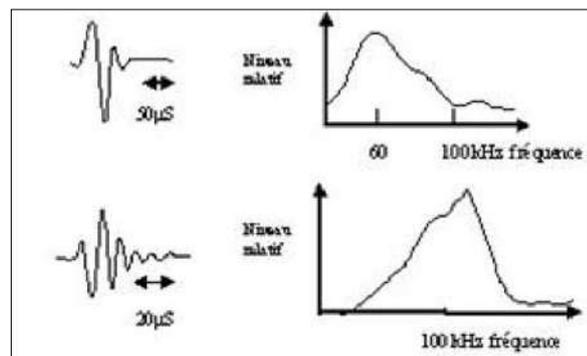


Fig. 5 : Exemples de signaux sonar en représentation temporelle et spectrale, selon données de Evans et Au

Nous avons déjà signalé que le système sonar biologique était doté d'une souplesse adaptative remarquable, visible dans les transformations morphologiques, fréquentielles et en terme de cadence (répétition temporelle) des émissions qui suivent les besoins vitaux de l'individu et les caractéristiques et contraintes de l'environnement. Withlow Au signale ainsi dans des conditions d'enregistrement en mer des secteurs d'énergie maximum dans des plages de 120 et 140 kHz avec des niveaux de l'ordre de 220 dB re 1 μ Pa. Ces deux glissements fréquentiels et en niveau (+50 dB) par rapport à des exemples d'enregistrement en bassin, peuvent être attribués à la présence d'un niveau élevé de bruit de fond dans l'environnement naturel associé à l'absence de réverbération, qui autorise des niveaux d'émission importants (favorables à la détection), sans l'action perturbatrice d'un espace confiné.

Lors des expériences d'identification de formes citées plus haut, les signaux sonar ont été enregistrés dans les différentes phases d'approche et d'accomplissement de la tâche demandée au dauphin (rapporter l'objet en question) à l'aide d'une base d'hydrophones installée derrière les cibles. L'étude de ces signaux permet la visualisation d'une transformation adaptative des signaux suivant la situation dauphin/cible/environnement. Un Tursiops, sujet d'une de nos expérimentations en bassin (Dziedzic & Alcuri) [2] a été ainsi capable d'adapter les caractéristiques des émissions sonar aux situations éco-éthologiques du moment, fonction de son intérêt, des caractéristiques du milieu, du type de cible et de l'environnement acoustique. Les représentations temporelles et la densité spectrale des signaux sonar dans les deux phases d'approche discriminatoire, par exemple entre une forme pentagonale et annulaire, montrent que les signaux émis à une distance animal – cible < 4 m et à une distance animal – cible > 4 m évoluent morphologiquement et en termes de définition spectrale durant le processus de reconnaissance acoustique des formes. Globalement, le traitement du signal met en évidence deux phases dans l'émission sonar. Dans la première, les signaux sont de large bande, dans la seconde, les caractéristiques spectrales se modifient en fonction de la forme des objets examinés.

La masse d'information disponible sur les signaux enregistrés dans des circonstances différentes autorise la formulation d'approches théoriques qui trouvent des fondements solides dans les connaissances sur les propriétés des signaux acoustiques dans un contexte de discrimination de cibles et de navigation. Particulièrement Kamminga et Beisma ont tenté une expression mathématique basée sur une fonction de Gabor capable d'approcher un signal d'écholocation type des dauphins, aboutissant à la construction d'un signal synthétique très proche des constatations pratiques réalisées sur le «terrain».

Sans inclure une discussion approfondie de cette approche conceptuelle, cette approximation théorique est évoquée pour illustrer une orientation de modélisation de la fonction sonar biologique qui a donné des résultats intéressants tant au niveau de la compréhension des signaux résultants que de l'anatomophysiologie de l'émission et de la réception.

Les signaux sonar sont émis par salves. Le dauphin, bénéficiant des acquis d'une longue évolution et des capacités comportementales exceptionnelles dans le règne animal,

module l'espacement entre clics d'écholocation en fonction de la situation environnementale, de la distance à la cible, du type de cible et même de sa propre estimation prévisionnelle de l'évolution de ces paramètres. En effet, l'optimisation des résultats de détection, d'identification et de classification est superposée aux caractéristiques propres au type de traitement effectué par son système sensoriel fonctionnant en mode impulsif. Dans ces conditions, l'espacement temporel entre clics émis par l'animal doit être réglé en fonction de l'arrivée de l'écho porteur de l'information. Cet instant d'arrivée de l'écho aux organes de réception du dauphin émetteur est lié au temps de parcours allée/retour du signal, donc de la distance émetteur/cible ; sachant que l'un et l'autre sont mobiles. La complexité du processus est mise en évidence, aussi, par la considération de facteurs biologiques, comme l'intérêt variable que le dauphin peut attribuer à l'information reçue des objets qui font partie de son environnement : proies, prédateurs, obstacles, congénères, qui sont porteurs d'une valeur dépendante des circonstances et de la situation psychophysiologique de l'individu animal.

Ces signaux sont capables d'apporter aux organes d'analyse du dauphin des informations d'une qualité exceptionnelle. Des expériences classiques réalisées sur différentes espèces de delphinidés (temporairement aveuglés) nous donnent des exemples faciles à retenir pour apprécier les performances des systèmes d'écholocation dans l'eau, les données ont été obtenues dans des conditions statistiquement significatives :

- Détection d'un fil métallique de 0,2 mm de diamètre.
- Différenciation de deux pièces métalliques de forme identique avec des épaisseurs de 2,2 mm et 2,7 mm respectivement.
- Différenciation de deux disques métalliques de dimensions identiques mais de nature différente.
- Reconnaissance d'une espèce de poisson (préférée à une autre) à partir d'un morceau de l'animal proie.

Toutes ces étonnantes performances nous conduisent à réfléchir à propos des dauphins pris dans des filets de pêcheurs, dans des cas d'apparent dysfonctionnement de système d'écholocation. Lors d'une mission d'étude du dauphin de la Plata, habitant dans un estuaire communicant avec l'Océan Atlantique, nous avons constaté une mortalité importante (des dizaines d'individus dans un mois d'intervalle) de *Pontoporia blainvilliei* pris dans les filets des pêcheurs locaux. Lors des explorations en mer, peu de signaux ont été recueillis provenant de dauphins... presque muets. En revanche, une grande activité acoustique a été observée provenant d'une espèce de poisson en pleine activité nuptiale. Le grand nombre de dauphins morts nous a permis d'effectuer des prélèvements de contenu stomacal significatifs, pour trouver presque exclusivement des restes du même poisson responsable d'une activité acoustique importante. Avec ces données, abondantes, nous déduisons que les dauphins ont chassé, dans cette période, seulement en configuration de sonar passif, désactivant la fonction émission dans un probable souci d'optimisation énergétique.....qui a coûté la vie à un grand nombre d'individus. Dans notre cas, les premiers signaux sonar de *Pontoporia* enregistrés peuvent servir à nourrir une réflexion approfondie sur le coût énergétique de la fonction sonar, utilisé donc de la meilleure manière possible, exclusivement quand le dauphin l'estime nécessaire.

L'exemple de ce dauphin économe en signaux trouve son opposé dans une espèce de l'Amazonie (*Sotalia*), la disponibilité d'innombrables signaux d'écholocation et de communication intraspécifique nous a conduit à établir une hypothèse sur le fonctionnement des sources internes (l'exemple sera développé plus bas), mais aussi nous pensons que leur abondance serait en rapport avec un milieu encombré et à forte turbidité entourant un dauphin disposant de très peu d'information visuelle.

L'aspect anatomophysiologique

Le mécanisme de phonation des dauphins a donné lieu à diverses recherches et hypothèses sur le rôle des bouchons nasaux (que nous regarderons plus en détail), et celui du larynx, dans la production de clics sonar et (ou) des sifflements ; l'observation des deux types d'émission de manière concomitante, pourrait impliquer des sources organiques différentes. La première hypothèse situe l'origine des émissions au niveau des voies respiratoires supracraniennes, par contre, Purves ainsi que Morris ont postulé que ces signaux sont émis au niveau de l'épiglotte, par le claquement du muscle palatopharyngéal de chaque conduit nasal, et transmis sous la forme d'un choc aux structures osseuses du rostre qui constituent le palatin. Ce serait donc (dans le cadre de cette hypothèse pharyngéale) cet os qui assure en premier la propagation des signaux acoustiques dans la région frontale du crâne. Ce raisonnement conduit à envisager que les os du rostre (prémaxillaire et maxillaire) focalisent les ondes longitudinales dans l'axe antéropostérieur de celui-ci.

Les voies respiratoires supérieures des dauphins présentent une structure complexe de cavités, bouchons, conduits et muscles associés qui suggèrent des capacités fonctionnelles spéciales. Il est possible d'observer par l'analyse anatomique et grâce à des moyens avancés d'imagerie, que les bouchons nasaux actionnant sur commande de muscles présents dans la zone rostrale, commandent des flux aériens provenant des poumons et circulant selon un

système de régulation assez sophistiqué dans un ensemble de sacs et passages contrôlés.

La plupart des auteurs situent donc l'origine des signaux sonar dans ce système aéraulique commandé par une forte intervention musculaire obéissant aux ordres d'un mécanisme nerveux avancé. Mais, ce système de phonation est chargé de produire des signaux destinés à une propagation et à «un travail» en milieu liquide, des structures spécialisées doivent donc participer à la nécessaire adaptation entre les origines aériennes des signaux et le milieu externe. C'est ainsi que différentes hypothèses ont été établies au sujet de la participation notamment de la mâchoire supérieure (focalisation par réflexion) et du melon, structure adipeuse pouvant travailler comme un mécanisme de focalisation et d'adaptation au milieu liquide. En résumé, un système régulé composé de sources associées à des relaxations et contractions musculaires, suivies d'un réseau de résonateurs, de filtres et de projecteurs acoustiques configure un modèle conceptuel apte à expliquer les caractéristiques des signaux qui sont observés lors de leur propagation en milieu aquatique. Un schéma simplifié des structures anatomiques d'un delphinidé type, réalisé sur la base d'expériences et des observations rigoureuses, nous servira à mieux comprendre les idées les plus pertinentes pour discuter le fonctionnement du sonar biologique bien adapté à l'environnement aquatique (figure 6).

Dans la figure 6, nous avons représenté les deux zones étudiées comme source des émissions ainsi que la voie de réception, mandibulaire, des signaux aboutissant aux organes auditifs internes et à un traitement pointu de l'information acoustique.

Bien que la source située dans une position supracranienne soit sûrement la seule impliquée dans le processus de phonation, l'idée de l'origine pharyngéale entraîne la conception d'un rôle de focalisation – guide d'onde par l'ensemble maxillaire/prémaxillaire et même une possibilité de compression du signal, élargissant la bande spectrale utile.

Le contenu physique et bionique de cette idée nous a conduit (avec Guy Cherbit) [3] à étudier les conditions de transmission des signaux à travers les structures osseuses.

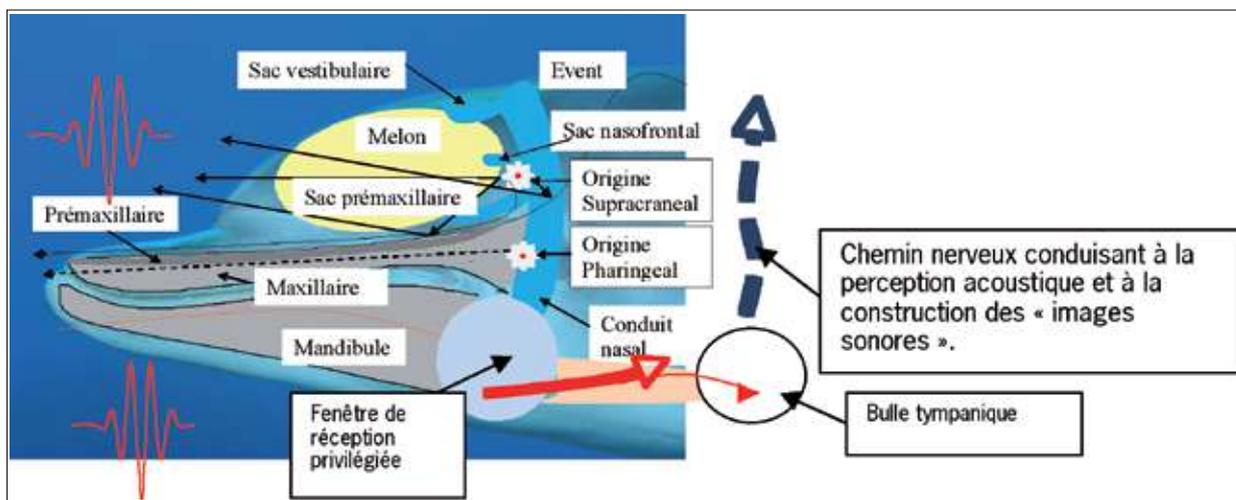


Fig. 6 : Représentation schématique des sources d'émission sonar (hypothèse 1 : supracranéale ; hypothèse 2 : pharyngéale), des structures associées avec la fonction de phonation et les voies de réception (maxillaire) des signaux acoustiques

Cette approche a un intérêt élargi, pensant aux possibilités de caractérisation de structures biologiques complexes et singulières, basée sur la mise au point de techniques d'interférométrie holographique à double exposition permettant la visualisation d'un régime vibratoire provoqué sur la structure en question. Dans le cas des dauphins, nous avons excité un crâne de *Sotalia teuzzi* à l'aide de céramiques piézoélectriques placées dans la fosse nasale droite. La technique acousto-optique utilisée permet de faire interférer en lumière cohérente le spectre de diffraction de l'os à l'état de repos avec celui de l'os excité. L'image de franges met en évidence des aspects représentatifs du comportement acoustique des structures. La figure montrée plus bas (7) indique l'identité fonctionnelle du prémaxillaire et du maxillaire associée à la symétrie droit/gauche et l'absence de compression. L'hypothèse de l'origine pharyngéale n'a pas résisté à l'expérimentation physique, mais le problème des sonars des dauphins a motivé le travail sur une voie intéressante pour la caractérisation globalisante de certains systèmes biologiques.



Fig. 7 : L'image, obtenue par application d'une technique d'interférométrie holographique à double exposition sur un crâne excité par des signaux haute fréquence, montre l'absence du phénomène de compression d'ondes avancé par certains auteurs et l'identité structurelle du maxillaire et du prémaxillaire. L'hypothèse de l'origine pharyngéale des signaux n'est pas confirmée par le comportement physique des structures concernées

Le schéma de la figure 6, bien présent dans la bibliographie, suggère une fonction de projecteur acoustique de la partie supérieure du prémaxillaire en relation avec sa forme concave, qualifiée souvent de «parabolique». Cette observation tout à fait pertinente dans le cas de nombreuses espèces, notamment *Tursiops truncatus*, est moins vérifiable chez d'autres représentants du groupe zoologique. Les photos suivantes (figure 8) montrent, dans les cas de *Grampus* et *Delphinapterus* des contours des structures crâniennes de forme convexe et un rostre très pointu, dans le cas de *Pontoporia* qui nous éloignent de l'idée d'une réflexion focalisante liée aux formes concaves d'une grande partie des odontocètes.



Fig. 8 : Les caractéristiques géométriques du crâne de *Tursiops* (haut gauche) suggèrent une focalisation des émissions acoustiques. En revanche, la géométrie des crânes de *Grampus*, *Delphinapterus* et *Pontoporia* est peu favorable à une focalisation des émissions sonar. L'idée d'une voie complémentaire, à l'interface os/tissu mou est donc avancée.

Les remarques antérieures, et des expériences réalisées dans cette direction, nous conduisent à considérer la possibilité d'une propagation des signaux au niveau de l'interface formée par le prémaxillaire et le tissu mou de la région céphalique. Il est ainsi concevable que les signaux qui arrivent à la surface osseuse selon un certain angle d'incidence soient acheminés vers le milieu extérieur grâce à une certaine forme de propagation d'ondes de surface, en fonction des propriétés du substrat dur et de celles des couches tissulaires supérieures.

Nous avons déjà expliqué que les dauphins sont équipés d'un système sonar et d'un système de communication acoustique très développé. Plusieurs auteurs (par exemple Norris et Dormer utilisant des techniques de ciné radiographie) affirment que les mouvements du bouchon nasal gauche sont associés avec le sifflement de communication, tandis que le bouchon nasal droit serait responsable des émissions sonar. Globalement, l'existence d'une double source acoustique dans le système phonatoire des dauphins est citée couramment dans la bibliographie. Cependant, l'analyse des émissions du dauphin amazonien *Sotalia fluviatilis*, recueillies dans sa niche écologique, nous a montré que, parfois, des clics d'écholocation s'intègrent sur des sifflements de longue durée. L'espèce serait capable donc de procéder à une modification structurelle des signaux conduisant à considérer l'unicité fonctionnelle des sources sonores. Quelques éléments d'un travail réalisé avec René-Guy Busnel, (ancien Directeur du Laboratoire de Physiologie Acoustique et pionnier dans cette discipline) nous permettront d'illustrer cette hypothèse, en même temps que des exemples de signaux recueillis dans le milieu naturel sont présentés comme information complémentaire dans ce résumé.

Les figures 9a et 9b, accompagnées de quelques brefs commentaires montrent la morphologie des clics d'écholocation, l'existence de signaux de structure plus complexe (double-clics selon la dénomination de Norris) et des signaux de communication de type sifflements. Le nombre important de signaux obtenus dans cette mission de la Calypso informe sur la variabilité dans «les cadences de répétition des clics» ou plus précisément sur les intervalles entre clics, très probablement en relation avec «les intentions» des individus observés ou les besoins éco éthologiques de l'occasion. [4]

Les deux types d'émission (sifflements et clics) de ce dauphin présentent entre eux un glissement structurel qui donne un passage continu d'un clic à un sifflement et réciproquement. Ceci nous amène à concevoir qu'il est possible qu'il n'y ait qu'une seule source acoustique chez ce dauphin, par synchronisation de ses organes phonateurs. L'animal pourrait donc effectuer les réglages physiologiques nécessaires à la transformation physique des deux types de signaux dans une adaptation fonctionnelle en continu dans le cadre de son biotope.

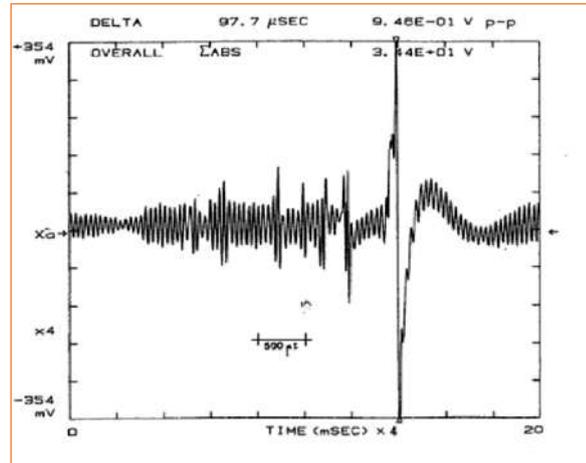
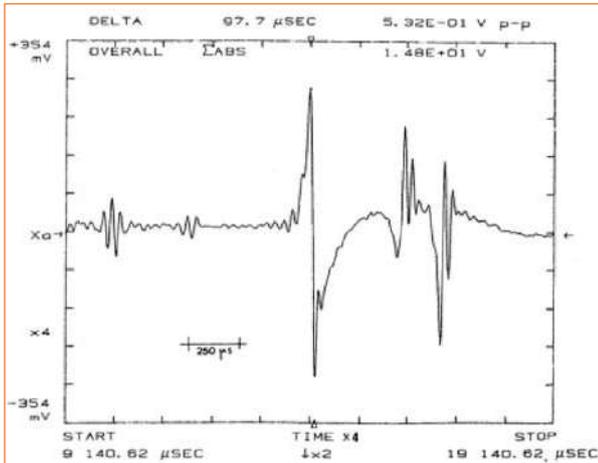


Fig. 9a : Structure complexe d'une fraction de salve de *Sotalia* dans son milieu naturel

Fig. 9b : Transformation d'un signal sinusoïdal en clic et rétablissement de la structure primitive

La réception des signaux

La structure globale du système auditif des odontocètes est équivalente à celle de tous les mammifères, mais des modifications importantes dans des sous-ensembles anatomophysiologiques sont observables chez les dauphins en relation à une adaptation spécifique aux particularités éco-éthologiques du groupe et à la spécialisation extrême de la fonction acoustique.

Le pavillon auditif a disparu complètement, au profit des propriétés hydrodynamiques du corps et les méats et canaux auditifs sont ici obstrués ou simplement dégénérés. Une structure osseuse, la bulle tympanique, mécaniquement désolidarisée de son environnement anatomique par un mucus de structure poreuse ou caverneuse, loge l'ensemble des osselets et muscles associés qui constituent l'oreille moyenne, ainsi que les composants de l'oreille interne. Ce système mécanique de transmission des vibrations délivre la résultante fonctionnelle à la cochlée renfermée donc dans une cavité bien isolée des parois osseuses situées à proximité. La figure 6 nous aide, schématiquement, à visualiser le mécanisme de la réception acoustique chez le dauphin et les sous-ensembles anatomiques concernés.

L'analyse anatomique, des études électrophysiologiques et des observations comportementales réalisées dans des conditions expérimentales contrôlées convergent dans l'idée d'une réception par la mâchoire inférieure, en particulier au niveau d'une fenêtre de captation privilégiée dans une zone sous maxillaire signalée dans le schéma de figure 6. En effet, l'étude des caractéristiques histologiques de l'ensemble constitué par le maxillaire et des liaisons conduisant à l'oreille moyenne, débouche sur la considération de propriétés acoustiques très favorables à la conduction optimisée des signaux vers les organes sensoriels à partir du milieu externe liquide.

Complémentairement, l'expérimentation électrophysiologique montre des résultats convergents, même si les conditions d'excitation par des transducteurs divers et les modalités d'obtention des signaux/réponses méritent des observations critiques. N'oublions pas qu'il s'agit d'animaux de grande taille, en milieu aquatique confiné et présentant

des contraintes importantes dans la matérialisation des techniques électrophysiologiques, ces animaux ont une respiration volontaire, ce qui complique énormément le travail sous anesthésie. Les expériences comportementales ne sont pas affectées par ces difficultés opérationnelles, mais d'autres problèmes inhérents aux conditions de captivité, à la singularité des sujets et à la complexité propre à toute interprétation éthologique se présentent à l'expérimentateur. Cette approche comportementale a été matérialisée notamment par Brill et ses collaborateurs grâce à l'installation de différentes couvertures sur la mâchoire inférieure d'un dauphin.[1] Ces « caches » présentent des propriétés acoustiques opposées : pratiquement transparentes dans un cas, et capables de produire une forte atténuation acoustique dans un deuxième cas. Ainsi équipé, le dauphin est sollicité à participer à des essais de discrimination de cibles, toujours en comparaison avec des résultats de discrimination correspondant aux performances naturelles du dauphin. On observe ainsi que dans les expériences effectuées avec le matériau acoustiquement transparent, les performances sont équivalentes à celles constatées dans la situation témoin, tandis que lorsque le dauphin reçoit la couverture à forte atténuation sur sa mâchoire, les performances en discrimination de cibles sont significativement diminuées. L'exemple de travail bioacoustique, regroupant des techniques diverses et des approches complémentaires nous rappellent le caractère interdisciplinaire de cette matière et les particularités du travail expérimental avec des sujets vivants présentant un degré avancé de développement psychologique et habitant un milieu différent du nôtre.

Un champ d'étude toujours objet de fertiles discussions est celui de l'interprétation fonctionnelle des capacités des dauphins à construire des images acoustiques traduisant des propriétés caractéristiques des objets ciblés : forme, constitution physique, position spatiale..... Déjà, comme pas préalable, beaucoup de ces questions demandent des réponses plus fines sur le plan de la perception des clics large bande porteurs d'informations vitales pour l'individu et l'espèce : le processus de somation temporelle, les seuils de détection d'intervalles, la sélectivité spatiale ou la détection des décalages de phase.

Et les baleines?

Nous savons que l'analyse physique des signaux émis par des animaux n'est pas suffisante pour montrer l'existence d'un système d'écholocation. Dans le règne animal des groupes zoologiques très différents (rongeurs, oiseaux, pinnipèdes, dauphins, chauves-souris...) sont équipés, à différents degrés, de systèmes acoustiques à capacités sonar. Pour aboutir à des résultats significatifs, l'analyse des signaux doit être associée à des études comportementales pouvant établir des corrélations fonctionnelles entre les signaux et les manifestations sensoriales et perceptives observées sur des animaux vivants. Cette affirmation est singulièrement valable pour les baleines. Ont-elles des capacités d'écholocation ? La proximité biologique avec les odontocètes et la disponibilité d'un répertoire acoustique très riche sont des supports solides capables de justifier des travaux dans cette direction. Mais, si le travail avec des dauphins pose des problèmes d'expérimentation lourds... la transposition de méthodes utilisées au cas des baleines représente un degré de difficulté d'un ordre de grandeur supérieur. La captivité étant non envisageable, seul le travail en mer est autorisé. Conscients de la rudesse de la tâche, nous avons tenté l'expérience avec la collaboration de collègues américains et canadiens près des côtes de Terre Neuve (figure 10). Une énorme baleine à bosse, momentanément confinée dans un fiord, a été aveuglée à l'aide de «lunettes» opaques fixées à la peau par des ventouses. Ainsi équipé, l'animal a été invité à trouver son chemin dans un labyrinthe construit spécialement à la mesure de l'individu. Simultanément, les signaux émis par la baleine ont été enregistrés selon les méthodes habituelles de travail bioacoustique en nature. Au moment de relâcher «Meg» nous avons tous compris que beaucoup de travail restait à faire.



Fig. 10a : La baleine à bosse (*Megaptera novaenglie*) face au labyrinthe construit pour les expériences.



Fig. 10b : « Meg » passe sous le bateau que nous occupons avec René-Guy Busnel et Michel Simonnot....après avoir traversé le labyrinthe

Références bibliographiques

- [1] Withlow W.L. Au, *The sonar of dolphins*, Springer, New York, 1993.
- [2] In R.G. Busnel & J. F. Fish, *Animal sonar system*, Plenum Press, New York, 1980.
- [3] In R.G. Busnel & J. F. Fish, *Animal sonar system*, Plenum Press, New York, 1980.
- [4] G. Alcuri, *Communication and sonar signal in Sotali, analysis of functional simultaneity*, E.A.A.M, 21 Symposium, Madrid , 1993.