

Année 2014

**LA COMMUNICATION ACOUSTIQUE CHEZ LE DAUPHIN
ET L'IMPACT DE LA POLLUTION SONORE**



DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE CRÉTEIL

le.....

par

FABRE Julie

Née le 15 Janvier 1988 à Ajaccio (Corse du Sud)

JURY

Président : Pr.

Professeur à la Faculté de Médecine de CRÉTEIL

Membres

Directeur : Professeur Valérie CHETBOUL

Unité de Cardiologie

Assesseur : Maître de conférences Laurent TIRET

Unité de physiologie et thérapeutique

LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur : M. le Professeur GOGNY Marc

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs : COTARD Jean-Pierre, MIALOT Jean-Paul, MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard.

Professeurs honoraires : Mme et MM. : BENET Jean-Jacques, BRUGERE Henri, BRUGERE-PICOUX Jeanne, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, CRESPEAU François, DEPUTTE Bertrand, MOUTHON Gilbert, MILHAUD Guy, POUCHELON Jean-Louis, ROZIER Jacques.

DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

Chef du département par intérim : M. GRANDJEAN Dominique, Professeur - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Professeur

<p>UNITE DE CARDIOLOGIE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme CHETBOUL Valérie, Professeur * - Mme GKOUNI Vassiliki, Praticien hospitalier - Mme SECHI-TREHIOU, Praticien hospitalier <p>UNITE DE CLINIQUE EQUINE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. AUDIGIE Fabrice, Professeur - M. DENOIX Jean-Marie, Professeur - Mme BERTONI Lélia, Maître de conférences contractuel - Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier * - M. LECHARTIER Antoine, Maître de conférences contractuel - Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Praticien hospitalier - Mme TRACHSEL Dagmar, Maître de conférences contractuel <p>UNITE D'IMAGERIE MEDICALE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme PEY Pascaline, Maître de conférences contractuel - Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier <p>UNITE DE MEDECINE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme BENCHEKROUN Ghita, Maître de conférences contractuel - M. BLOT Stéphane, Professeur* - Mme FREICHE-LEGROS Valérie, Praticien hospitalier - Mme MAUREY-GUENEC Christelle, Maître de conférences <p>UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme CLERO Delphine, Maître de conférences contractuel - M. GRANDJEAN Dominique, Professeur * - Mme YAGUIYAN-COLLIARD Laurence, Maître de conférences contractuel 	<p>DISCIPLINE : NUTRITION-ALIMENTATION</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. PARAGON Bernard, Professeur <p>DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences <p>UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. BLAGA Radu Gheorghe, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - M. CHERMETTE René, Professeur (rattaché au DSBP) - Mme FAIVRE Noëlle, Praticien hospitalier - M. GUILLOT Jacques, Professeur * - Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences - M. POLACK Bruno, Maître de conférences <p>UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. FAYOLLE Pascal, Professeur - M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences - M. MANASSERO Mathieu, Maître de conférences contractuel - M. MOISSONNIER Pierre, Professeur* - Mme RAVARY-PLUMIOEN Bérangère, Maître de conférences (rattachée au DPASP) - Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Professeur - M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences <p>DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS</p> <ul style="list-style-type: none"> - Vacant <p>DISCIPLINE : NOUVEAUX ANIMAUX DE COMPAGNIE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. PIGNON Charly, Praticien hospitalier
--	--

DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

Chef du département : M. MILLEMANN Yves, Professeur - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Professeur

<p>UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences - M. BOLNOT François, Maître de conférences * - M. CARLIER Vincent, Professeur <p>UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme DUFOUR Barbara, Professeur* - Mme HADDAD/HOANG-XUAN Nadia, Professeur - Mme PRAUD Anne, Maître de conférences - Mme RIVIERE Julie, Maître de conférences contractuel <p>UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. ADJOU Karim, Maître de conférences * - M. BELBIS Guillaume, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel - M. HESKIA Bernard, Professeur contractuel - M. MILLEMANN Yves, Professeur 	<p>UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences - M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Mme MAENHOUDT Cindy, Praticien hospitalier - Mme MASSE-MOREL Gaëlle, Maître de conférences contractuel - M. MAUFFRE Vincent, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel - M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - M. REMY Dominique, Maître de conférences* <p>UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. ARNE Pascal, Maître de conférences* - M. BOSSE Philippe, Professeur - M. COURREAU Jean-François, Professeur - Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur - Mme LEROY-BARASSIN Isabelle, Maître de conférences - M. PONTER Andrew, Professeur
--	--

DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

Chef du département : Mme COMBRISSEON Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences

<p>UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. CHATEAU Henry, Maître de conférences* - Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur - M. DEGUEURCE Christophe, Professeur - Mme ROBERT Céline, Maître de conférences <p>DISCIPLINE : ANGLAIS</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme CONAN Muriel, Professeur certifié <p>UNITE DE BIOCHIMIE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences* - Mme LAGRANGE Isabelle, Praticien hospitalier - M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences <p>DISCIPLINE : BIostatISTIQUES</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. DESQUILBET Loïc, Maître de conférences <p>DISCIPLINE : EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. PHILIPS Pascal, Professeur certifié <p>DISCIPLINE : ETHOLOGIE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme GILBERT Caroline, Maître de conférences <p>UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences - M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur* 	<p>UNITE D'HISTOLOGIE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences* - M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur - Mme LALOY Eve, Maître de conférences contractuel - M. REYES GOMEZ Edouard, Assistant d'enseignement et de recherche contractuel <p>UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur - Mme LE ROUX Delphine, Maître de conférences - Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* <p>UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur - M. PERROT Sébastien, Maître de conférences - M. TISSIER Renaud, Professeur* <p>UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme COMBRISSEON Hélène, Professeur - Mme PILOT-STORCK Fanny, Maître de conférences - M. TIRET Laurent, Maître de conférences* <p>UNITE DE VIROLOGIE</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. ELOIT Marc, Professeur - Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences *
---	---

* responsable d'unité

REMERCIEMENTS

Au Professeur de la faculté de médecine de Créteil,
Qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse.

A Madame Chetboul Valérie,
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,
Qui a su m'aider et me guider dans la rédaction de cette thèse.
Pour le soutien qu'elle m'a apporté dans la situation d'urgence dans laquelle je me suis trouvée.
Pour toutes les connaissances et le savoir qu'elle m'a transmis.
Pour le plaisir d'avoir pu partager une même passion pour les cétacés.

A Monsieur Tiret Laurent,
Maitre de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,
Après de qui j'ai pu trouver tout au long de ma scolarité une écoute bienveillante et un soutien efficace et chaleureux.

A ma famille et à mes proches.

TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES	4
LISTE DES TABLEAUX	7
PROLEGOMENES	8
INTRODUCTION	9
1. Les principes de la communication acoustique chez les dauphins	11
1.1. Les principes de la communication	11
1.2. Les lois de la propagation d'une onde sonore	12
1.2.1. Qu'est ce qu'une onde sonore ?	12
1.2.2. Les principales propriétés d'une onde sonore	12
1.2.3. L'effet Doppler	15
1.2.4. La propagation d'une onde sonore dans l'eau	15
1.2.4.1. Les hautes et basses fréquences et la résolution spatiale	15
1.2.4.2. Les effets de la température, de la salinité et de la pression sur la vitesse de propagation	16
1.2.5. Phénomènes d'atténuation d'une onde sonore	18
1.2.5.1. Réflexion de l'onde	18
1.2.5.2. Réfraction de l'onde	19
1.2.5.3. Diffusion de l'onde	19
1.2.5.4. Atténuation de l'onde	20
1.3. Les différents sons émis par les dauphins	21
1.3.1. Les caractéristiques des sons émis par les dauphins	21
1.3.2. Les clics et les sifflements	23
1.3.2.1. Les clics	24
1.3.2.2. Les sifflements	25
1.4. Le système émetteur des dauphins	28
1.4.1. L'anatomie du site de production des sons	28
1.4.1.1. Les sacs aériens et les valves nasales	28
1.4.1.2. Le complexe MLDB	34
1.4.2. Le mécanisme de production sonore	36
1.4.3. Comment les sons sont-ils transmis dans l'eau ?	40
1.5. Le système récepteur des sons	43
1.5.1. Anatomie de l'oreille chez les mammifères terrestres	43
1.5.2. L'oreille externe des dauphins	47
1.5.3. Le complexe tympano-périotique	47
1.5.4. L'oreille moyenne des dauphins	48
1.5.5. L'oreille interne des dauphins	51
1.5.5.1. L'appareil vestibulaire	51

1.5.5.2.	La cochlée et l'organe de Corti	51
1.5.6.	Le mécanisme de réception des sons	55
1.5.7.	L'intégration des sons	59
1.5.8.	La sensibilité auditive des dauphins	60
2.	Les principales fonctions de la communication acoustique chez les dauphins	63
2.1.	La communication acoustique non-vocale	63
2.2.	La communication acoustique vocale	65
2.2.1.	Les signatures sifflées : la reconnaissance des individus entre eux	66
2.2.2.	Les vocalisations associées à la relation entre la mère et son petit	68
2.2.3.	La chasse : une activité coordonnée	70
2.2.3.1.	Une activité intraspécifique	70
2.2.3.1.1.	Des sifflements comme signaux spécifiques	70
2.2.3.1.2.	Les sons pulsés et la coordination des individus	71
2.2.3.2.	Une activité interspécifique	73
2.2.3.3.	L'étourdissement des proies, une hypothèse controversée	73
2.2.4.	Un signal spécifique d'alarme	73
2.2.5.	Les vocalisations associées à un contexte d'agression ou d'antagonisme	75
2.2.6.	Les principales vocalisations associées à la relation entre un mâle et une femelle	77
2.2.7.	La synchronisation des individus : la production de "braillements", "aboiements" et bulles	79
2.2.8.	Les dauphins non siffleurs	79
3.	Les sources de pollution sonores dans l'océan	81
3.1.	Les sources de bruits naturels	81
3.1.1.	Le vent et les vagues	81
3.1.2.	Les tremblements de terre et le tonnerre	81
3.1.3.	Le cas original de la crevette claqueuse	82
3.2.	Les principales sources de bruits anthropiques	82
3.2.1.	Le trafic maritime	83
3.2.2.	L'exploitation du gaz et du pétrole	84
3.2.2.1.	Le transport du pétrole	84
3.2.2.2.	Les installations pétrolières offshore	84
3.2.3.	L'océanographie et la thermographie acoustique	86
3.2.4.	Le chalutage profond	87
3.2.5.	Les parcs éoliens	87
3.2.6.	L'appareillage répulsif	88

3.2.7. Les sonars	88
4. L'impact de la pollution sonore sur les cétacés	90
4.1. La vulnérabilité des cétacés	90
4.2. L'impact de la pollution sonore à court terme sur les cétacés	91
4.2.1. Le dérangement et le déplacement des animaux	91
4.2.2. Les interférences lors de la communication et de l'écholocation	92
4.2.2.1. Les conséquences possibles	92
4.2.2.2. L'adaptation de certains groupes	92
4.2.3. L'impact des sonars militaires et les échouages massifs	95
4.2.4. Les échouages massifs : les hypothèses	98
4.2.4.1. Les réponses comportementales	98
4.2.4.2. Les modifications physiologiques	100
4.2.4.2.1. Coagulopathie et hémorragies secondaires	100
4.2.4.2.2. Le syndrome vestibulaire	101
4.2.4.3. Les lésions tissulaires	101
4.2.4.3.1. La cavitation acoustique	101
4.2.4.3.2. La résonance	101
4.2.5. La perte d'audition temporaire ou permanente	102
4.3. L'impact de la pollution sonore à long terme sur les cétacés	103
4.3.1. L'habituation des animaux	103
4.3.2. Le stress	103
4.3.3. Le développement de l'audition chez le jeune	104
4.4. L'impact indirect de la pollution sonore sur les cétacés	104
4.4.1. La désertification de certaines zones par les proies	104
4.4.2. Le traumatisme acoustique des proies	105
CONCLUSION	107
ANNEXE 1	109
ANNEXE 2	111
BIBLIOGRAPHIE	113

Liste des figures

<i>Figure 1 : Diagramme schématique d'une onde sonore</i>	13
<i>Figure 2 : Représentation schématique d'une onde basse fréquence et d'une onde haute fréquence</i>	16
<i>Figure 3 : Profil de la célérité ("C" en m.s-1) en fonction de la profondeur</i>	17
<i>Figure 4 : Effets de la profondeur sur la température "T", la salinité "S" et la pression "P"</i>	18
<i>Figure 5 : Représentation graphique du phénomène de réfraction de l'onde</i>	19
<i>Figure 6 : Représentation d'une diffusion omnidirectionnelle</i>	19
<i>Figure 7 : Diminution de l'intensité (I) d'une onde sonore en fonction de la distance (X)</i>	20
<i>Figure 8 : Illustration d'un signal à modulation d'amplitude et d'un signal à modulation de fréquence de deux baleines bleues</i>	21
<i>Figure 9 : Exemples d'un son linéaire et de différents sons non linéaires</i>	22
<i>Figure 10 : Atténuation d'un signal sonore haute fréquence dans le milieu marin</i>	23
<i>Figure 11 : Spectrogramme et forme d'onde d'un son pulsé explosif d'un grand dauphin enregistré en Sardaigne</i>	24
<i>Figure 12 : Spectrogramme et forme de l'onde d'un sifflement d'un grand dauphin (Tursiops truncatus) enregistré en Sardaigne</i>	26
<i>Figure 13 : Séquence de deux sifflements avec des clics d'écholocation et des sons pulsés de dauphins tachetés</i>	26
<i>Figure 14 : Illustration schématique de la tête d'un dauphin</i>	30
<i>Figure 15 : Organisation anatomique schématique de la tête d'un dauphin</i>	31
<i>Figure 16 : Les sacs aériens d'un dauphin</i>	32
<i>Figure 17 : Diverticules nasaux du grand dauphin Tursiops truncatus</i>	33
<i>Figure 18 : Représentation schématique du complexe "Monkey Lips Dorsal Bursae"</i>	34
<i>Figure 19 : Coupe parasagittale droite d'un grand dauphin Tursiops truncatus</i>	35
<i>Figure 20 : Comparaison d'un larynx de cheval à celui de narval et détail de l'épiglotte</i>	36
<i>Figure 21 : Représentation schématique de la tête d'un dauphin</i>	37
<i>Figure 22 : Coupe sagittale passant au travers du conduit nasal droit d'un marsouin commun Phocoena phocoena</i>	38
<i>Figure 23 : Les principaux esters et triglycérides du melon des dauphins</i>	40
<i>Figure 24 : Coupe horizontale et verticale du melon d'un grand dauphin (Tursiops truncatus)</i>	41
<i>Figure 25 : Faisceaux produits lors de la transmission d'une onde sonore sur un plan vertical</i>	42
<i>Figure 26 : Faisceaux produits lors de la transmission d'une onde sonore sur un plan horizontal</i>	42
<i>Figure 27 : Représentation schématique de l'oreille de l'homme</i>	43

<i>Figure 28 : Représentation en 3D de la cochlée humaine</i>	44
<i>Figure 29 : Coupe transversale de la cochlée</i>	45
<i>Figure 30 : Cellules ciliées internes ("inner hair cell") de l'organe de Corti de l'homme au microscope électronique</i>	46
<i>Figure 31 : Le complexe tympano-périotique après extraction du crâne d'un marsouin commun <i>Phocoena phocoena</i></i>	47
<i>Figure 32 : Complexe tympano-périotique gauche d'un grand dauphin <i>Tursiops truncatus</i></i>	48
<i>Figure 33 : Structure anatomique de la tête et de l'oreille moyenne d'un dauphin</i>	49
<i>Figure 34 : Représentation schématique de la structure de l'oreille moyenne des odontocètes</i>	50
<i>Figure 35 : Vue ventrale d'un crâne d'un adulte mâle <i>Ziphius</i></i>	52
<i>Figure 36 : Reconstruction graphique de la spirale de la cochlée de l'oreille interne droite d'un grand dauphin <i>Tursiops truncatus</i></i>	52
<i>Figure 37 : Représentation schématique de la section 1 (Figure 36) de l'oreille interne droite d'un grand dauphin (<i>Tursiops truncatus</i>)</i>	53
<i>Figure 38 : Représentation schématique de la section 2 (Figure 36) de l'oreille interne droite d'un grand dauphin (<i>Tursiops truncatus</i>)</i>	54
<i>Figure 39 : Représentation schématique d'une région de la cochlée montrant les cellules ciliées et leurs cellules de support</i>	55
<i>Figure 40 : Mandibules inférieures d'un grand dauphin (<i>Tursiops truncatus</i>)</i>	56
<i>Figure 41 : Les différents lobes graisseux impliqués dans la propagation (melon) et dans la réception des sons : le lobe postéro-latéral, le lobe ventro-latéral et le lobe mandibulaire</i>	56
<i>Figure 42 : Zone de réception sonore la plus sensible</i>	57
<i>Figure 43 : Localisation et organisation lipidique de la mâchoire inférieure d'une baleine à bec de Sowerby : <i>Mesoplodon bidens</i></i>	58
<i>Figure 44 : Localisation des différentes zones néocorticales du cerveau du grand dauphin <i>Tursiops truncatus</i></i>	59
<i>Figure 45 : Cortex auditif primaire et secondaire de l'homme</i>	59
<i>Figure 46 : Audiogramme de 11 espèces d'odontocètes <i>Phocoena phocoena</i>, <i>Stenella clymene</i>, <i>Tursiops truncatus</i>, <i>Sotalia fluviatilis</i>, <i>Delphinapterus leucas</i>, <i>Orcinus orca</i>, <i>Inia geoffrensis</i>, <i>Pseudorca crassidens</i>, <i>Lipotes vexillifer</i>, <i>Grampus griseus</i>, et <i>Tursiops gephyreus</i></i>	60
<i>Figure 47 : Schéma du faisceau d'ondes de différentes fréquences reçues par le dauphin sur les plans horizontal et vertical</i>	61
<i>Figure 48 : Plusieurs spectrogrammes de la signature sifflée d'un grand dauphin <i>Tursiops truncatus</i></i>	66
<i>Figure 49 : Spectrogrammes des signatures sifflées de cinq nouveau-nés</i>	68
<i>Figure 50 : Spectrogramme d'un "thunk" seul dont le pic d'énergie est de 301,5 Hz</i>	69
<i>Figure 51 : Spectrogrammes d'une séquence de 7 "thunks"</i>	70

<i>Figure 52 : Représentation des quatre phases observées durant la chasse des dauphins à longs becs vues de dessus ("top view") et de côté ("side view") en fonction de la profondeur.</i>	72
<i>Figure 53 : Groupe de dauphins communs en train de chasser</i>	72
<i>Figure 54 : Spectrogramme des "burst pulsed" enregistrés durant une interaction agressive entre deux grands dauphins (<i>Tursiops truncatus</i>) femelles</i>	75
<i>Figure 55 : Spectrogramme continu des sons audibles enregistrés durant une interaction d'agression typique entre deux grands dauphins (<i>Tursiops truncatus</i>) femelles en captivité</i>	76
<i>Figure 56 : Train de "pops"</i>	77
<i>Figure 57 : Production d'un "pop" par un mâle et réaction de la femelle</i>	78
<i>Figure 58 : <i>Synalpheus lockington</i></i>	82
<i>Figure 59 : Les principales routes internationales pour le transport des hydrocarbures</i>	84
<i>Figure 60 : Les différents types d'extraction pétrolière</i>	85
<i>Figure 61 : Propagation des sons générés par une plateforme pétrolière fixée</i>	86
<i>Figure 62 : Estimation du seuil d'audibilité des pinnipèdes (otaries, phoques et morses), des mysticètes et des odontocètes</i>	90
<i>Figure 63 : Nombre de bateaux de "whale-watching" et population dans les eaux de Washington de 1973 à 2003</i>	93
<i>Figure 64 : Nombre de sifflements par dauphin et par minute, respectivement de gauche à droite, lorsqu'un bateau arrive, est à côté de l'animal, puis repart et en l'absence de bateau</i>	94
<i>Figure 65 : Hémorragies dans le canal cochléaire et sous-arachnoïdienne chez un mésoplodon de Blainville, image 3D</i>	96
<i>Figure 66 : Echouages des globicéphales (<i>Globicephala macrorhynchus</i>) en Caroline du Nord</i>	97
<i>Figure 67 : Echouage d'un dauphin dans une zone côtière en pente douce</i>	99
<i>Figure 68 : Modification de la trajectoire du dauphin lorsqu'il rencontre un obstacle dans sa trajectoire de nage</i>	99
<i>Figure 69 : Synthèse des différentes hypothèses pouvant expliquer l'échouage des cétacés suite à une exposition sonore anthropique</i>	102
<i>Figure 70 : Epithélium sensoriel d'un céphalopode avant et après l'exposition à des ondes sonores de basse fréquence</i>	106
<i>Figure 71 : Les différentes familles de cétacés</i>	110

Liste des tableaux

<i>Tableau 1 : Fréquences sonores de différents sons émis par plusieurs espèces d'odontocètes</i>	27
<i>Tableau 2 : Proportion des différents lipides dans le melon</i>	41
<i>Tableau 3 : Fréquences et niveaux sonores produits par différents bateaux</i>	83
<i>Tableau 4 : Taxonomie du grand dauphin</i>	109
<i>Tableau 5 : Echelle des niveaux sonores</i>	111

PROLEGOMENES

La plupart des travaux décrits dans ce document sont conduits essentiellement par des biologistes et des physiciens. Nous pensons qu'au sein de ces équipes, le vétérinaire, en tant que tel, peut revendiquer une participation.

Ma courte expérience au sein du Réseau National d'Echouage et à l'Université de Liège m'a appris à ne pas être "confondue" avec nos collègues biologistes mais à occuper, sans trop de difficulté, une position complémentaire. De par notre formation et nos compétences spécifiques, nous devons nous positionner notamment en tant que soignants et apporter un éclairage différent, en particulier dans le domaine de la pathologie.

Ces études menées sur les cétacés sont encore pour l'instant en phase d'observation. Les étapes suivantes pourraient être celle de la prévention et celle des soins. Le savoir et l'expérience des vétérinaires seront utiles lors de ces deux étapes et il nous appartient, me semble-t-il, d'intégrer davantage ces équipes dès maintenant.

C'est à partir de cette réflexion que j'ai ressenti le besoin de faire le point sur la communication acoustique chez les cétacés et sur l'impact de la pollution sonore.

INTRODUCTION

Retournés dans l'océan il y a 70 millions d'années, les cétacés évoluent dans un environnement complexe où l'ouïe est devenue leur sens premier. Avec une propagation des sons 4,5 fois supérieure dans l'eau que dans l'air, l'acoustique constitue le principal mode de communication pour les espèces marines. Les dauphins, mammifères marins appartenant à l'ordre des cétacés, évoluent au sein d'une véritable société constituée de groupes de plusieurs animaux où chaque individu tient une place précise. Le lien fort et stable qui les unit est permis grâce à un système communicatif complexe et subtil. A l'heure actuelle, la communication des dauphins, et donc leur survie, est mise en danger par une pollution sonore des océans d'origine humaine en pleine expansion.

L'objectif de cette thèse bibliographique est de comprendre les mécanismes complexes de la communication acoustique chez le dauphin et de tenter de déterminer quels peuvent être les impacts de la pollution sonore créée par l'activité humaine.

Après une description des principes physiques de la propagation des ondes sonores dans l'eau, nous nous intéresserons aux sons émis par les dauphins. Grâce à un système de production sonore complexe, les dauphins sont capables d'émettre des sifflements et des clics d'écholocation. En effet, ils possèdent un véritable sonar qui leur permet de se repérer dans leur environnement, de chasser, d'éviter les prédateurs et de communiquer.

Dans une deuxième partie, nous tenterons de déterminer la fonction de la communication acoustique des dauphins. Les dauphins ne communiquent pas seulement grâce à l'émission de vocalisations ; par l'intermédiaire de comportements à l'origine d'une production sonore, comme les sauts, la production de bulles ou le claquement de mâchoires, ils émettent des signaux communicatifs.

Dans une troisième partie, nous ferons le bilan des principales sources de bruits anthropiques : trafic maritime, recherche et exploitation du gaz et du pétrole ou sonars militaires. Chaque jour, les cétacés sont soumis à de nombreux bruits qui les menacent.

Enfin, dans une quatrième partie, nous tenterons de déterminer de quelle façon directe et indirecte, les dauphins sont atteints par ces nuisances sonores récurrentes.

1. Les principes de la communication acoustique chez les dauphins

1.1 Les principes de la communication

Communiquer c'est mettre une information en commun.

Les modalités d'échange sont nombreuses. Pour que la communication s'installe, il faut :

- à minima qu'il y ait deux interlocuteurs : un émetteur et un récepteur,
- qu'il y ait *motivation* à émettre et à recevoir,
- qu'un *accord* soit intervenu explicitement ou implicitement entre les partenaires sur l'utilisation d'un *code* de façon à permettre l'encodage et le décodage des messages.

La transmission des messages se fait selon un certain médium (comme par exemple les sons, les gestes, les odeurs ...) lequel fait appel à un ou plusieurs canaux perceptifs. L'émetteur et le récepteur peuvent être présents ou distants dans l'espace ou dans le temps (exemple de la trace olfactive).

La communication entre êtres humains peut se faire selon le mode verbal (oral ou écrit) ou non verbal. La plupart des échanges combinent ces deux modes mais le plus fréquemment utilisé est le langage parlé ou écrit. La fonction langagière suppose, d'une part, un système de conventions et de règles, la *langue*, qui spécifie la façon dont le matériel verbal doit être utilisé pour symboliser la réalité extérieure, et d'autre part, la matérialisation de ce système en actes concrets de parole (ou d'écriture).

Le langage est un des traits spécifiques de l'espèce humaine. Les animaux communiquent selon différentes modalités non-verbales mais seuls les humains sont dotés de langage au sens strict.

En étudiant le mode de communication chez les abeilles, Benveniste (1996) met en évidence que le contenu est *fixé d'avance et ne peut être changé*. Il se rapporte inévitablement aux comportements de survie individuelle (nourriture, défense) ou de l'espèce (reproduction). Le message est *invariable* dans sa forme, il est lié à une situation déterminée sans possibilité de transposition. Enfin, *l'énoncé est d'une seule pièce* sans décomposition possible en unités élémentaires réutilisables selon d'autres arrangements. Cette analyse reste correcte pour les procédés de communication mis en œuvre par les espèces animales inférieures. Mais de nombreux psychologues ont rapporté des capacités linguistiques nettement plus élaborées chez certains singes anthropoïdes. Sarah, le chimpanzé de Premack (1971) a acquis un vocabulaire de 100 mots symbolisés par des figurines en plastique. Elle était capable de comprendre et de produire des énoncés déclaratifs simples (affirmatifs et négatifs), de donner des ordres et de s'y conformer, de poser des questions simples et d'y répondre. Ces accomplissements bien que remarquables ne dépassent pas le niveau linguistique atteint normalement par un enfant de deux ans.

Un des points importants à retenir est que l'aptitude à faire usage d'un matériel symbolique et la capacité d'organiser ce matériel selon des règles séquentielles ne sont pas étrangères aux espèces animales les plus évoluées.

D'autre part, si l'on se réfère aux études mettant en évidence une communication élémentaire dans le monde végétal, on peut, me semble-t-il, conclure *que la communication c'est la vie*.

1.2 Les lois de la propagation d'une onde sonore

L'étude de l'acoustique est l'objet d'étude du travail de physiciens et de mathématiciens acousticiens. Dans ce chapitre, nous nous attacherons à décrire les principes de base de la physique acoustique permettant la compréhension du phénomène de propagation d'une onde sonore émise par un dauphin dans l'eau.

1.2.1 Qu'est ce qu'une onde sonore ?

Une onde sonore est une onde mécanique émise par une membrane vibrante comme nos cordes vocales par exemple. Pour se déplacer, elle nécessite un milieu matériel élastique. En effet, pour se propager, elle comprime la couche de fluide adjacente : le fluide se détend et comprime à son tour la tranche voisine. L'onde sonore se déplace donc par une succession de compressions et de détentes du milieu sans déplacement de matière, c'est-à-dire sans faire bouger les particules du milieu (Djelouah, 2011).

Une onde sonore est une onde de pression longitudinale (elle se propage parallèlement à la source) et ne transporte que de l'énergie.

Chez les mammifères terrestres, les ondes sonores sont perçues par le tympan et sont qualifiées d'audibles quand elles stimulent l'oreille interne.

1.2.2 Les principales propriétés d'une onde sonore

La fréquence (f) de l'onde correspond au nombre d'oscillations des particules de l'onde par unité de temps. Elle est exprimée en Hertz (Hz). Plus la fréquence augmente plus le son perçu est aigu et inversement.

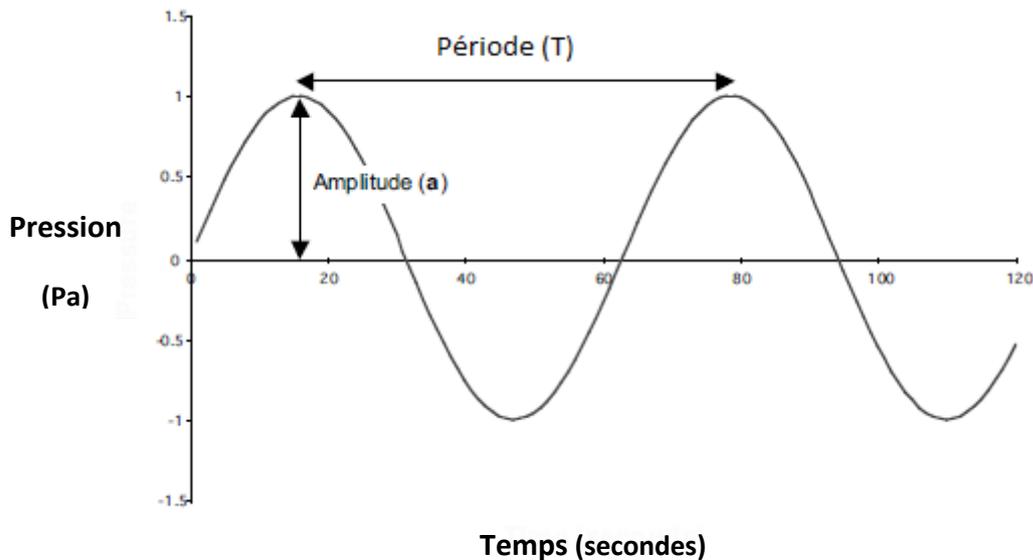
Les sons peuvent être classés par catégories selon leur fréquence (Gullo, 2010) :

- Les infrasons entre 0 et 20 Hz,
- Les sons audibles pour l'oreille humaine qui se situent entre 20 Hz et 20 kHz,
- Les ultrasons entre 20 kHz et 1GHz,
- Les hypersons supérieurs à 1GHz.

Nous verrons par la suite l'incroyable diversité des sons émis par les dauphins. Leur gamme de fréquence émise peut varier de l'infrason à l'ultrason et dépasser de loin notre capacité auditive.

La période (T) correspond au temps que l'onde met pour réaliser un cycle complet entre deux points successifs de même niveau de pression. On peut noter que $T = 1/f$ (Figure 1).

Figure 1 : Diagramme schématique d'une onde sonore (Swift, 2004).



Un son pur n'est constitué que d'un seul harmonique (le "LA" produit par le diapason par exemple). Les sons produits par les cétacés comme par les autres mammifères sont complexes : ils sont composés d'une fréquence fondamentale représentée par une courbe sinusoïdale et la plupart du temps de plusieurs harmoniques superposés.

La longueur d'onde (λ) correspond à la distance que parcourt une onde pendant une période. Elle dépend du milieu de propagation de l'onde. Pour des sons purs, elle est liée à la fréquence (f) et à la vitesse de propagation (c) par la relation suivante :

$$\lambda = c/f$$

L'amplitude est l'intensité maximale atteinte. Elle correspond à la pression acoustique et peut donc s'exprimer en Pascals (Pa). Mais pour la décrire, il est plus courant d'employer le niveau sonore (N) en décibels (dB) au moyen d'échelles logarithmiques tel que :

$$N_{dB} = 10 \log (I/I_0)$$

avec l'intensité de référence $I_0 = 10^{-12} \text{ W.m}^{-2}$: seuil d'audibilité de l'oreille humaine pour un son sinusoïdal de 1 kHz (Djelouah, 2011).

On peut également écrire la relation sous cette forme :

$$N_{dB} = 20 \log_{10} (P_{eff}/P_{eff0})$$

avec P_{eff} la pression acoustique efficace d'un son tel que : $P_{eff} = P_{max} / \sqrt{2}$ (Gullo, 2010) et P_{eff0} la pression de référence.

La pression de référence dépend du milieu : P_{eff0} est de 1 μPa dans l'eau et de 20 μPa dans l'air.

L'impédance acoustique (Z) représente la résistance du milieu à la propagation de l'onde. Elle est le produit de la masse volumique du milieu (ρ) et de la vitesse du son (c) dans ce milieu telle que :

$$Z = \rho c$$

Pour l'eau par exemple, $Z = 1,48 \cdot 10^6 \text{ kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ alors que pour l'air il n'est seulement que de 440 $\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. L'eau offre donc une résistance plus importante à la propagation d'une onde sonore.

L'intensité (I) exprimée en watt/m^2 correspond à la puissance acoustique P (w) qu'elle transporte par unité de surface (m^2) telle que :

$$I = P/S.$$

On peut également écrire :

$$I = P_{eff}^2/Z$$

avec Z l'impédance acoustique en $\text{kg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$

La vitesse de propagation (encore appelée célérité et notée c) caractérise également les ondes sonores. Nous avons déjà noté que, pour un son pur, la vitesse est liée à la fréquence et à la longueur d'onde. La vitesse de propagation dépend du milieu dans lequel l'onde se propage. Elle s'exprime en fonction de la masse volumique du milieu (ρ) et de sa compressibilité (χ) qui représente la capacité du milieu à retrouver sa forme et sa taille d'origine, selon la relation suivante :

$$c = (1/\chi \rho)^{1/2}$$

Dans l'eau, $\rho = 1000 \text{ kg/m}^3$ et $1/\chi = 2,1 \cdot 10^9 \text{ Pa}$ d'où la célérité dans l'eau $c_{\text{eau}} = 1480 \text{ m/s}$, soit environ cinq fois plus élevé que dans l'air (Djelouah, 2011).

Les ondes sonores se propagent donc plus vite dans l'eau que dans l'air.

1.2.3 L'effet Doppler

Lors de l'émission d'une onde sonore par une source en mouvement il se produit un phénomène caractéristique appelé effet Doppler. Lorsque la source se rapproche ou s'éloigne, le signal perçu est modifié (la sirène d'une ambulance est plus aiguë lorsqu'elle s'approche de nous et plus grave lorsqu'elle s'éloigne). Pour expliquer le phénomène doppler, Stéphane Tanzarella (2005), dans son livre *Perception et communication chez les animaux*, prend l'exemple de l'harmonique H2 de la chauve souris. L'harmonique H2 est émis à 60 KHz mais réfléchi à 63 KHz par la proie soit une fréquence plus aiguë de 3 KHz. Comme la chauve-souris émet en mouvement, les fréquences augmentent lorsqu'elle s'approche de sa proie et inversement lorsqu'elle s'en éloigne. Pour compenser ce décalage de fréquence, l'animal baisse sa fréquence d'émission à 58 kHz pour décaler les échos retours à $58+3\text{kHz}$ soit 61 KHz, fréquence pouvant être intégrée par l'aire DSCF du cerveau (Doppler Shifted Constant Frequencies). Cette correction permet à la chauve-souris de déduire la vitesse relative de la proie. Toutes les autres informations dont l'animal a besoin pour attraper sa proie (taille, position ou distance par exemple) sont déduites par rapport à l'inclinaison de l'onde et au temps qu'elle met à revenir à l'émetteur.

Les dauphins sont également capables d'apprécier la vitesse relative de l'objet en mesurant la modification de fréquence du signal émis.

1.2.4 La propagation d'une onde sonore dans l'eau

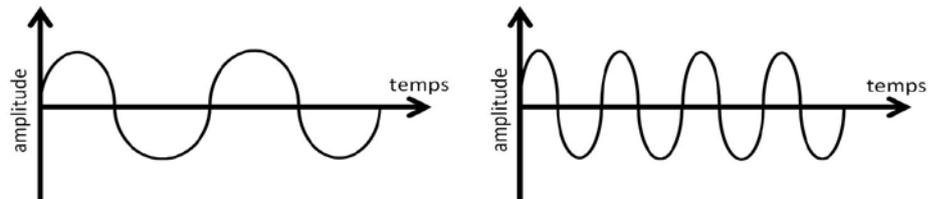
1.2.4.1 Les hautes et basses fréquences et la résolution spatiale

En faisant l'approximation que la vitesse est constante et en considérant que les petites longueurs d'ondes ont une meilleure résolution spatiale (c'est-à-dire une meilleure définition), nous pouvons conclure d'après la formule $\lambda = c/f$, que les hautes fréquences sont plus efficaces pour écholocaliser plus précisément de petits objets proches. De plus, les hautes fréquences sont rapidement atténuées avec la distance et ne se propagent pas loin. Elles sont donc utilisées par les dauphins pour écholocaliser les proies. A l'inverse, les ondes de basses fréquences vont se propager plus loin mais auront une résolution spatiale moins bonne. Elles sont plutôt émises pour communiquer avec un proche congénère.

La portée des sons peut donc varier de quelques mètres (un dauphin qui écholocalise précisément une proie) à plusieurs kilomètres (le chant des baleines peut dépasser les 100 km de portée).

La Figure 2 représente les courbes sinusoïdales d'une onde de basse fréquence et de haute fréquence.

Figure 2 : Représentation schématique d'une onde basse fréquence (à gauche) et d'une onde haute fréquence (à droite).

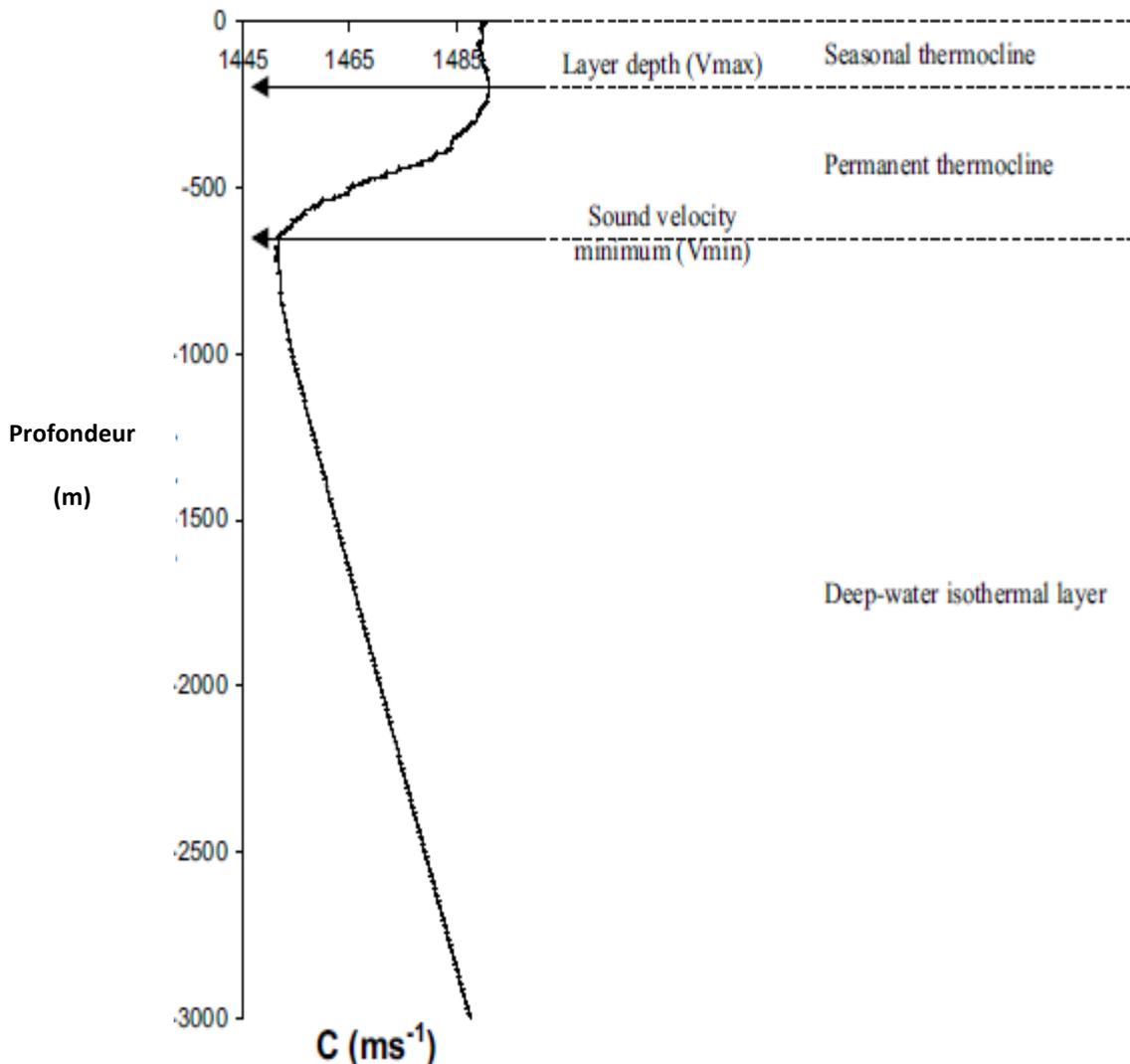


1.2.4.2 Les effets de la température, de la salinité et de la pression sur la vitesse de propagation (Swift, 2004).

Comme nous l'avons vu précédemment, les sons se propagent environ cinq fois plus vite dans l'eau que dans l'air. Dans l'eau, la vitesse de propagation est corrélée avec la profondeur (Figure 3).

On distingue la propagation du son en eau profonde, où le changement des propriétés de l'eau va induire un changement de propagation du son, et la propagation en eau peu profonde, où ce sont plutôt les interactions avec la surface et le sol qui vont modifier la propagation du son.

Figure 3 : Profil de la célérité ("C" en $m.s^{-1}$) en fonction de la profondeur (Swift, 2004).



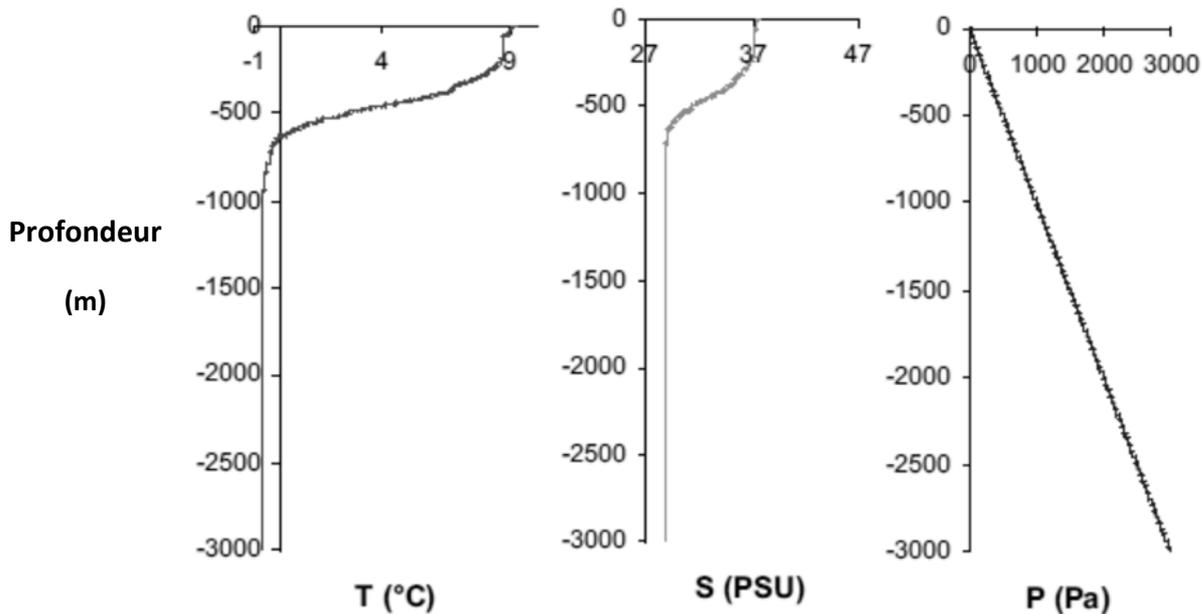
Trois niveaux de profondeur sont visibles : la zone proche de la surface ("seasonal thermocline") dont la température dépend de la saison de l'année, la zone intermédiaire thermocline ("permanent thermocline") puis la zone des eaux froides profondes ("deep-water isothermal layer").

Passée la valeur de la vitesse minimale ("sound velocity minimum" : V_{min}), la profondeur a donc une influence positive sur la célérité.

Nous pouvons remarquer que la vitesse de propagation des ondes sonores dans l'eau n'est pas constante. Elle est maximale dans les eaux de surface puis décroît fortement dans la zone intermédiaire jusqu'à sa vitesse minimale pour augmenter de nouveau progressivement dans les eaux profondes.

Avec la profondeur, plusieurs paramètres évoluent. Il s'agit principalement de la température, de la salinité et de la pression (Figure 4).

Figure 4 : Effets de la profondeur sur la température "T", la salinité "S" et la pression "P" (Swift, 2004).



La température est exprimée en degrés celcius (°c), la salinité en g de sel / kg d'eau de mer (PSU) et la pression en pascal (Pa).

Plus la profondeur augmente, plus la température et la salinité décroissent et plus la pression augmente.

La vitesse de propagation est corrélée positivement avec la pression et négativement avec la température et la salinité. En effet, une diminution de la température de 1°c fait augmenter la vitesse de 3 m.s⁻¹. Une augmentation de 1 Pa équivaut à une augmentation de la célérité de 1,7 m.s⁻¹ (Swift, 2004).

Les cétacés émettant des ondes sonores doivent donc s'adapter aux différents changements de leur milieu.

1.2.5 Phénomènes d'atténuation d'une onde sonore

De nombreux phénomènes tels que la réflexion, la réfraction, la diffusion, l'absorption et la divergence du faisceau atténuent l'intensité des ondes sonores qui se propagent dans l'eau.

1.2.5.1 Réflexion de l'onde

Lorsqu'une onde rencontre un autre milieu, une partie de l'onde est transmise ($I_{incident}$) et une autre partie est réfléchi au niveau de l'interface séparant les deux milieux ($I_{transmis}$). La transmission dépend de l'impédance acoustique du milieu traversé telle que :

$$I_{transmis} / I_{incident} = 4 Z_1 Z_2 / (Z_2 + Z_1)^2$$

Z_1 et Z_2 représentent les impédances respectives des deux milieux (Gullo, 2010).

La réflexion est également liée à l'impédance acoustique du milieu traversé selon la formule suivante :

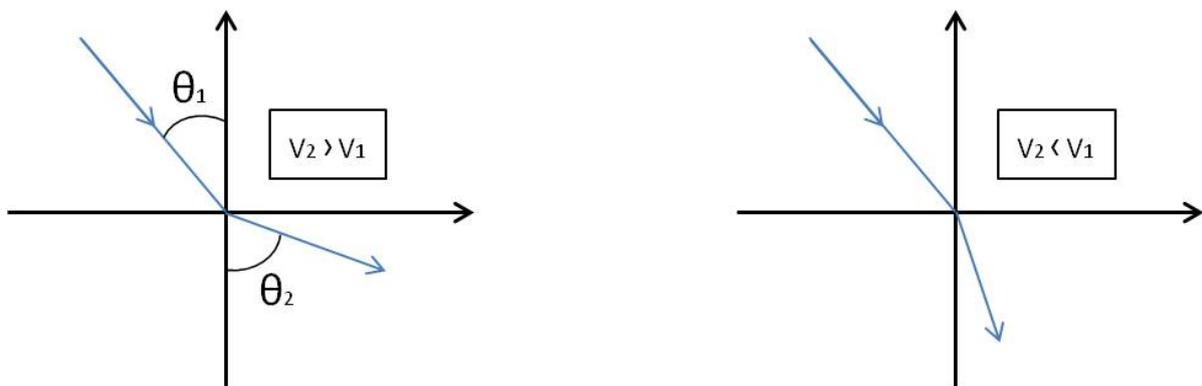
$$I_{\text{réfléchi}}/I_{\text{incident}} = (Z_2 - Z_1)^2 / (Z_2 + Z_1)^2$$

1.2.5.2 Réfraction de l'onde

La trajectoire de l'onde est réfractée (c'est-à-dire déviée) lorsqu'elle rencontre l'interface (Figure 5) sauf dans le cas où elle est perpendiculaire à l'interface. La réfraction est définie par un angle (θ) et dépend des vitesses de propagation (c) des différents milieux. Elle est décrite par la loi de SNELL telle que :

$$\sin\theta_{\text{incident}} / c_{\text{incident}} = \sin\theta_{\text{réfraction}} / c_{\text{réfraction}}$$

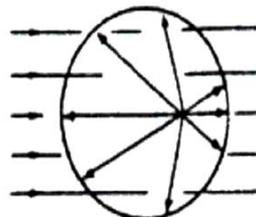
Figure 5 : Représentation graphique du phénomène de réfraction de l'onde.



1.2.5.3 Diffusion de l'onde

La diffusion de l'onde correspond à la réémission dans toutes les directions d'une partie de son énergie. La Figure 6 montre l'exemple d'une diffusion omnidirectionnelle (c'est-à-dire se propageant de manière homogène dans toutes les directions).

Figure 6 : Représentation d'une diffusion omnidirectionnelle (Gullo, 2010).



Pour récupérer les signaux réfléchis dans plusieurs directions, les dauphins hochent la tête de gauche à droite en nageant.

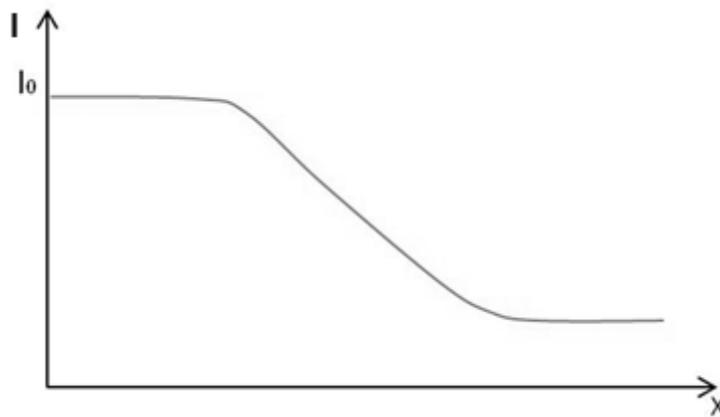
1.2.5.4 Atténuation de l'onde

Tous les mécanismes que nous venons de décrire (réflexion, réfraction, diffusion...) tendent à diminuer l'énergie de l'onde transmise.

Pour une onde plane, selon la loi d'absorption de Beer, l'intensité (I) décroît exponentiellement en fonction de la distance (X) selon la relation (Figure 7) :

$$I(x) = I(0) e^{-\alpha x}$$

Figure 7 : Diminution de l'intensité (I) d'une onde sonore en fonction de la distance (X).



L'atténuation (R) peut être également exprimée par la réduction d'intensité en dB tel que :

$$R = \beta f x$$

avec x l'épaisseur traversée et α , β les coefficients d'atténuation (Gullo, 2010).

Les dauphins basent leur communication sur l'émission de sons complexes qui ont fait l'objet de nombreuses études scientifiques. Nous nous attacherons donc maintenant aux différents sons produits par les dauphins puis à l'étude de leur système émetteur et récepteur.

1.3 Les différents sons émis par les dauphins

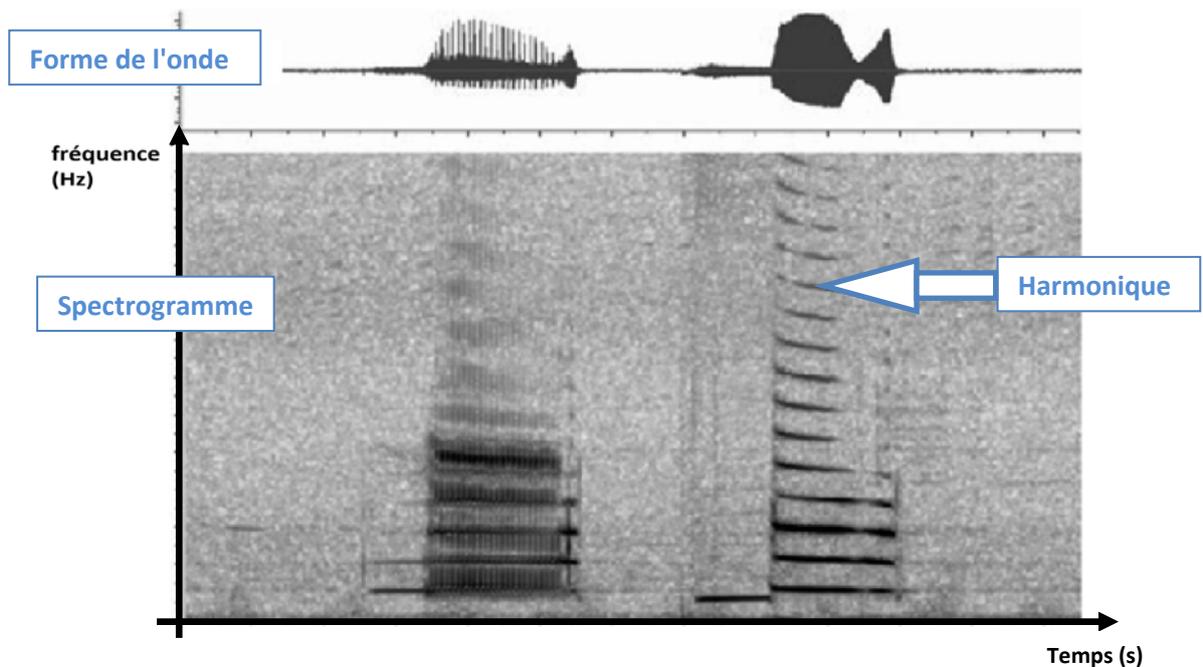
1.3.1 Les caractéristiques des sons émis par les dauphins

Nous pouvons classer les sons produits par les dauphins en deux catégories : les sons dits à modulation de fréquence et ceux à modulation d'amplitude. Les sons à modulation de fréquence ont une fréquence qui varie dans le temps comme les sifflements des dauphins par exemple. Les sons à modulation d'amplitude, comme les "grognements" émis par de nombreux mysticètes (cétacés à fanons), se caractérisent par une amplitude variable.

Les ondes sonores sont habituellement représentées par un spectrogramme avec la fréquence en ordonnée et le temps en abscisse.

La Figure 8 représente un son à modulation d'amplitude et un son à modulation de fréquence de deux baleines bleues (*Balaenoptera musculus*).

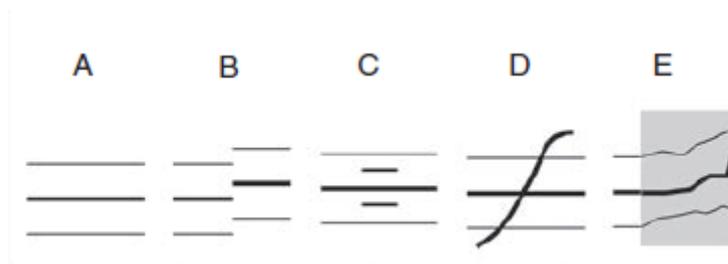
Figure 8 : Illustration d'un signal à modulation d'amplitude (à gauche) et d'un signal à modulation de fréquence (à droite) de deux baleines bleues (Frankel, 2009).



Le signal à modulation d'amplitude montre comme des "battements" d'amplitude, la forme de l'onde est découpée. A l'inverse, le signal à modulation de fréquence présente une forme d'onde lisse. Le spectrogramme du deuxième signal change avec le temps : il s'agit donc bien d'un signal à modulation de fréquence. Les lignes présentes au-dessus de la fréquence fondamentale correspondent aux différents harmoniques du son dont la fréquence est un multiple de la fréquence fondamentale. Les harmoniques ne sont présents que lors d'un signal à modulation de fréquence. Les bandes horizontales du signal à modulation d'amplitude ressemblent aussi à des harmoniques mais elles ne sont que le résultat du taux de la modulation de l'amplitude.

Récemment, les scientifiques ont découvert de nouveaux spectres appelés "phénomènes non linéaires" ("nonlinear phenomena"). Ceux-ci incluent des sons avec des fréquences qui changent instantanément ("frequency jump"), des subharmoniques, des sons composés de plusieurs harmoniques ("biphonation") et un son particulier difficilement traductible qualifié par les anglais-saxons de "deterministic chaos" qui résulte de l'oscillation des plis vocaux de manière asynchrone (Figure 9).

Figure 9 : Exemples d'un son linéaire et de différents sons non linéaires (Frankel, 2009).



A : signal linéaire classique

Les fréquences restent les mêmes au cours du temps.

B : "frequency jump"

L'espacement entre les fréquences reste le même mais à un moment donné il se produit une translation de l'ensemble des fréquences, comme un saut de fréquence.

C : "subharmonics"

Des "sous-fréquences" apparaissent dans le signal. Elles divisent l'ancien écart entre les fréquences en deux parties égales d'où le terme de sub-harmoniques.

D : "biphonation"

Certaines fréquences du son émis sont fixes et d'autres sont modulées et donnent cette forme en "S".

E : "deterministic chaos"

A un instant donné, les fréquences ne sont plus multiples les unes des autres. Ceci se traduit par des courbes dont les évolutions ne sont pas exactement semblables d'où le terme de "deterministic chaos".

Lors d'un signal d'écholocation émis par un dauphin, en raison de l'atténuation inhérente aux différents phénomènes décrits précédemment, les hautes fréquences (80-150kHz) sont utilisées pour l'écholocation à courte distance (moins de 100 mètres). Rappelons que plus la fréquence d'émission des ondes sonores diminuent, plus la résolution est basse. Néanmoins, les fréquences entre 30 et 80 kHz sont couramment utilisées (Fulton, 2011). La Figure 10 représente une extrapolation de l'atténuation du signal sonore à haute fréquence émis par un dauphin.

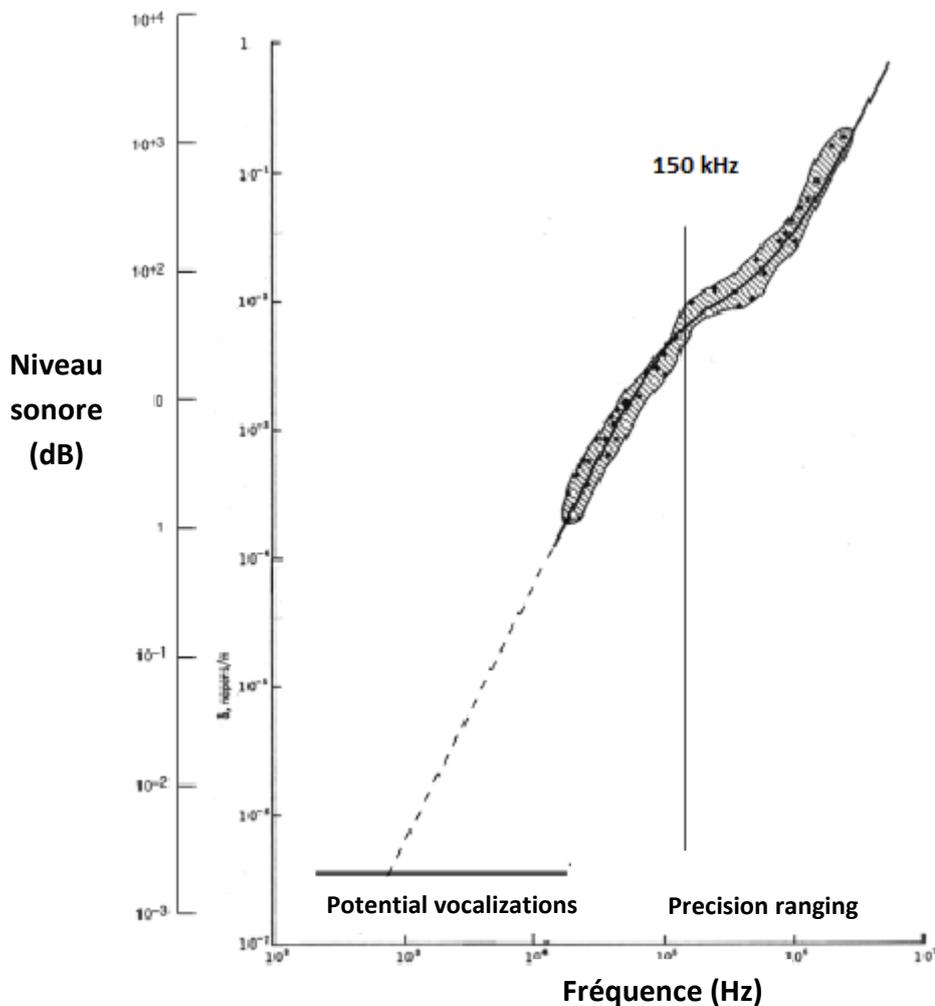


Figure 10 : Atténuation d'un signal sonore haute fréquence dans le milieu marin (Fulton, 2011).

La zone grisée correspond à la zone d'approximation expérimentale. L'épaisseur de cette zone donne l'écart-type par rapport à la ligne centrale.

Les hautes fréquences (80-150 kHz) sont utilisées par les dauphins pour une écholocation de courte distance (<100 m) notamment pour chasser car la précision de leur sonar est meilleure ("precision ranging"). Les fréquences comprises entre 30 et 80 kHz sont également utilisées ; leur résolution est moins bonne mais elles parcourent plus de distance (environ 600 m). Les basses fréquences (200-1000 Hz) sont utilisées pour communiquer sur une grande distance. Les fréquences inférieures à 200 Hz ne semblent être utilisées que par les grandes baleines. Elles leur permettent de communiquer à des centaines de kilomètres de distance. Les scientifiques n'ont pas prouvé que les dauphins soient capables d'émettre dans cette gamme de fréquence ("potential vocalizations").

1.3.2 Les clics et les sifflements (d'après Frankel, 2009)

Les clics et les sifflements sont deux catégories de signaux acoustiques émis par les dauphins.

Les clics sont utilisés dans l'écholocation par tous les odontocètes (cétacés à dents). Les dauphins peuvent émettre des sons pulsés également appelés "bande de fréquence large" ; ils sont composés de clics répétés séparés par intervalle de temps très court. Ils comprennent des "séries de clics" et des "burst pulses", littéralement "sons pulsés qui éclatent" qui se distinguent par leur intervalle de temps séparant chaque clic.

Les sifflements correspondent à des sons à modulation de fréquence également appelés "bande de fréquence étroite". Ils ne semblent posséder qu'une fonction de communication et ne sont pas produits par tous les dauphins.

L'étude fonctionnelle des différents sons émis sera abordée dans la Partie 2 page 63.

1.3.2.1 Les clics

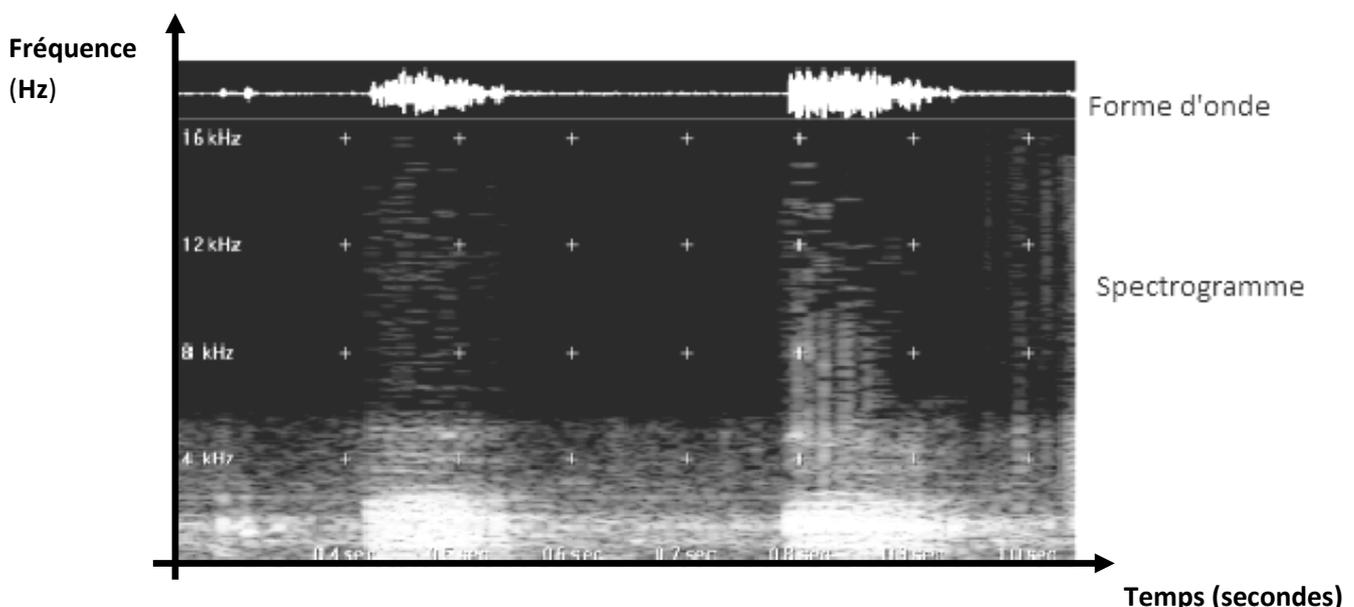
Les clics sont utilisés pour l'écholocation et pour la communication.

Les "séries de clics" sont des séquences de sons pulsés répétées. Un clic dure environ de 50 μ sec à 400 μ sec et possède une fréquence qui varie de 5 à 150 kHz. Plus précisément, Lammers *et al.* (2003), dans une étude sur les dauphins tachetés de l'Atlantique et les dauphins à longs becs, ont enregistré des pics de fréquence compris entre 60 et 120 kHz en moyenne. La répétition d'une "série de clics" peut varier d'une à plusieurs centaines par seconde. Elle est de 30 clics par série pour le dauphin à long bec et de 100 clics pour le dauphin tacheté de l'Atlantique.

Les "burst pulses", ou "sons pulsés explosifs" se définissent comme une "série de clics" caractérisée par un taux de répétition de clics très élevés : l'intervalle entre chaque clic est de 5 μ sec. L'oreille humaine ne perçoit pas une séquence de sons mais un son continu. Leur fréquence se situe généralement dans les ultrasons et est rarement inférieure à 20 kHz. Ils présentent une grande variété en fonction des espèces : le pic de fréquence peut atteindre 100 kHz chez le dauphin de Commerson (*Cephalorhynchus commersonii*) par exemple. Lammers *et al.* (2003) ont remarqué que les dauphins tachetés produisent plus de "burst pulses" que les dauphins à longs becs. Ceci est probablement dû au fait que les dauphins tachetés sont plus actifs le jour (au moment des enregistrements) que ces derniers.

La Figure 11 représente un enregistrement d'un son pulsé explosif d'un grand dauphin (*Tursiops truncatus*).

Figure 11 : Spectrogramme et forme d'onde d'un son pulsé explosif d'un grand dauphin enregistré en Sardaigne (Lopez, 2009).



Il existe une grande variété de sons pulsés dont l'oreille humaine ne distingue pas toutes les subtilités. Citons par exemple :

- les "barks" ou aboiements,
- les "donkey's bray" ou braiements d'âne,
- les "squeaks" ou couinements,
- les "squawks" ou cris rauques,
- les "grunts" ou grincements,
- les "mews" ou miaulements,
- les "yelps" ou jappements,
- les "pops" ou boum,
- les "buzzes" ou bourdonnements,
- les "creaks" ou craquements.

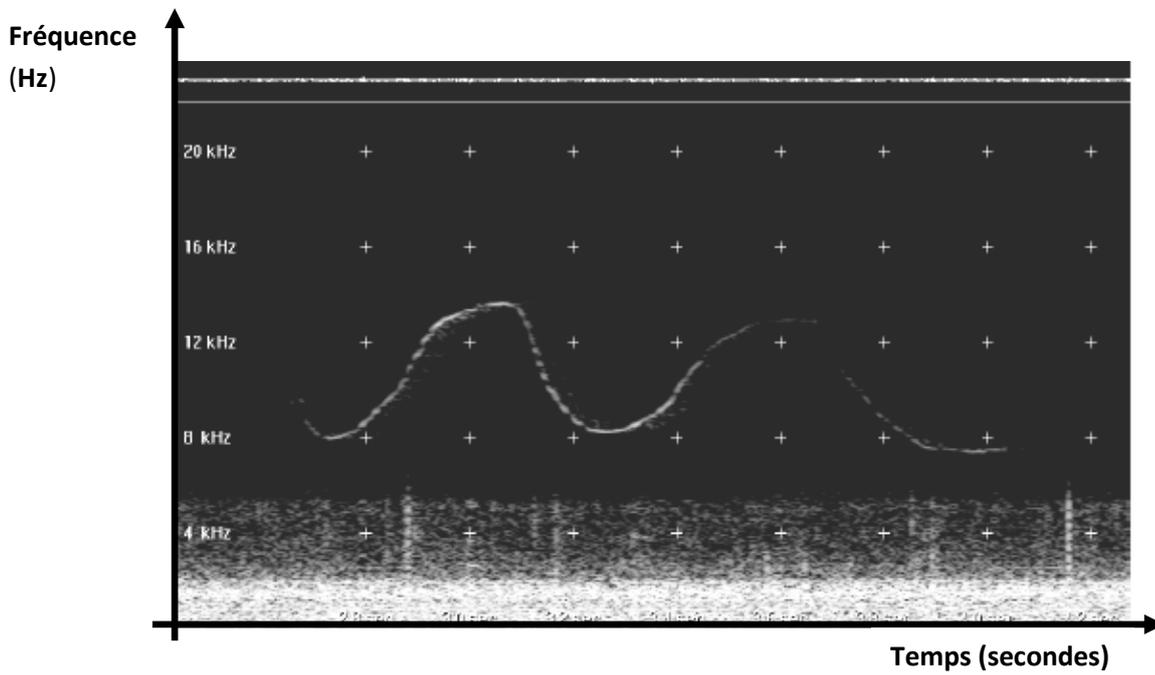
1.3.2.2 Les sifflements

Les sifflements font partie des sons à modulation de fréquence. Ils sont émis entre 5 et 20 kHz en moyenne. Lammers *et al.* (2003) ont montré, à partir de son étude portant sur 557 sifflements de dauphins tachetés et de dauphins à long bec, que la fréquence fondamentale était respectivement de 27,1 kHz et de 24,9 kHz. Avec cette fréquence basse fondamentale, ces sons se propagent plus loin que les sons pulsés.

Les sifflements sont des signaux complexes composés le plus souvent de 1 à 3 harmoniques qui peuvent avoir une fréquence dans les ultrasons à plus de 70-80kHz chez certaines espèces. Le nombre d'harmoniques, leur moment d'apparition et leur présence durant tout le sifflement est très variable. Chez le dauphin tacheté, on a pu enregistrer 11 harmoniques (Figure 13) dont l'énergie diminue avec le nombre. A l'heure actuelle, il n'y a pas eu encore d'étude qui ait explorée la fonction et la signification des harmoniques. Nous ne savons pas expliquer pourquoi certains sifflements contiennent des harmoniques et d'autres non. L'hypothèse de Lammers et de son équipe (2003) est que la composition des harmoniques et leur moment d'apparition ne sont pas dus au hasard et qu'elles constituent un véritable signal social.

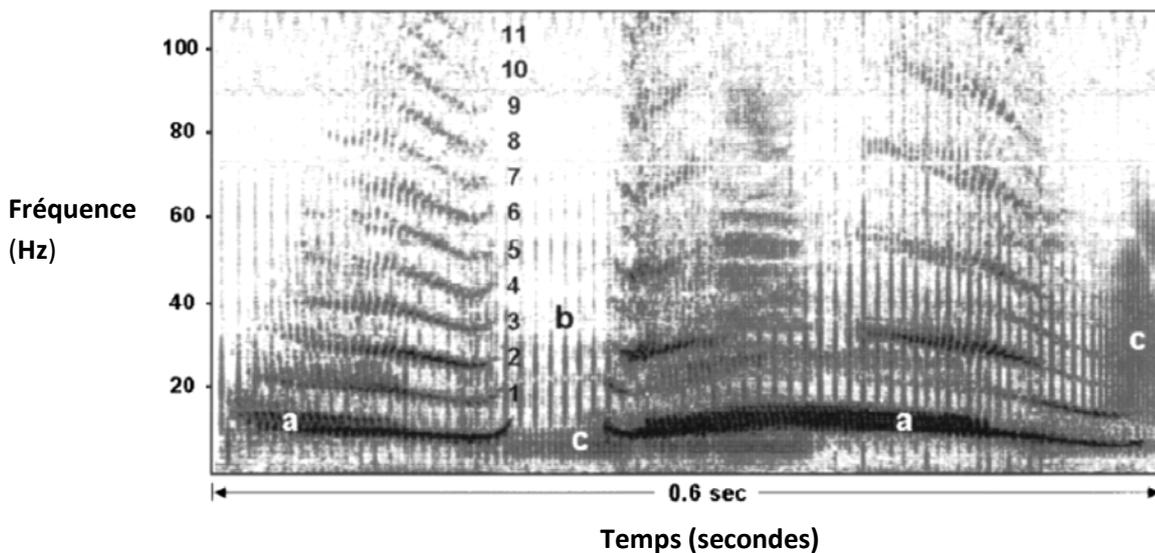
Les Figures 12 et 13 présentent plusieurs enregistrements sonores de différentes espèces de dauphins.

Figure 12 : Spectrogramme et forme d'onde d'un sifflement d'un grand dauphin (*Tursiops truncatus*) enregistré en Sardaigne (Lopez, 2009).



Le sifflement est représenté par une courbe sinusoïdale et sa forme d'onde est représentée par une droite.

Figure 13 : Séquence de deux sifflements (a) avec des clics d'écholocation (b) et des sons pulsés (c) de dauphins tachetés (Lammers et al., 2003).



Le premier sifflement contient 11 harmoniques numérotés.

Le Tableau 1 répertorie certaines caractéristiques de sons émis par plusieurs espèces de dauphins.

Tableau 1 : Fréquences sonores de différents sons émis par plusieurs espèces d'odontocètes (Parsons et Dolman, 2004, a).

Espèces		Fréquences (kHz)
<i>Delphinapterus leucas</i>	Sifflements	0,26-20
	Sons pulsés	0,4-12
	Clics d'écholocation	40-60, 100-120
<i>Delphinus delphis</i>	Sifflements	2-18
	Pépiements	8-14
	Aboiements	< 0,5-3
	Clics	0,2-150
<i>Globicephala melas</i>	Sifflements	1-8
	Clics	1-18
	Clics d'écholocation	6-11
<i>Phocoena phocoena</i>	Sifflements	2
	Clics d'écholocation	110-150
<i>Stenella coeruleoalba</i>	Sifflements	1,1-24+
<i>Tursiops truncatus</i>	Sifflements	0,8-24
	Clics	0,2-150
	Aboiements	0,2-16
	Sons basse fréquence	0,05-0,9
	Clics d'écholocation	110-130

Nous pouvons remarquer qu'il existe une grande diversité de sons émis par les odontocètes. Ces sons possèdent chacun plusieurs fréquences d'émission rendant l'analyse fonctionnelle complexe.

1.4 Le système émetteur des dauphins

Comme nous l'avons vu précédemment, les dauphins sont capables d'émettre une large variété de signaux sonores. Le système émetteur des dauphins fait débat depuis des décennies et plusieurs hypothèses s'affrontent encore. Le site de production des sons sera étudié dans un premier temps puis nous nous intéresseront à l'émission des sons et à leur propagation.

1.4.1 L'anatomie du site de production des sons

1.4.1.1 Les sacs aériens et les valves nasales

Les delphinidés possèdent plusieurs diverticules mous reliés aux voies respiratoires mais indépendants du squelette, couramment appelés les sacs aériens ou sacs nasaux. Trois types de sacs sont généralement présents : les sacs localisés au niveau para-nasal dorsalement au crâne, les sacs ptérygoïdes para-pharyngaux ventralement au crâne et les sacs laryngaux présents au niveau ventral du larynx.

Les sacs nasaux sont uniquement présents chez les odontocètes.

On distingue (Figures 14, 15, 16 et 17) :

- des sacs présents par paires : les vestibulaires, les nasofrontaux, les prémaxillaires et les ptérygoïdes,
- d'autres petits sacs en exemplaire unique qui ne sont pas présents chez toutes les espèces : le sac accessoire et le sac caudal. Ce dernier est uniquement présent chez le Beluga (*delphinapterus leucas*) et chez les Phoconidés (Reidenberg et Laitman, 2008).

Chez le grand dauphin (*Tursiops truncatus*), Mead (1975) répertorie les sacs prémaxillaires, nasofrontaux, vestibulaires et le sac accessoire (Figures 16 et 17).

Les sacs nasaux droits et gauches sont asymétriques, leur forme et leur nombre dépendent de l'espèce. Les sacs gauches sont généralement plus grands que les droits.

La musculature présente au niveau des sacs nasaux est adaptée pour réguler la dimension de ceux-ci. Comme la plupart d'entre eux ne sont pas liés aux os, ils peuvent se distendre dans la couche de muscles, de gras et de tissus conjonctifs qui les entourent.

Les sacs prémaxillaires sont situés ventralement au niveau de la mâchoire supérieure. Ce sont les seuls sacs qui sont attachés à de l'os. En effet, ils sont adhérents à la face dorsale de l'os prémaxillaire. Cet attachement limite leur capacité de distension. Dorsalement, ils sont en contact avec le muscle des valves nasales. Ils constituent les sacs aériens les plus grands chez le grand dauphin.

Les sacs nasofrontaux s'étendent dans le tissu qui entoure le conduit nasal, dorsalement aux valves nasales. Ils sont constitués d'une partie antérieure et d'une partie postérieure. Ils sont également appelés sacs tubulaires.

La position centrale du conduit nasal est généralement appelée "cavité spiracle" ("spiracular cavity"). C'est dans cette cavité que les sacs vestibulaires s'ouvrent dorsalement. Ce sont plutôt des diverticules larges et plats.

Ils s'étendent latéralement au conduit nasal sur un plan horizontal. Ils mesurent 6 cm de large et 4 cm de long chez le grand dauphin.

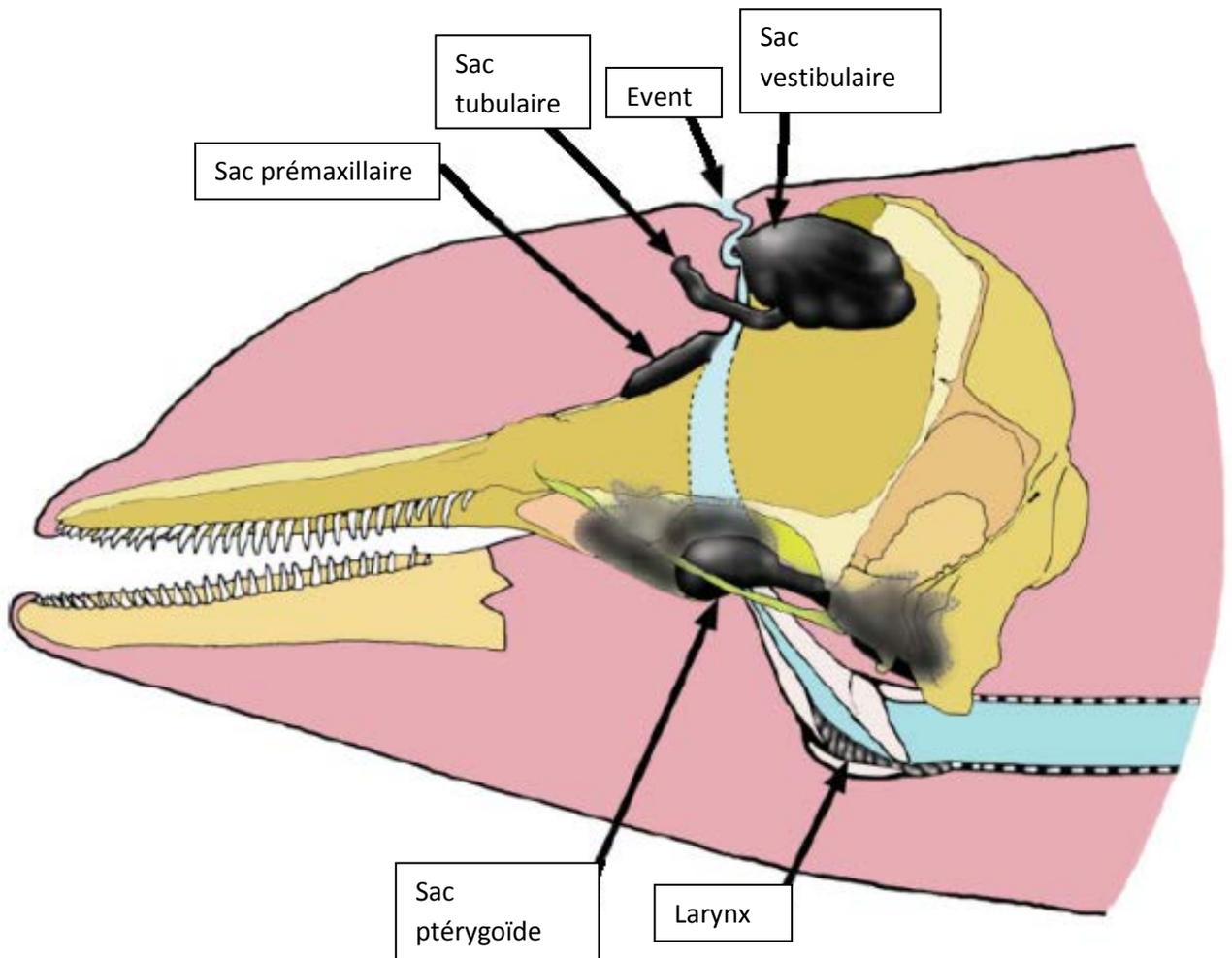
Les sacs ptérygoïdes sont positionnés ventralement au niveau du crâne. Ce sont des extensions du tube pharyngo-tympanique (tube qui relie l'oreille moyenne au nasopharynx). Ils comprennent plusieurs sacs connectés à la cavité de l'oreille moyenne. Bien qu'ils ne soient pas cloisonnés par des os, ils sont parfois appelés "sinus" en référence aux sinus des mammifères terrestres. Ces sacs sont très larges et semblent liés à un réseau complexe de vaisseaux qui se remplit de sang sous l'augmentation de la pression pour accommoder la diminution du volume d'air du sac.

Le larynx possède plusieurs petits diverticules appelés sacs laryngaux. Ils sont différents des autres de par leur étroitesse et leur aspect charnu. Occasionnellement ils peuvent être fenestrés et peuvent communiquer avec les sacs adjacents (Figures 14, 20 et 21).

Le sac accessoire chez le grand dauphin (*Tursiops truncatus*) est positionné au niveau du vestibule inférieur (Figure 17). Il s'agit du sac aérien le plus petit : il est inférieur ou égal à 1 cm de diamètre et 2 cm de longueur (Mead, 1975). L'ouverture du sac accessoire et des sacs nasofrontaux est permise grâce à la traction du ligament de l'évent (Figures 16 et 17).

Les sacs aériens sont en association avec les valves nasales. Le corps des valves est constitué d'un muscle (le muscle des valves nasales) qui est rattaché à un tissu conjonctif dense. Elles forment de petites lames de chair et en faisant protrusion dans le conduit nasal, elles peuvent assurer sa fermeture lorsque le muscle des valves nasales est contracté (Figures 16 et 17).

Figure 14 : Illustration schématique de la tête d'un dauphin (Reidenberg, 2008).



Les sacs aériens sont représentés en noir, les voies respiratoires en bleu, et le squelette en jaune. Une portion de la mandibule a été retirée permettant de révéler les sacs et le larynx positionnés en dessous.

Figure 15 : Organisation anatomique schématique de la tête d'un dauphin (Au, 2009).

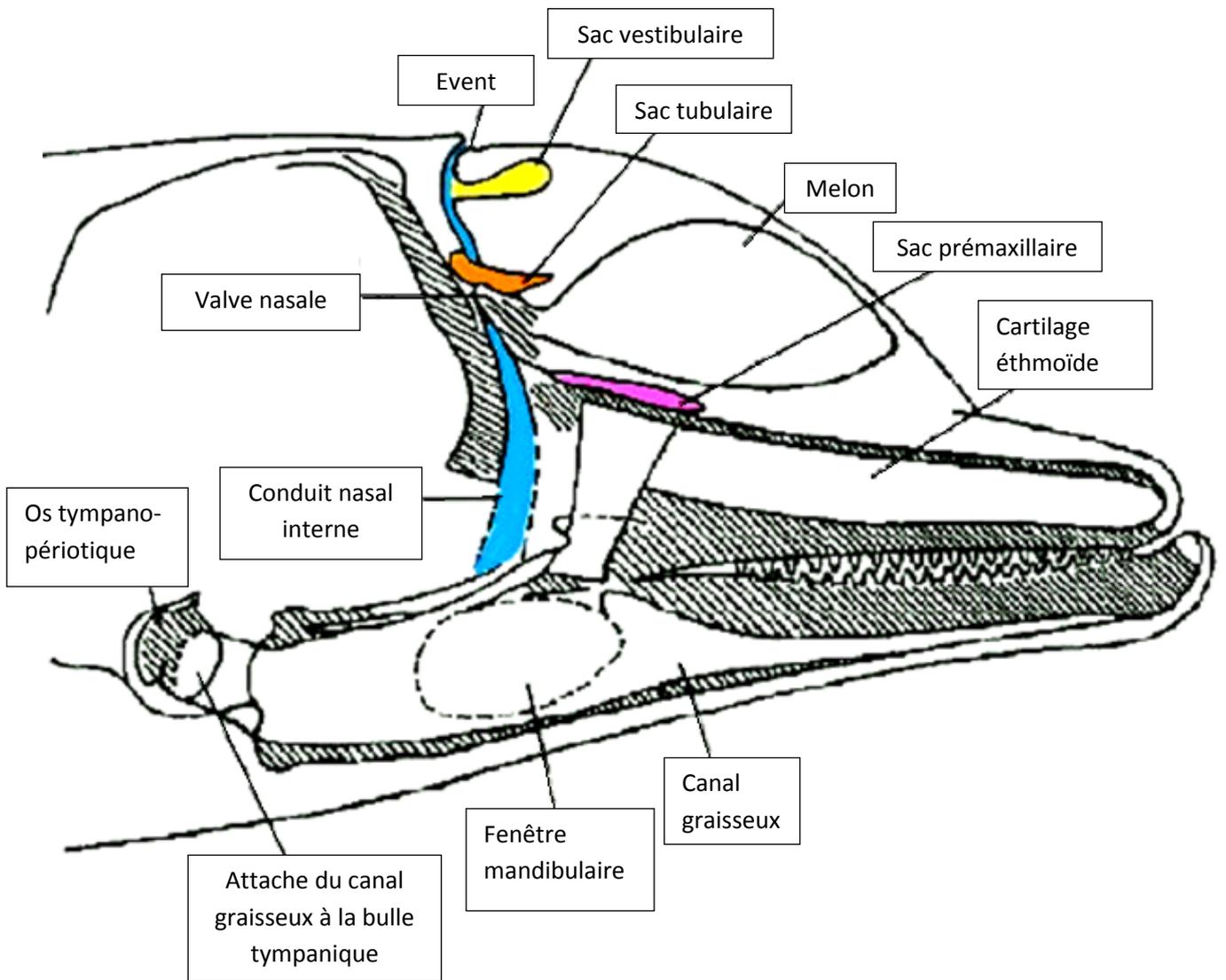
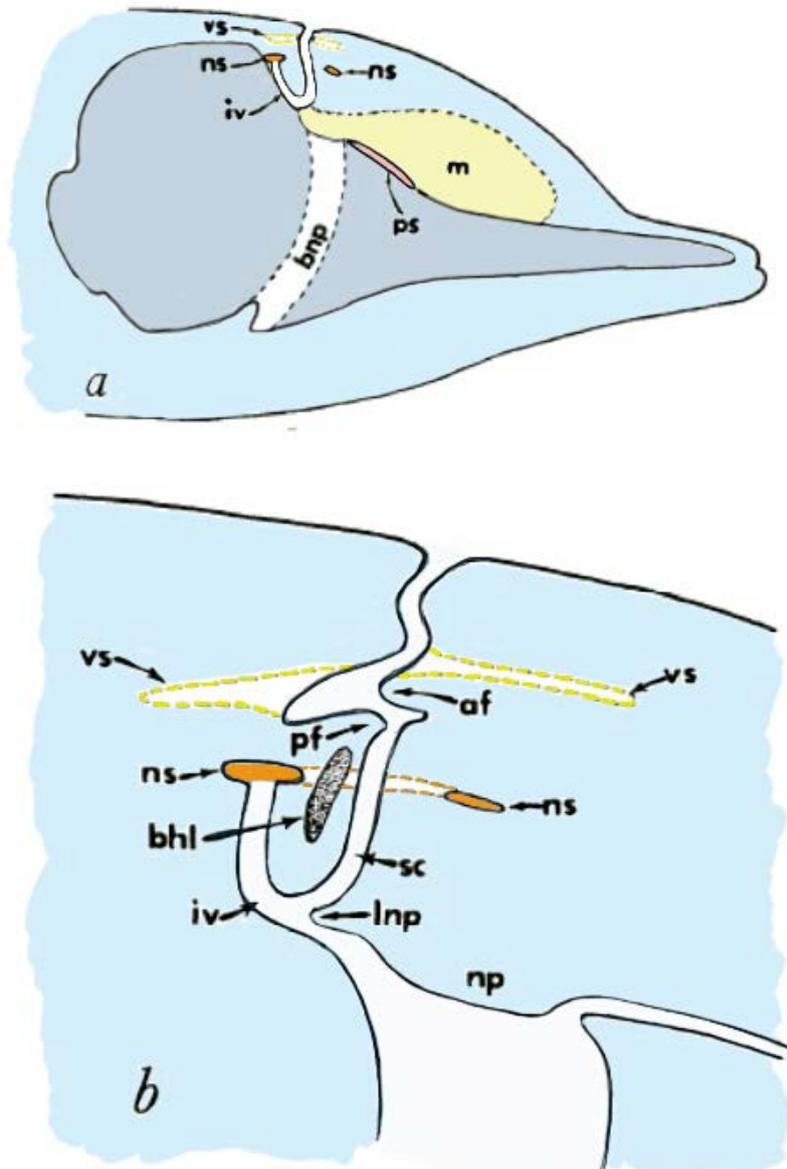


Figure 16 : Les sacs aériens d'un dauphin (Mead, 1975).



a : coupe sagittale

b : détail de la coupe sagittale

af : anterior fold (pli antérieur)

bhl : blowhole ligament (ligament de l'évent)

bnp : bony nasal passage (passage du conduit nasal)

iv : inferior vestibule (vestibule inférieur)

np : nasal plug (valve nasale)

pf : posterior fold (pli postérieur)

ps : premaxillary sac (sac prémaxillaire)

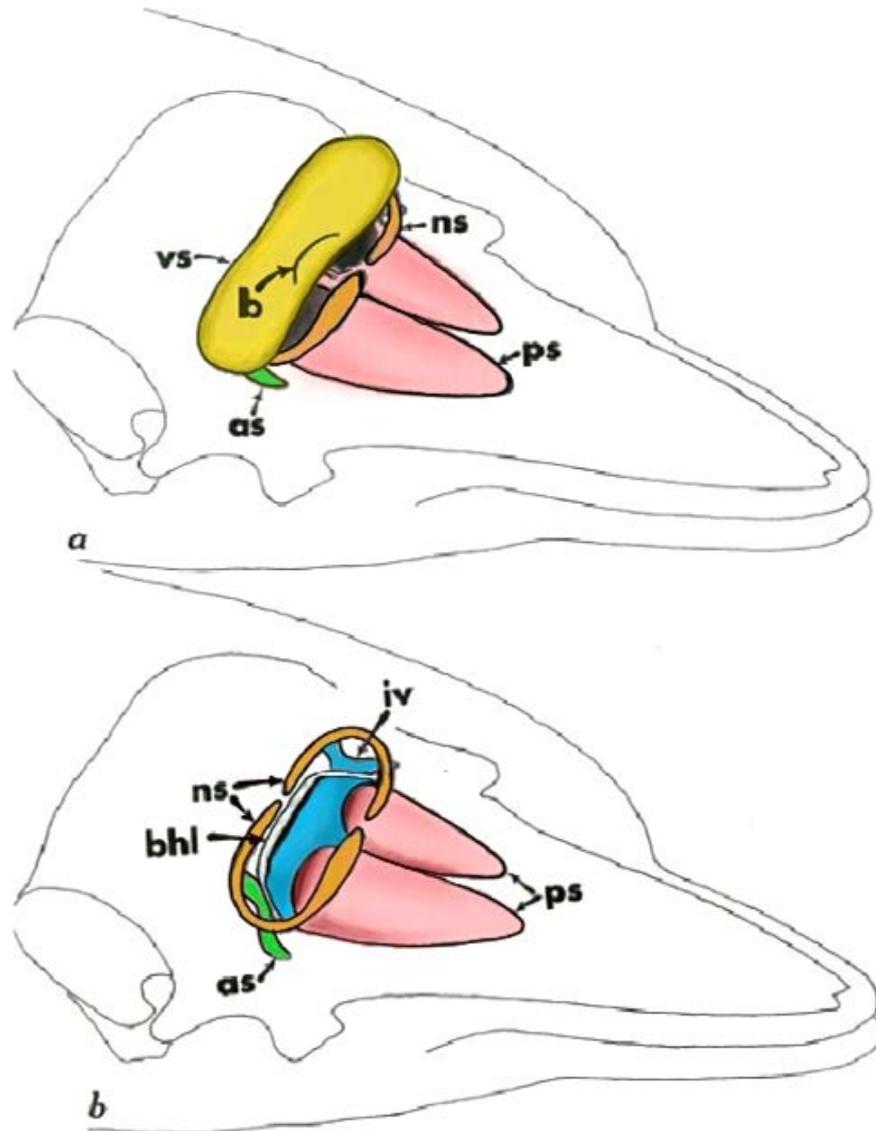
sc : spiracular cavity (cavité spiracle)

vs : vestibular sac (sac vestibulaire)

ns : nasofrontal sac (sac nasofrontal)

lnp : interne nasal plug (valve nasale interne)

Figure 17 : Diverticules nasaux du grand dauphin *Tursiops truncatus* (Mead, 1975).



a : vue oblique

b : même vue mais avec les sacs vestibulaires et la cavité spiracle retirés

as : accessory sac (sac accessoire)

b : blowhole (évent)

bhl : blowhole ligament (ligament de l'évent)

iv : inferior vestibule (vestibule inférieur)

np : nasal plug (valve nasale)

ns : nasofrontal sac (sac nasofrontal)

ps : premaxillary sac (sac prémaxillaire)

sc : spiracular cavity (cavité spiracle)

vs : vestibular sac (sac vestibulaire)

Le système de production sonore du dauphin ne comprend pas seulement les sacs nasaux et les valves nasales : une autre structure complexe leur est associée, le complexe MLDB.

1.4.1.2 Le complexe MLDB

Chaque odontocète (excepté le cachalot) possède une paire de structures particulières appelé le complexe MLDB ("monkey lips/dorsal bursae"). Ce complexe est situé sur la partie supérieure de la tête en-dessous de l'évent et du plancher ventral des sacs aériens vestibulaires. Il est composé d'une paire de bourses remplies de graisse, du ligament de l'évent et de cartilage appelé cartilage bursal (Frankel, 2009).

La paire de bourses est située au niveau de la terminaison postérieure dorsale du melon (voir page 40) et est enchâssée dans la paroi de la cavité spiracle (voir page 28 et Figures 16 et 17). La paire droite est associée au conduit nasal droit et la paire gauche est affiliée au conduit nasal gauche. Chaque paire de bourses comprend une bourse antérieure et une postérieure.

Une paire de lèvres phoniques ("monkey lips") est enchâssée dans chacune des bourses et fait protrusion dans le conduit nasal. Le terme de "monkey lips" provient de la structure des lèvres phoniques du cachalot qui sont en forme de museau de singe. Le fait de presser sur les lèvres provoque une petite ouverture dans la partie dorsale de la cavité spiracle (Cranford *et al.*, 1996).

Le ligament de l'évent est étiré du sommet du crâne, le long de la bordure postérieure de la cavité spiracle au bord latéral postérieur de l'os prémaxillaire. Même s'il n'est pas associé à l'évent, il tient ce nom car sa fonction première est d'aider la fermeture du principal passage de l'air et de prévenir l'introduction de l'eau dans les voies respiratoires (Cranford *et al.*, 1996).

Les tissus conjonctifs forment le support des éléments du complexe MLDB. Ils maintiennent et modifient la forme du complexe en ajustant la tension ou la pression à travers l'action des muscles.

La Figure 18 représente schématiquement le complexe MLDB. Les lèvres phoniques sont représentées en noir et les bourses en rouge et jaune.

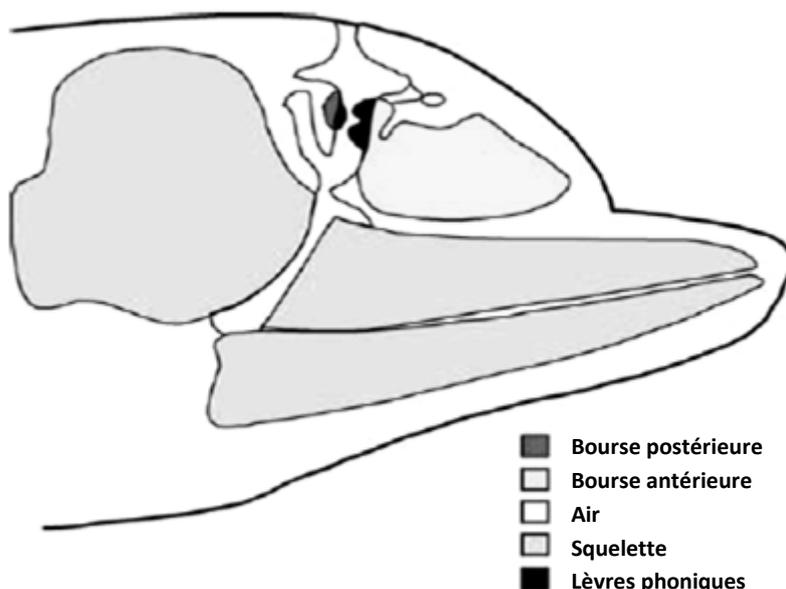


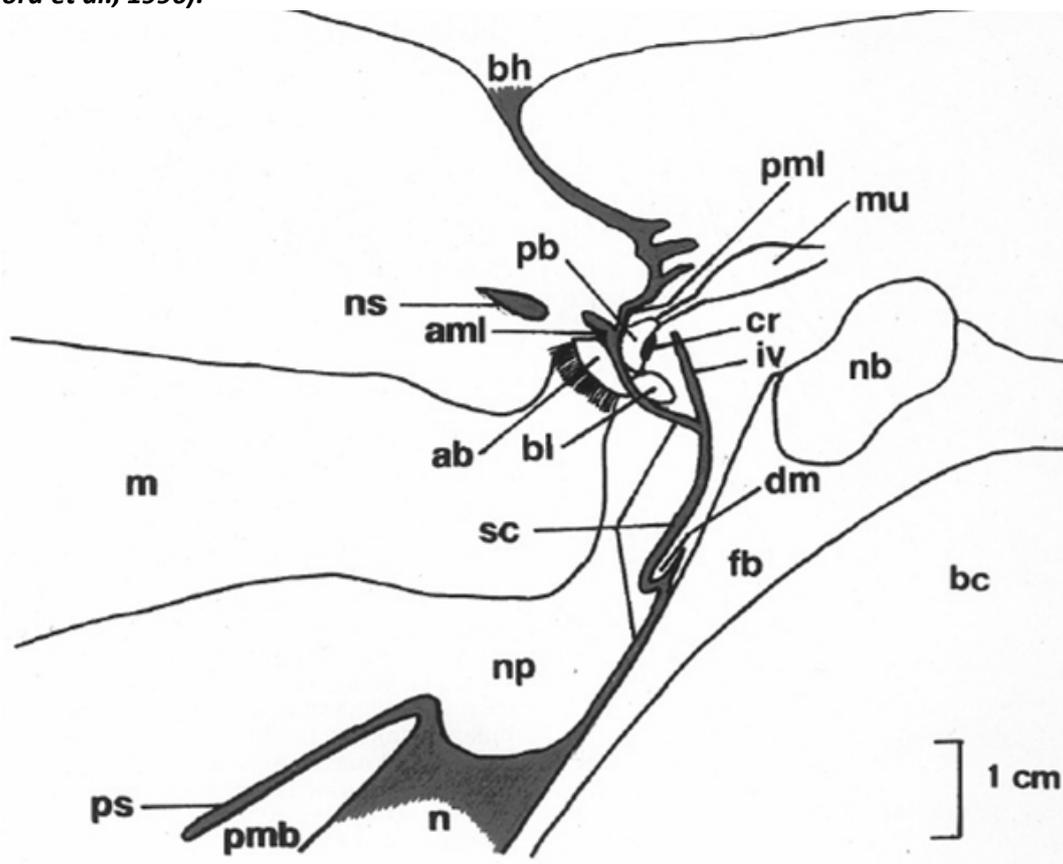
Figure 18 : Représentation schématique du complexe "Monkey Lips Dorsal Bursae" (Frankel, 2009).

Le complexe "Monkey Lips Dorsal Bursae" est composé de deux paires de bourses (une antérieure et une postérieure) enchâssées dans deux lèvres phoniques qui font protrusion dans le conduit aérien supérieur. Pour plus de clarté le melon n'a pas été représenté sur le schéma.

Le grand dauphin possède deux complexes MLDB (un pour chaque conduit nasal) de taille différente. Cette structure asymétrique serait à l'origine de sons différents, notamment les deux pics de fréquence retrouvés dans les clics d'écholocation (Frankel, 2009).

Pour résumer, le système de production sonore chez les dauphins inclut des sacs aériens, des valves nasales, une musculature bien développée, un conduit nasal et une paire de bourses graisseuses dans laquelle sont enchâssées deux lèvres phoniques. Tous ces différents éléments anatomiques sont détaillés dans la Figure 19.

Figure 19 : Coupe parasagittale droite d'un grand dauphin *Tursiops truncatus* (Cranford et al., 1996).



ab : anterior bursa (bourse antérieure)
aml : anterior ridge of monkey lip (lèvre phonique antérieure)
bc : brain cavity (cavité cérébrale)
bh : blowhole (évent)
bl : blowhole ligament (ligament de l'évent)
cr : bursal cartilage (cartilage bursal)
dm : diagonal membrane
fb : frontal bone (os frontal)
iv : inferior vestibule (vestibule inférieur)
m : melon
mu : intrinsic muscle of nasofrontal sac (muscle intrinsèque du sac nasofrontal)

n : bony naris (conduit nasal)
nb : nasal bone (os nasal)
np : nasal plug (valve nasale)
ns : anterior nasofrontal sac (sac nasofrontal antérieur)
pb : posterior dorsal bursa (bourse dorsale postérieure)
pmb : premaxillary bone (os prémaxillaire)
pml : posterior ridge of monkey lip (lèvre phonique postérieure)
ps : premaxillary sac (sac prémaxillaire)
sc : spiracular cavity (cavité spiracle)

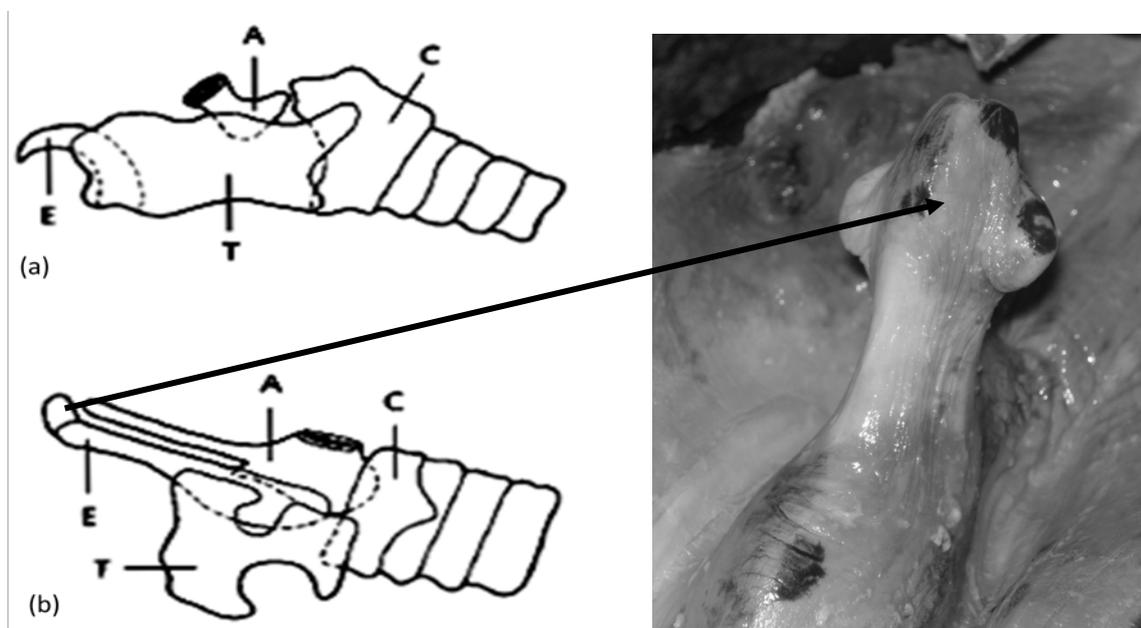
1.4.2 Le mécanisme de production sonore

Le mécanisme de production des sons chez les cétacés fait l'objet de débats depuis des décennies et n'est toujours pas résolu. En effet, trois hypothèses s'affrontent (Cranford *et al.*, 1996) :

- le larynx est le site de production sonore comme chez les mammifères terrestres,
- un mécanisme de friction-striction des valves est à l'origine du son,
- les sons sont produits grâce à un système de mise sous pression de l'air.

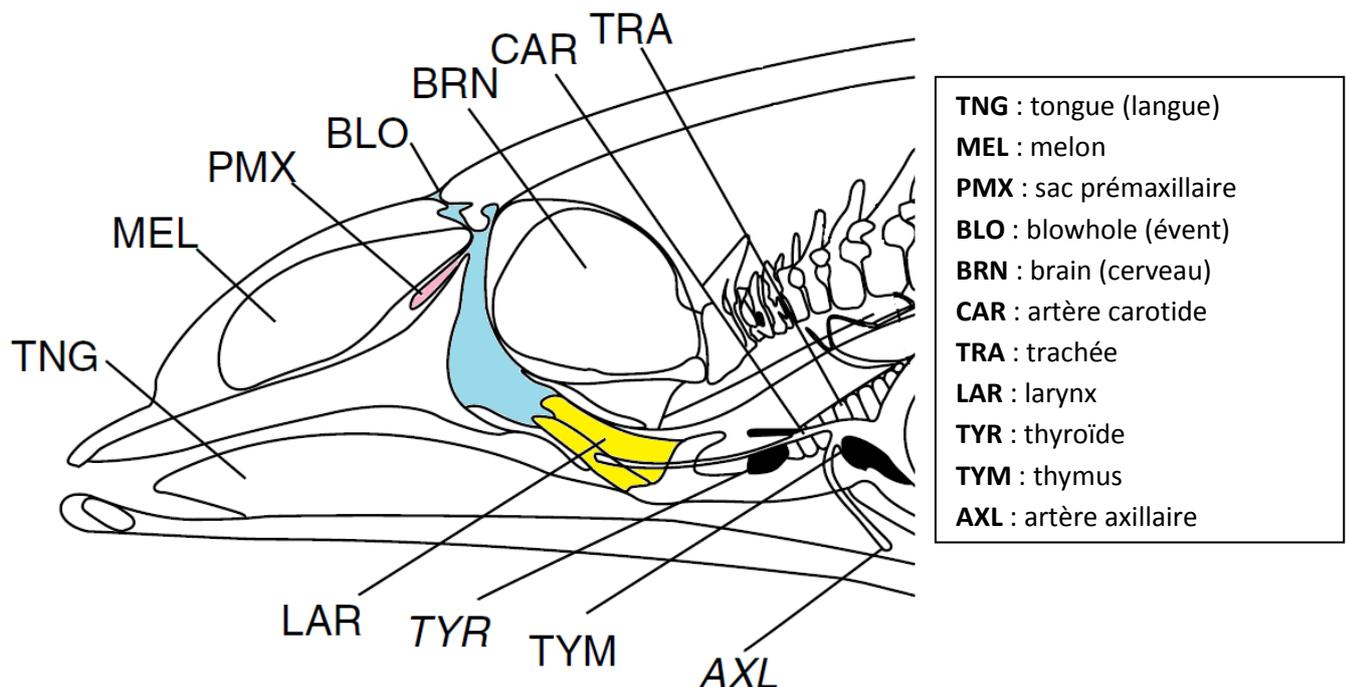
Les odontocètes ont un larynx différent de celui des mammifères terrestres : les cartilages aryténoïdiens et l'épiglotte sont allongés et forment une structure en forme de "bec de canard" fermée grâce à un sphincter (Figures 20 et 21). Il possède des plis vocaux semblables à nos cordes vocales (Tyack et Miller, 2002).

Figure 20 : Comparaison d'un larynx de cheval (a) à celui de narval (b) et détail de l'épiglotte (Tyack et Miller, 2002 et photo : Julie Fabre).



A : cartilage aryténoïdien
C : cartilage cricoïdien
D : diverticule
E : épiglotte
T : cartilage thyroïdien

Figure 21 : Représentation schématique de la tête d'un dauphin (Leslie et Gulland, 2001).



Les voies respiratoires hautes sont représentées en bleu avec le sac prémaxillaire en rose et le larynx en jaune.

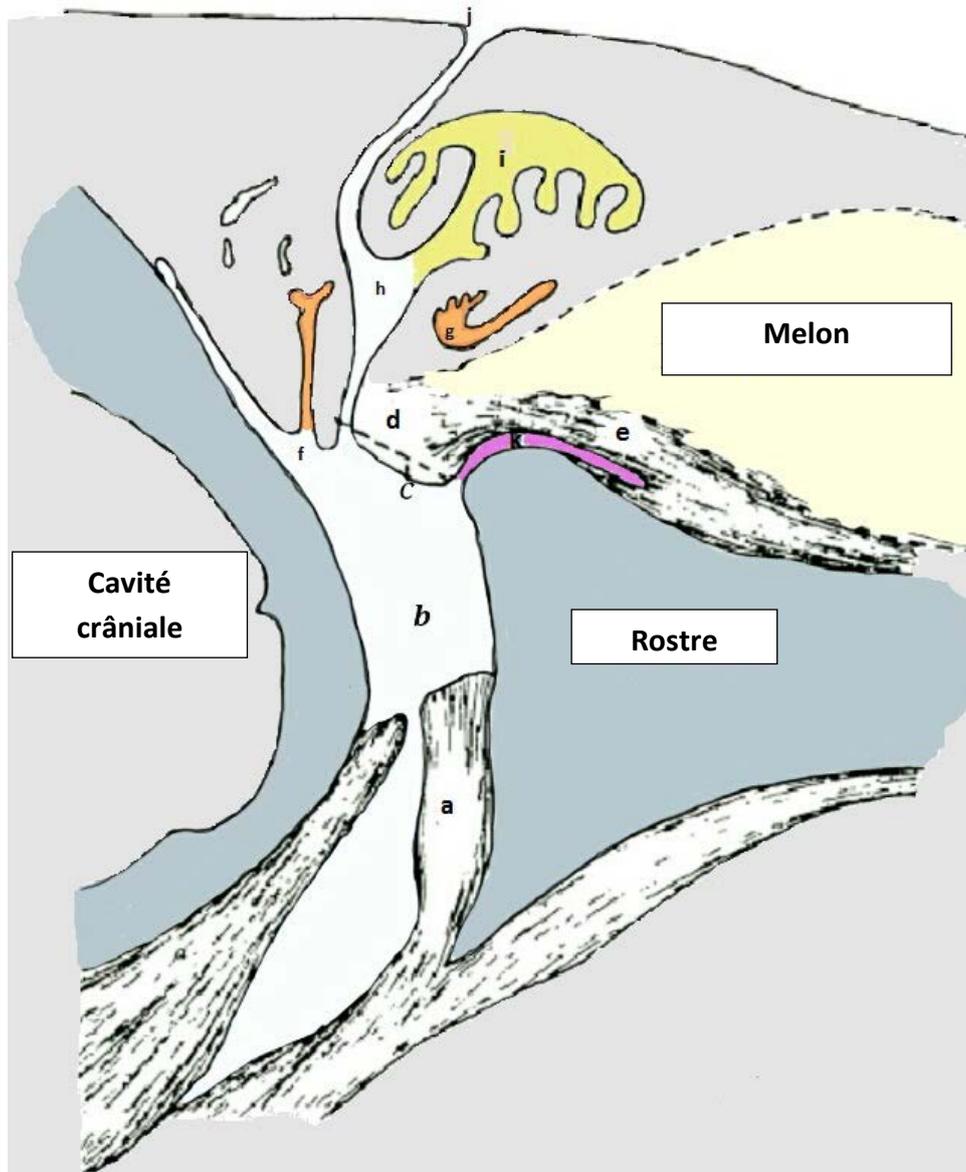
La première hypothèse impliquant le larynx a été soutenue par Purves et Pilleri en 1983. Ces auteurs suggèrent que le son est produit par les vibrations du cartilage épiglottique du larynx. Les partisans d'un mécanisme de production sonore laryngés basent leurs arguments principalement sur des considérations anatomiques et des expériences réalisées sur des cadavres ce qui leur a valu d'être souvent controversés (Cranford *et al.*, 1996).

En 1973, Evans et Maderson suggèrent que des mouvements de friction-striction des valves nasales contre le bord des conduits nasaux sont responsables de la production de sons. Mais les inspections visuelles et les palpations réalisées par Amundin et Andersen (1983) pendant la production de clics n'ont révélé aucun mouvement et infirment cette hypothèse. Cranford *et al.* (1996) réfutent également cette hypothèse quelques années plus tard.

En 1979, Dormer a radiographié des dauphins lorsqu'ils vocalisaient et a montré que l'air se déplace dans le conduit nasal. Les radiographies ont montré une fermeture des valves nasales durant la vocalisation mais aucun mouvement du larynx. Dormer a associé le mouvement de la valve nasale droite avec la production de clics et le mouvement de la valve gauche avec celle des sifflements. En 1981, Mackay and Liaw ont confirmé cette hypothèse (Tyack et Miller, 2002).

Amundin et Andersen (1983) ont mesuré la pression du conduit nasal et l'activité électrique des muscles de cette région. Avant les vocalisations, la pression de l'air augmente dans le conduit nasal. Pendant la vocalisation, l'activité musculaire mesurée est proche des valves nasales et non à côté du larynx, ce qui suggère que cette zone est responsable de la production sonore. Lorsque l'animal vocalise, la pression de l'air diminue à travers le conduit nasal sans qu'il y ait d'échappement de l'air par l'évent. Cette dernière observation suggère que l'air traverse le conduit puis les sacs aériens supérieurs (Figure 22).

Figure 22 : Coupe sagittale passant au travers du conduit nasal droit d'un marsouin commun *Phocoena phocoena* (Amundin et Andersen, 1983).



- a : complexe musculaire du nasopharynx
- b : partie supérieure du conduit nasal
- c : ouverture du conduit nasal
- d : valve nasale
- e : muscle de la valve nasale
- f : entrée du sac tubulaire droit
- g : sac tubulaire droit
- h : passage du conduit nasal supérieur
- i : sac vestibulaire droit
- j : évent
- k : sac prémaxillaire droit

Le complexe musculaire du nasopharynx (a dans la Figure 22) fait saillie dans le conduit nasal et forme ventralement une épaisse doublure. Lorsque ces muscles se contractent, le volume du conduit nasal diminue et l'air emprisonné à l'intérieur est envoyé dans la partie supérieure du conduit, juste ventralement au niveau de son ouverture (c dans la Figure 22). Cette action permet l'augmentation de pression de l'air contenu dans le conduit nasal et la fermeture des valves nasales.

La pression de l'air augmente également dans les sacs tubulaires dont l'entrée est en communication avec le conduit nasal. Leur forme semi-circulaire et le fait qu'ils entourent le conduit nasal permettent, avec l'augmentation de pression, de sceller l'ouverture du conduit.

Les valves nasales (d dans la Figure 22) sont étirées rostralement au moyen du muscle des valves nasales (e dans la Figure 22). Les faibles et brèves contractions du muscle des valves nasales permettent d'envoyer l'air pressurisé dans les sacs tubulaires et des sons sont ainsi produits (Amundin et Andersen, 1983).

La fréquence d'ouverture et de fermeture des valves détermine le taux de répétition d'un clic (Mead, 1975). L'air utilisé est collecté dans le vestibule et dans les sacs vestibulaires qui possèdent un fort potentiel à se distendre. Le volume d'air peut être recyclé grâce à la rétraction de la valve nasale et à la relaxation du complexe musculaire du nasopharynx (Amundin et Andersen, 1983) ou expulsé dans l'eau (Frankel, 2009).

A l'heure actuelle, la plupart des scientifiques s'accordent plutôt sur le fait que le son est produit lors du passage de l'air dans le conduit nasal de la tête du dauphin.

Cranford *et al.* (1996) démontrent que le conduit nasal peut être bloqué par une paire de lèvres internes qu'ils appellent les lèvres phoniques (Figure 18). Ils suggèrent que les sons sont produits lors du passage de l'air sous pression entre ces lèvres phoniques : en vibrant, ces dernières font vibrer à leur tour le complexe MLBD et des sons sont émis (Figure 18).

Néanmoins, l'implication du larynx fait toujours l'objet de recherche. Plusieurs partisans de l'hypothèse des sacs nasaux ne nient pas que certains sons puissent être tout de même produits par cet organe (Frankel, 2009). En effet, le larynx pourrait être impliqué dans le mécanisme de pressurisation de l'air. Sous l'action du complexe musculaire palato-laryngé, le larynx remonte dans la partie inférieure du conduit nasal et permet donc d'augmenter la pression de l'air contenu dans le conduit (Cranford *et al.*, 1996 et Huggenberger *et al.*, 2008).

Le mécanisme de production sonore repose donc sur un système complexe de mise sous pression de l'air dans le conduit nasal grâce au jeu des sacs aériens et grâce à la mise en vibrations des lèvres phoniques puis du complexe MLBD.

Une fois produits, les sons doivent être transférés dans l'eau et nous allons voir dans la Partie 1.5 page 43 que le système de réception sonore est tout aussi complexe que celui de production des sons.

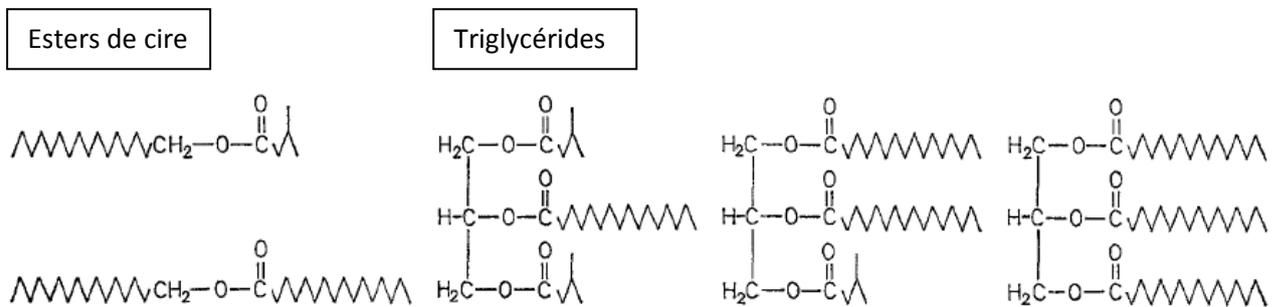
1.4.3 Comment les sons sont-ils transmis dans l'eau ?

Tous les odontocètes possèdent un système de propagation des sons appelé melon qui donne la forme ronde caractéristique du sommet du crâne de ces animaux.

Le melon est une structure ronde graisseuse. Son rôle est de contribuer efficacement à la propagation des sons du crâne vers l'eau : les vibrations générées par le complexe MLDB lui sont transmises. Il sert de lentille acoustique et concentre les ondes sonores en faisceau qui se dirige de l'avant du crâne à l'eau (Frankel, 2009).

Les différentes zones qui le composent sont plus ou moins riches en lipides (de 9 à 96%). Les principaux lipides sont des esters de cires et des triglycérides à courtes, moyennes et à longues chaînes (Figure 23).

Figure 23 : Les principaux esters et triglycérides du melon des dauphins (Litchfield et al., 1973).



Ces lipides ne peuvent pas être utilisés par le métabolisme de l'animal. Utilisés comme source d'énergie, ils seraient toxiques.

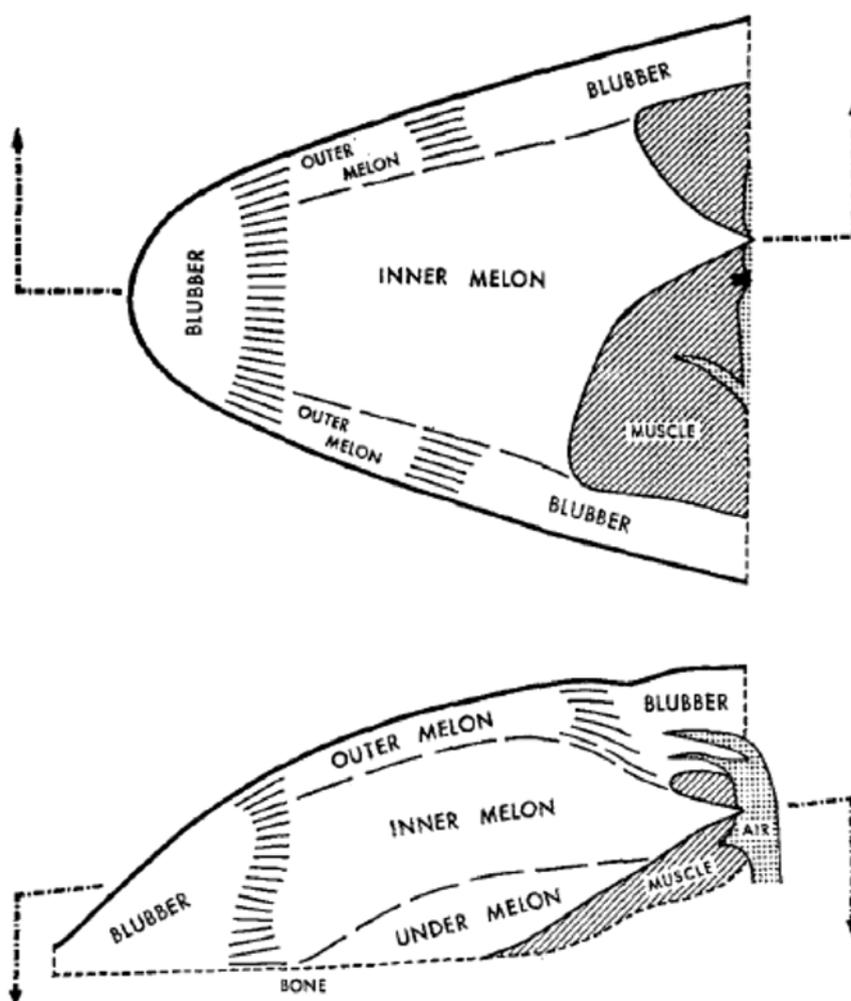
En 1973, après dissection d'un melon de dauphin, Litchfield et son équipe ont noté trois types de tissus graisseux visuellement distincts : une zone marron clair translucide au centre ("inner melon"), une zone pâle translucide en dessous ("under melon") et une zone blanche de tissu sous-cutané qu'ils ont assimilée à de la graisse. Après analyse de leur composition lipidique, il apparaît qu'il existe quatre types de tissus graisseux : la zone blanche de tissu sous-cutané peut être en fait divisée en deux zones de composition lipidique distincte : un "outer melon" et un tissu graisseux au sens strict du terme. Les tissus diffèrent selon leur pourcentage de triglycérides et d'esters (Tableau 2 et Figure 24).

Il existe donc un "melon externe", un "melon interne", un "melon profond" et du tissu graisseux permettant la transmission efficace du son produit par le dauphin dans l'eau.

Tableau 2 : Proportion des différents lipides dans le melon (Litchfield et al., 1973).

Région	Lipides (%)	Esters de cire (%)	Triglycérides (%)		
			Courtes chaînes	Moyennes chaînes	Longues chaînes
"Melon externe"	47-75	2-17	58-78	5-20	1-22
"Melon interne"	59-96	21-37	61-71	1-4	0-2
"Melon profond"	86-96	4-7	41-54	23-27	13-26
Tissu graisseux	9-50	0-1	0-11	8-33	61-90

Figure 24 : Coupe horizontale et verticale du melon d'un grand dauphin (*Tursiops truncatus*) montrant les différents types de tissus graisseux (Litchfield et al., 1973).



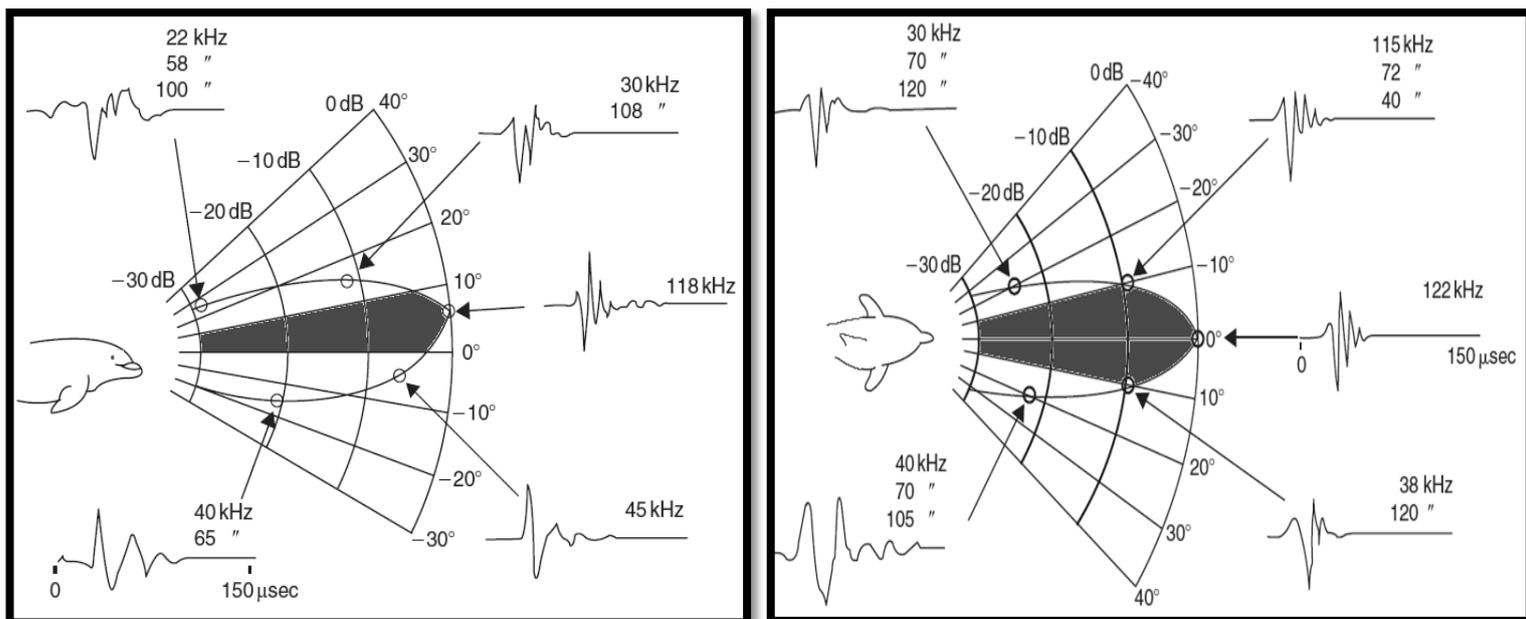
Les flèches correspondent aux différents plans de clivages.

Le cœur du melon ("inner melon" et "under melon") est constitué de lipides à faible vitesse de propagation des sons (1292 m.s^{-1}) et l'enveloppe du cœur ("outer melon" et graisse) permet une grande vitesse de propagation des sons (1682 m.s^{-1}). Le melon forme donc un gradient de vitesse des sons (Ketten, 2000). La progression vers l'avant des ondes sonores implique le passage d'une zone peu dense (cœur du melon) à une zone dense (enveloppe du melon). Ceci favoriserait la modification d'impédance des sons traversant le melon limitant ainsi la perte d'énergie par réflexion au niveau de l'interface tête/eau au moment du passage des ondes sonores dans l'eau.

Le gradient de vitesse dans le melon est responsable de la réfraction des ondes sonores mais il n'est pas suffisant pour diriger des sons. La forme du faisceau résulte d'une complexe interaction de réflexion entre le crâne et les sacs aériens couplés avec la réfraction des tissus mous (Tiack et Miller, 2002 et Au, 2009).

Le signal est projeté dans l'eau sous la forme d'un faisceau. Un exemple de faisceau d'un grand dauphin sur un plan horizontal et vertical est visible sur les Figures 25 et 26.

Figures 25 et 26 : Faisceaux produits lors de la transmission d'une onde sonore sur un plan vertical et sur un plan horizontal (Au, 2009).



L'axe majeur est représenté colorié. Il correspond à l'axe longitudinal du dauphin prolongé. Les différents signaux présents sur les figures correspondent à un seul signal émis par le dauphin mais enregistré simultanément par 5 hydrophones positionnés autour de l'animal. La fréquence notée au dessus de chaque signal correspond à l'amplitude maximale relevée. Seul le signal enregistré au niveau de l'axe majeur n'est pas déformé. Plus on s'éloigne de cet axe et plus les signaux enregistrés sont déformés (sur les plans horizontal et vertical).

Ce phénomène de distorsion du signal rend l'analyse des signaux sonores des dauphins difficiles dans la nature. Occasionnellement, les dauphins émettent leurs vocalisations selon l'axe de positionnement de l'hydrophone. Cela donne des enregistrements représentatifs, mais les scientifiques doivent souvent réaliser de nombreuses mesures pour obtenir des résultats probants.

1.5 Le système récepteur des sons

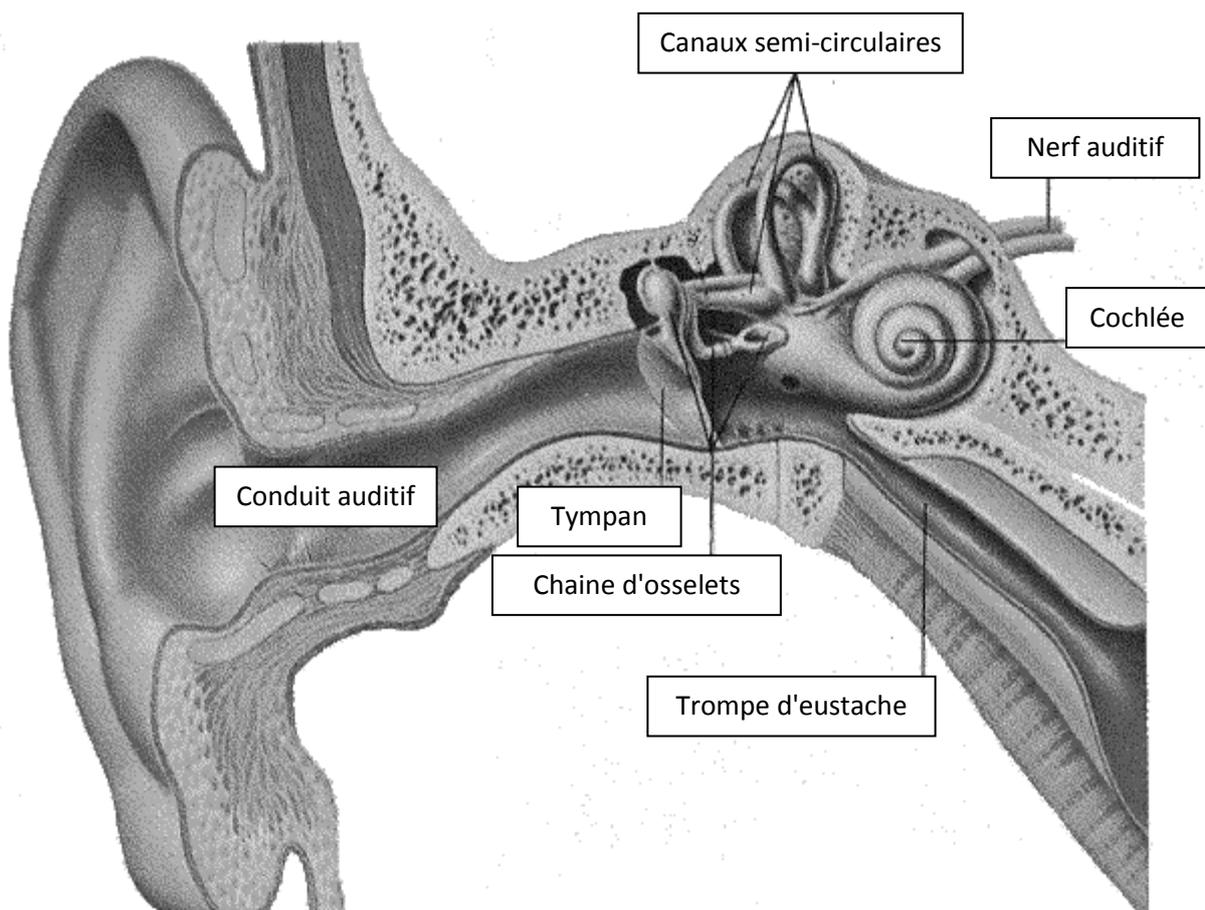
1.5.1 Anatomie de l'oreille chez les mammifères terrestres

Chez les mammifères terrestres, les sons sont collectés par l'oreille externe puis guidés à travers le conduit externe à la membrane tympanique qui se met alors en vibration. Ces vibrations sont transmises plus profondément par la chaîne d'osselets située dans la cavité de l'oreille moyenne et qui comprend trois petits os : le marteau, l'enclume et l'étrier. Le marteau est attaché à la membrane tympanique par une sorte de poignée (le manubrium) et l'étrier est attaché à la fenêtre ovale de la cochlée.

Les vibrations de l'étrier sont transmises à la fenêtre ovale de la cochlée puis aux fluides de l'oreille interne et enfin aux cellules sensorielles auditives qui stimulent le nerf de l'audition de la cochlée (Figure 27).

Chez les mammifères terrestres, l'oreille n'est pas acoustiquement isolée des os du crâne : un phénomène de conduction sonore osseuse est possible (Nummela, 2009).

Figure 27 : Représentation schématique de l'oreille de l'homme (Source internet : <http://www.robinsonlibrary.com/science/physiology/senses/hearing.htm>).

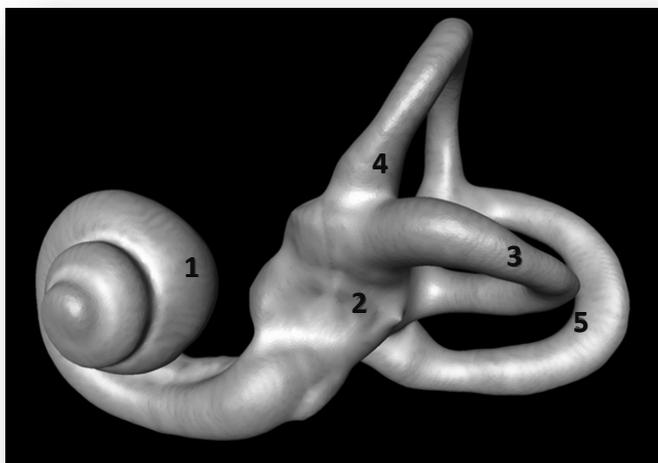


La fonction principale de l'oreille moyenne est de transmettre les vibrations vers l'oreille interne. Afin d'y parvenir, l'oreille moyenne réalise l'adaptation d'impédance nécessaire entre le milieu aérien et le milieu liquidien de l'oreille interne. Sans cette adaptation d'impédance, l'énergie acoustique serait réfléchiée dans sa quasi-totalité, la pression augmenterait et la vitesse des particules serait diminuée puisqu'il s'agit d'une transmission d'un milieu de basse impédance vers un milieu de haute impédance. L'adaptation est réalisée en partie par un effet de levier mais surtout grâce au rapport de surface entre la surface du tympan et celle de l'étrier qui s'appuie sur la fenêtre ovale de la cochlée. L'oreille moyenne permet d'assurer la correspondance des impédances entre l'air de l'oreille moyenne et les fluides de l'oreille interne et de limiter la perte d'énergie par réflexion au niveau des interfaces. L'oreille moyenne a donc une fonction de transmission des ondes mais également une fonction d'amplification des sons. La transmission des basses fréquences dépend de l'élasticité du système, elle-même liée à la présence d'une large membrane tympanique, un important volume de l'oreille moyenne et une chaîne d'osselets peu rigide. La perception des hautes fréquences est, quant à elle, améliorée si la masse des osselets est faible c'est-à-dire si l'animal présente une petite oreille moyenne (Nummela, 2009).

L'oreille interne des mammifères se compose de plusieurs parties : la cochlée (organe de l'ouïe), le vestibule avec l'utricule et le saccule (organe de l'équilibre), les trois canaux semi-circulaires, les deux aqueducs et le nerf auditif, composé du nerf cochléaire et des deux nerfs vestibulaires (Figure 28).

Figure 28 : Représentation en 3D de la cochlée humaine

(Source internet : https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Labyrinthe_osseux_Humain.png).



- 1 : cochlée
- 2 : vestibule
- 3 : canal externe
- 4 : ampoule du canal supérieur
- 5 : canal postérieur

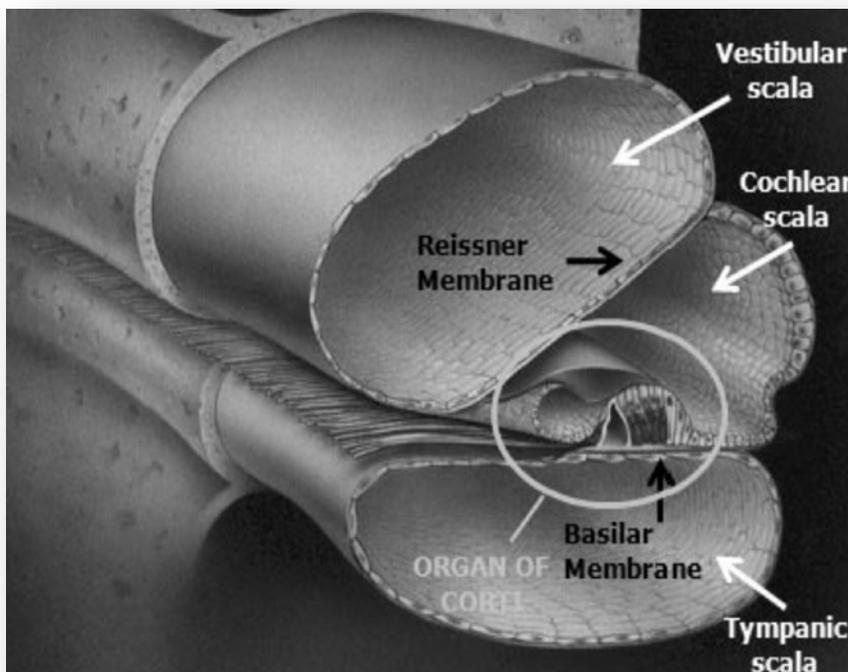
La cochlée de l'oreille interne des mammifères est une structure en spirale qui contient des fluides (endolymphe et périlymphe).

Le nombre de "tours" dans la cochlée varie et dépend de la sensibilité aux différentes fréquences d'un son : les animaux qui possèdent plus de spirales ont une sensibilité aux hautes fréquences meilleure que ceux qui en possèdent moins (Nummela, 2009).

La base de la cochlée correspond à la région où les hautes fréquences sont transduites. L'autre terminaison du conduit, l'apex, transduit les basses fréquences (Raphael et Altshuler, 2003).

La cochlée est séparée en trois canaux tubulaires parallèles (le canal vestibulaire ou *scala vestibuli*, le canal tympanique ou *scala tympani* et le canal cochléaire ou *scala media*). Entre le canal vestibulaire et le canal tympanique se trouve le canal cochléaire. Ce dernier est séparé des deux autres canaux d'un côté par la membrane de Reissner et de l'autre côté par la membrane basilaire de l'autre côté (Figure 29).

Figure 29 : Coupe transversale de la cochlée (Morell Ybarz, 2012).



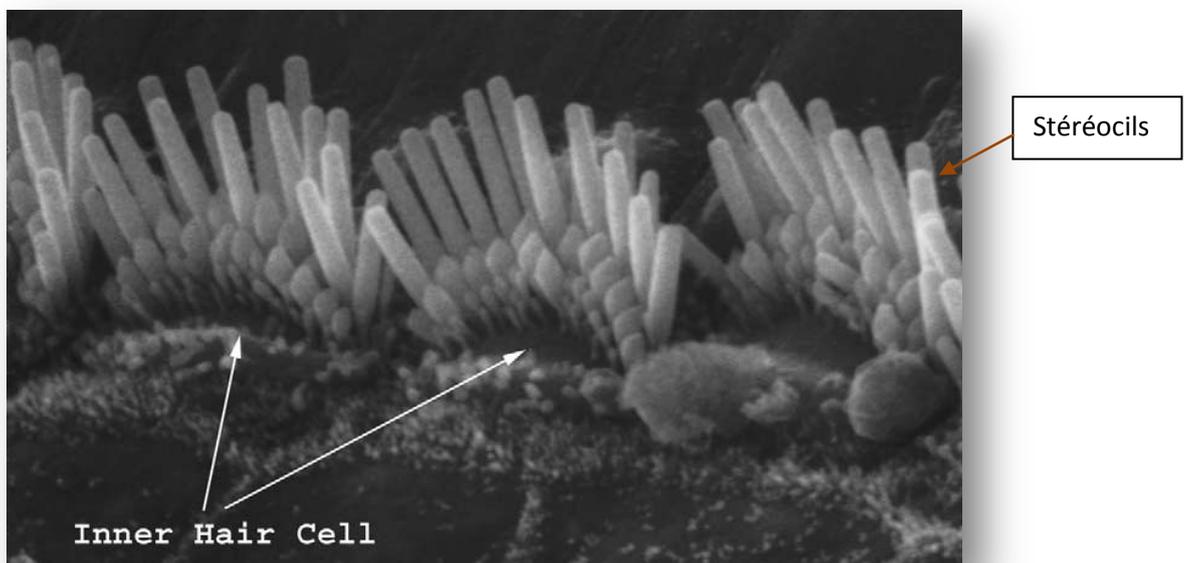
- Vestibular scala** : canal vestibulaire
- Cochlear scala** : canal cochléaire contenant l'endolymphe
- Tympanic scala** : canal tympanique contenant la périlymphe
- Reissner membrane** : membrane de Reissner
- Basilar membrane** : membrane basilaire
- Organe of corti** : organe de Corti

Les vibrations mettent en mouvement le tympan et la chaîne des osselets plaquée sur la fenêtre ovale de la cochlée. Cette dernière transfère la vibration au compartiment périlymphatique du canal vestibulaire.

La membrane basilaire est "tonotopique" c'est-à-dire qu'elle ne réagit pas de la même manière aux différentes fréquences : la base de la membrane est plus sensible aux hautes fréquences et son apex est plus sensible aux basses fréquences. Elle soutient l'organe de Corti. Ce dernier contient les cellules épithéliales polarisées (cellules ciliées internes et externes), la membrane tectoriale, des terminaisons nerveuses et de nombreuses cellules de support (les cellules de Deiters en contact avec les cellules ciliées externes, les cellules de Hensen, de Claudius et de Boettcher).

Les cellules ciliées externes servent à potentialiser la performance de la cochlée de manière qualitative (meilleure sélectivité) et quantitative (meilleure sensibilité). Les cellules ciliées internes sont les cellules auditives à proprement parler : elles transmettent les impulsions *via* le nerf de l'audition. En fonction de l'espèce, chacune de ces cellules contient entre 20 et 50 (voire plus) "cils", encore appelés stéréocils (Figure 30).

Figure 30 : Cellules ciliées internes ("inner hair cell") de l'organe de Corti de l'homme au microscope électronique (Raphael et Altshuler, 2003).



Les stéréocils des cellules ciliées externes sont fermement attachés à la membrane tectoriale tandis que ceux des cellules ciliées internes sont soit lâches soit faiblement attachés. Il existe quatre rangées de cellules ciliées (trois externes et une interne) reposant sur la membrane basilaire. Chaque rangée de cellules ciliées est connectée à des neurones du nerf cochléaire. Les corps cellulaires de ces neurones sont appelés les cellules ganglionnaires spiralées (formant le ligament spiralé).

Les cellules ciliées internes permettent la transduction du signal mécanique vibratoire en signal nerveux. Lorsque les vibrations arrivent de l'oreille moyenne et sont transmises à l'oreille interne, les cellules ciliées sont déplacées sous l'action de l'onde sonore. Les stéréocils se courbent et provoquent l'ouverture de canaux ioniques entraînant la stimulation des terminaisons nerveuses présentes au niveau de la base de ces cellules (Raphael et Altshuler, 2003).

L'oreille des dauphins est exclusivement adaptée à entendre sous l'eau. Elle diffère par quelques caractéristiques anatomiques de celle des mammifères terrestres. Nous allons voir que néanmoins, la vraie différence se situe surtout au niveau du mécanisme de réception des sons.

1.5.2 L'oreille externe des dauphins

Conventionnellement, l'oreille externe des mammifères est divisée en un pavillon auriculaire externe puis en une conque en forme d'entonnoir suivi du conduit auditif externe menant à la membrane tympanique. Ces éléments sont importants pour la collection et la transmission du son à l'oreille moyenne puis à l'oreille interne.

Au cours de l'évolution, les cétacés ont développé un crâne plus épais empêchant la transmission des sons. Les oreilles moyenne et interne ont migré en dehors du crâne et sont contenues dans ce qu'on appelle le complexe tympano-périotique. Le pavillon externe et la conque ont peu à peu disparu. Une sorte de canal auditif est, en revanche, toujours présent chez tous les cétacés mais il est étroit et se termine en cul de sac. Le méat du conduit auditif peut encore être visible chez certaines espèces mais il reste inférieur à 3 mm de diamètre même chez les plus grands mysticètes. En général, ce canal est rempli de débris cellulaires et d'un cérumen dense et les scientifiques n'ont jamais pu observer de connection avec la membrane tympanique ou l'os temporal. A l'heure actuelle, nous ne savons pas si le canal auditif est fonctionnel chez les odontocètes et la plupart des scientifiques s'accordent plutôt sur le fait qu'il ne fait pas partie du système de réception des sons (Ketten, 2000).

1.5.3 Le complexe tympano-périotique

Chez les cétacés, l'oreille est formée de deux os denses et compacts : l'os tympanique, plutôt conique, et l'os périotique, plutôt ovoïde, connectés ensemble. Ils forment le complexe tympano-périotique qui héberge les oreilles moyenne et interne (Figures 31 et 32). Leur volume relatif, leur attache commune et leur forme diffèrent selon les espèces. Ces différences ne semblent pas corrélées à la gamme de fréquences perçues mais semble créer plutôt une isolation acoustique et une réception sonore différentes.

L'os tympanique est en forme de "bol" et abrite la cavité de l'oreille moyenne et la chaîne d'osselets. Sa fine paroi latérale est appelée "plateau tympanique". Sa partie médiale est à l'inverse épaisse et volumineuse.

Figure 31 : Le complexe tympano-périotique après extraction du crâne d'un marsouin commun *Phocoena phocoena* (Photo : Julie Fabre).

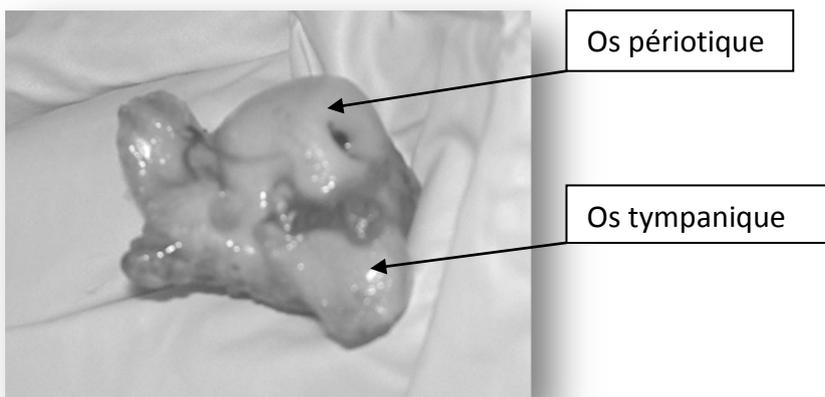
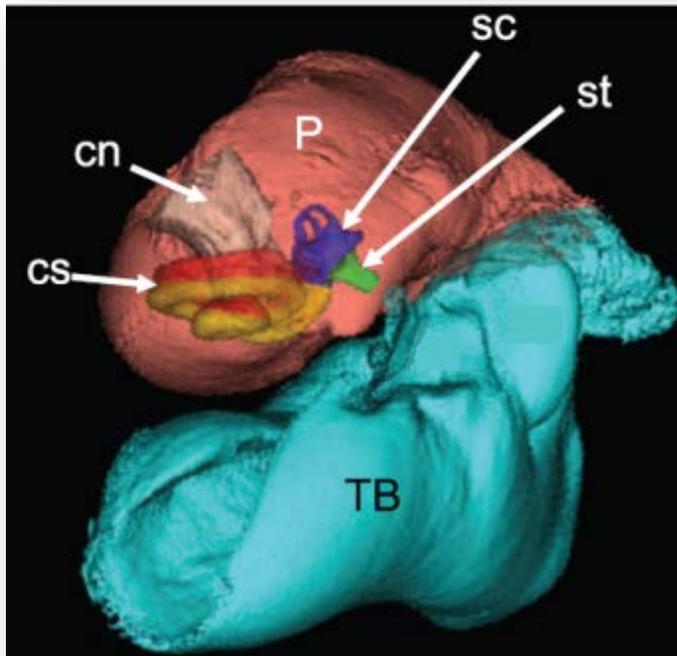


Figure 32 : Complexe tympano-périotique gauche d'un grand dauphin *Tursiops truncatus* (Cranford et al., 2010).



cs : cochlear spiral (cochlée)

En jaune : la *scala vestibuli*

En rouge : la *scala tympani*

sc : semicircular canals (canaux semi-circulaires)
en violet

cn : cochlear nerve (nerf de la cochlée)

st : stape (l'étrier) en vert

P : periotic bone (os périotique) en rose

TB : l'os tympanique (en bleu)

Suspendu par au moins cinq ligaments, le complexe tympano-périotique est situé dans une cavité crânienne appelée "cavité péribullaire". Il est surmonté par les sacs aériens et est ainsi acoustiquement isolé du crâne.

Chez les odontocètes, un épithélium vascularisé spongieux et spécialisé, le "plexus péribullaire", tapisse la cavité péribullaire (Nummela, 2009 et Ketten, 2000).

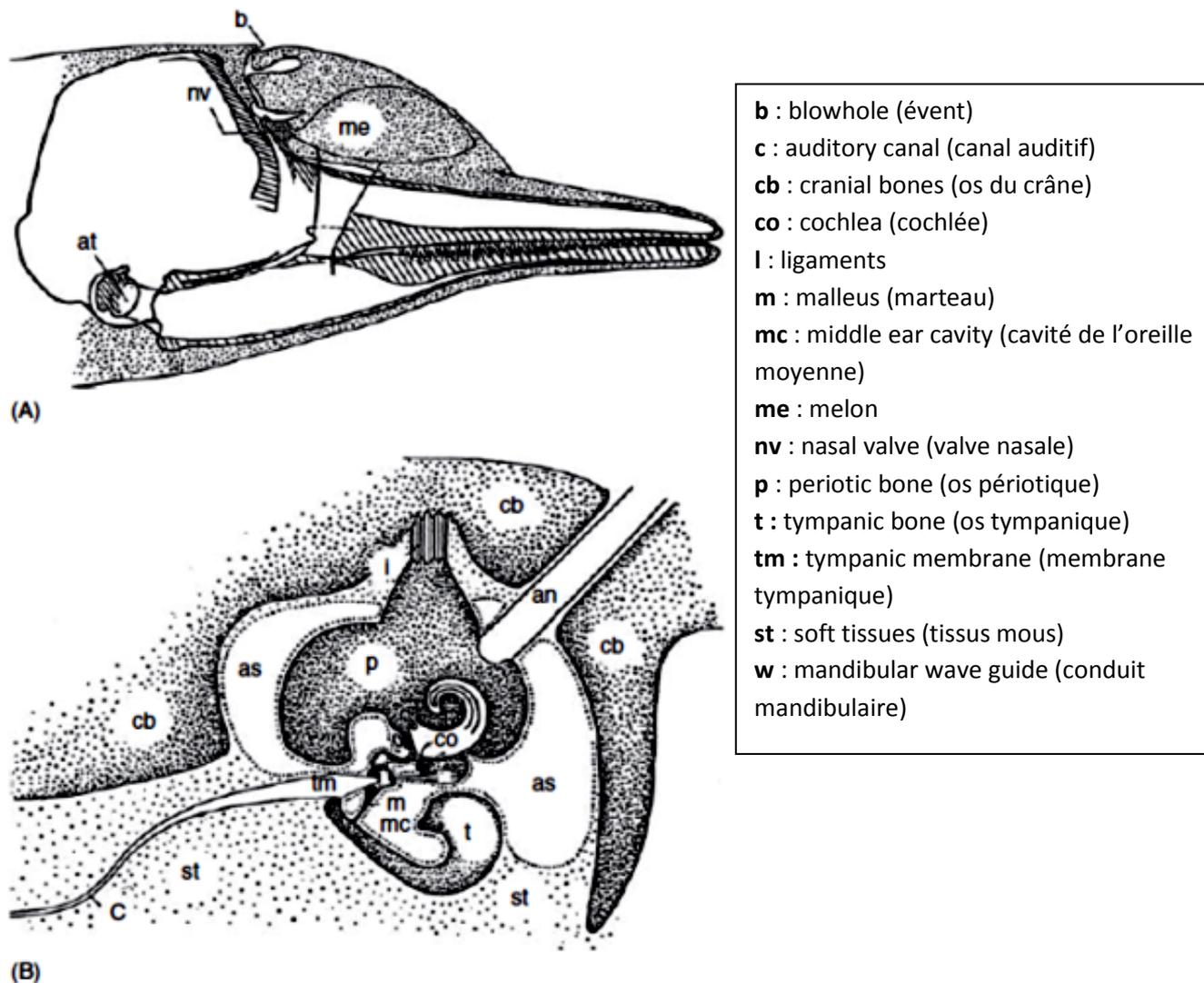
1.5.4 L'oreille moyenne des dauphins

L'oreille moyenne des dauphins est complexe et sa fonctionnalité fait encore l'objet de nombreux débats.

La chaîne des osselets est bien développée mais est assez variable selon les espèces et selon les individus en termes de volume et de forme. Elle est située dans l'os tympanique (Figures 31 et 32) et comprend trois petits os : le marteau, l'enclume et l'étrier. Le marteau est le seul os fixe ; les deux autres osselets, relativement mobiles, sont tenus par des ligaments et sont entourés d'une gaine membraneuse. Les osselets sont situés entre le plateau tympanique de l'os tympanique et la fenêtre ovale de la cochlée (Figure 33).

La membrane tympanique s'est transformée en une bande de membrane hyaline soutenue par un cône fibreux en partie calcifié qui s'attache au corps du marteau par un ligament. Une arrête osseuse, le processus gracilis, connecte le marteau à la bulle tympanique.

Figure 33 : Structure anatomique de la tête (A) et de l'oreille moyenne (B) d'un dauphin (Nummela, 2009).



La cavité de l'oreille moyenne des odontocètes et des mysticètes est tapissée par une muqueuse vascularisée : le "corpus cavernosum". Ce tissu est distensible et est capable de remplir la chambre tympanique sans exclure l'air de la cavité. Il semble être le premier système de régulation de l'espace de l'oreille moyenne notamment pendant une plongée en profondeur. Il contient de larges faisceaux trigéminés de fibres nerveuses (500 000 fibres chez les cétacés contre 140 000 chez les humains).

Basées sur les principales études physiologiques, deux hypothèses existent pour la fonction de l'oreille moyenne : une conduction osseuse avec une oreille moyenne non fonctionnelle ou la vibration de la chaîne d'osselets.

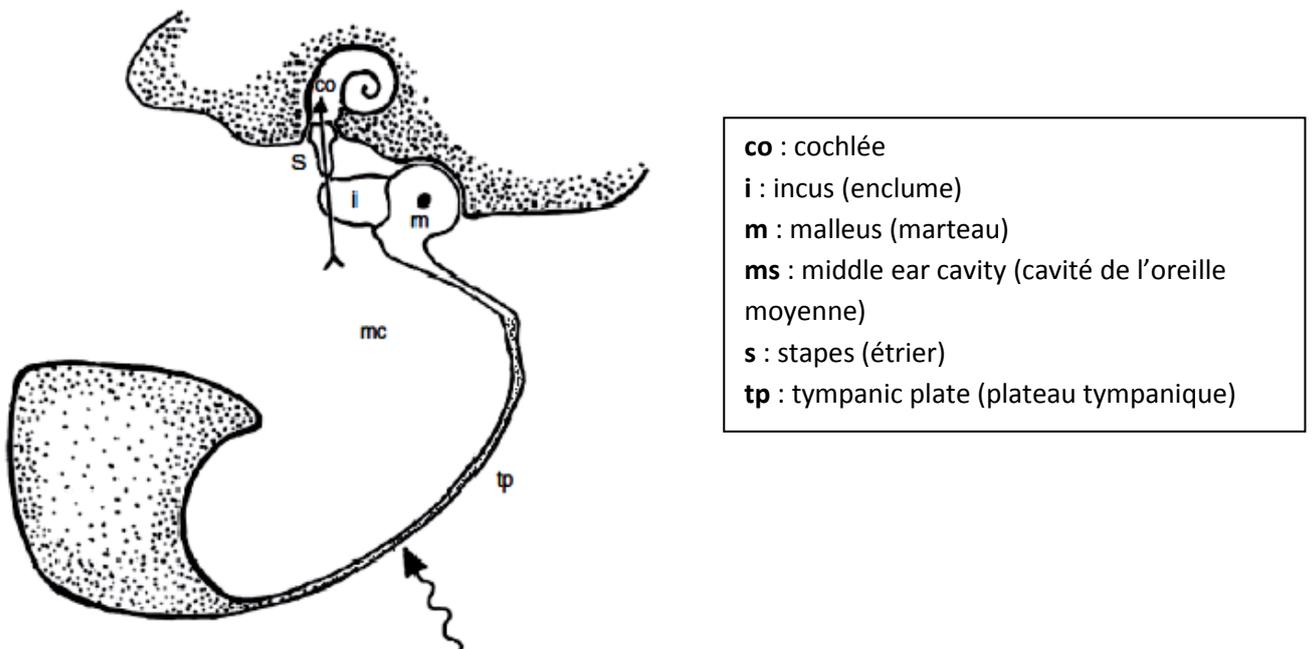
Dans la théorie de la conduction osseuse, la cochlée est stimulée par toutes les ondes sonores qui traversent le crâne de l'animal. Elles mettent en mouvement les fluides de la cochlée et stimulent donc les cellules ciliées. En 1970, Mc Cormick *et al.*, partisans de la conduction osseuse, avancent l'hypothèse que la chaîne ossiculaire n'est pas impliquée dans la transmission d'onde sonore vers la cochlée.

En 1974, Norris critique la notion de conduction osseuse qui ne permet pas selon lui de fournir à l'animal des informations sur la provenance des sons et donc sur la position de la source sonore. Il ajoute également que la nature a élaboré une chaîne d'osselets complexe pour permettre à ces animaux d'entendre des hautes fréquences (Cranford *et al.*, 2010).

Dans la théorie de la stimulation de la chaîne des osselets, ce sont les osselets qui, en se déplaçant, entraînent le mouvement des fluides de la cochlée et donc la stimulation des cellules ciliées. En 1973, Fleischer implique la chaîne d'osselets dans la transmission des sons vers la fenêtré ovale de la cochlée puis à l'intérieur de la cochlée. La membrane tympanique associée à la fine paroi dorso-latérale de l'os tympanique constitue la zone de réception des sons. Les vibrations atteignent ensuite le marteau, relié par le processus *gracilis* au plateau tympanique. Puis, par l'intermédiaire de l'étrier les sons rejoignent la cochlée. Fleischer avance également l'argument de la spécialisation de l'oreille moyenne dans la réception des hautes fréquences : les osselets sont constitués d'un tissu osseux plus dense et sont connectés de manière plus rigide que chez les mammifères terrestres. De plus, les muscles attachés à la chaîne ossiculaire sont plus puissants que ceux de même taille chez les mammifères terrestres, indiquant une oreille moyenne plus développée (Cranford *et al.*, 2010).

En 1999, Hemila *et al.* présentent une autre explication : les vibrations sont transmises au marteau *via* un plateau tympanique beaucoup plus large que celui décrit par Fleischer. Les vibrations passent ensuite par le processus *gracilis*, partie soudant le marteau à l'os tympanique (Figures 31, 32, 33 et 34). Nummela (2009) rajoute que le marteau agit comme un piston pour transmettre les vibrations.

Figure 34 : Représentation schématique de la structure de l'oreille moyenne des odontocètes (Nummela, 2009).



Le son incident arrive au niveau du plateau tympanique et est représenté par la flèche ondulée. Le point noir indique le centre de l'axe de rotation de la chaîne ossiculaire. La flèche droite montre la direction du mouvement de l'étrier.

En 2010, Cranford et ses collègues développent également la théorie de l'implication de la chaîne des osselets dans la transmission sonore. Le bord postéro-dorsal du processus antérieur du marteau est fusionné à l'arête dorsale de la paroi de l'os tympanique (zone de synostose) d'une manière laissant suggérer une transmission sonore par un mouvement de balancier autour du processus *gracilis* et non le long de son axe longitudinal. Ces déplacements sont ensuite transférés à travers la chaîne ossiculaire. Cette hypothèse est étayée par l'analyse des vibrations. Le complexe tympano-périotique réagit différemment en fonction des fréquences entendues. Les basses fréquences induisent plutôt un mouvement général du complexe tympano-périotique avec peu de mouvement relatif de la chaîne ossiculaire alors que ce sont spécifiquement les osselets qui entrent en vibration lors de hautes fréquences d'où une excellente sensibilité des dauphins aux petites longueurs d'ondes (Cranford *et al.*, 2010).

En conclusion, il apparaît donc que l'oreille moyenne des cétacés fonctionne. Pourtant, son mécanisme précis n'est pas encore totalement élucidé.

1.5.5 L'oreille interne des dauphins

L'oreille interne est divisée en deux parties : l'appareil vestibulaire et la cochlée.

1.5.5.1 L'appareil vestibulaire

L'appareil vestibulaire n'est généralement pas considéré comme une partie du système auditif bien qu'il soit impliqué dans la perception des basses fréquences. Chez les cétacés, l'appareil vestibulaire présente quelques caractéristiques qui méritent d'être précisées :

- les cétacés possèdent des canaux semi-circulaires minuscules qui paraissent disproportionnés comparés au diamètre du canal de la cochlée et au volume de la cochlée,
- les canaux semi-circulaires sont comprimés et l'ampoule est presque acellulaire (Figure 28),
- la proportion de fibres nerveuses est inférieure à 5% alors qu'elle est de 30% chez la plupart des autres mammifères.

La fusion des vertèbres cervicales chez les cétacés limite le mouvement de la tête et réduit donc l'arrivée des signaux nerveux au système vestibulaire. L'utilité de ce dernier est donc diminuée, ce qui pourrait expliquer sa disparition au cours de l'évolution.

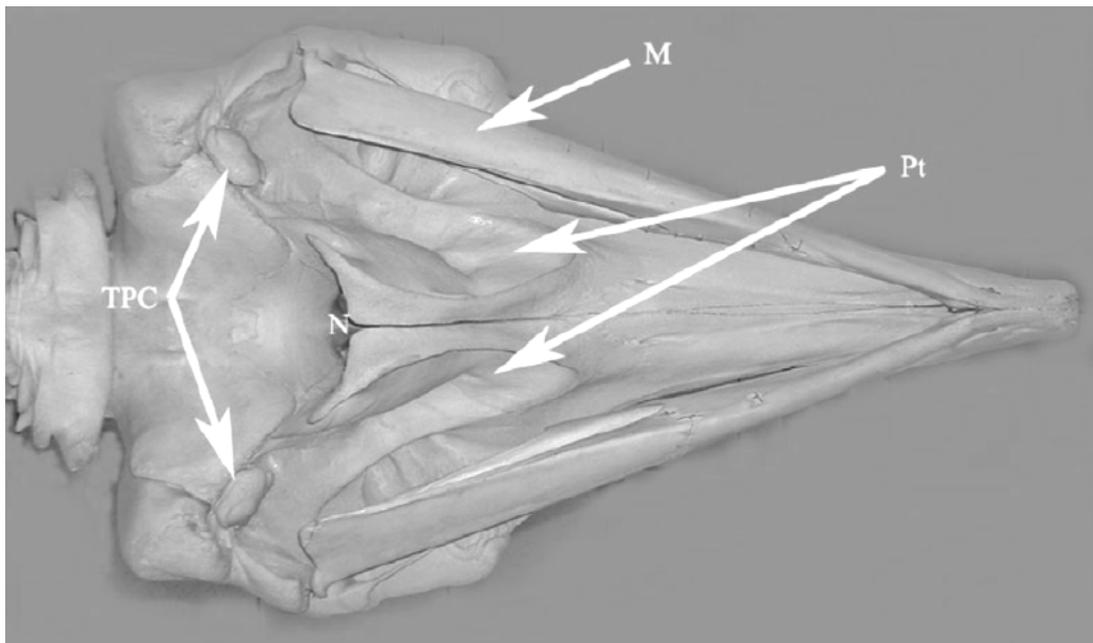
L'appareil vestibulaire des cétacés modernes est décrit comme un "vehicle-oriented accelerometer" ("véhicule orienté avec accéléromètre"). Il donne des informations quand l'animal effectue un mouvement linéaire accéléré et sur la gravité mais pas sur un mouvement rotatoire (Ketten, 2000).

1.5.5.2 La cochlée et l'organe de Corti

La cochlée des cétacés présente la même organisation que celle des autres mammifères mais on peut noter néanmoins quelques différences.

Chez les mammifères terrestres, l'axe de la cochlée est parallèle au sol. Chez les cétacés, l'axe est perpendiculaire à l'orientation des autres mammifères : lorsque l'animal est parallèle à la surface de l'eau, l'apex de la cochlée pointe vers le bas (Figures 35 et 36). Aucune explication n'a été trouvée concernant cette différence d'orientation.

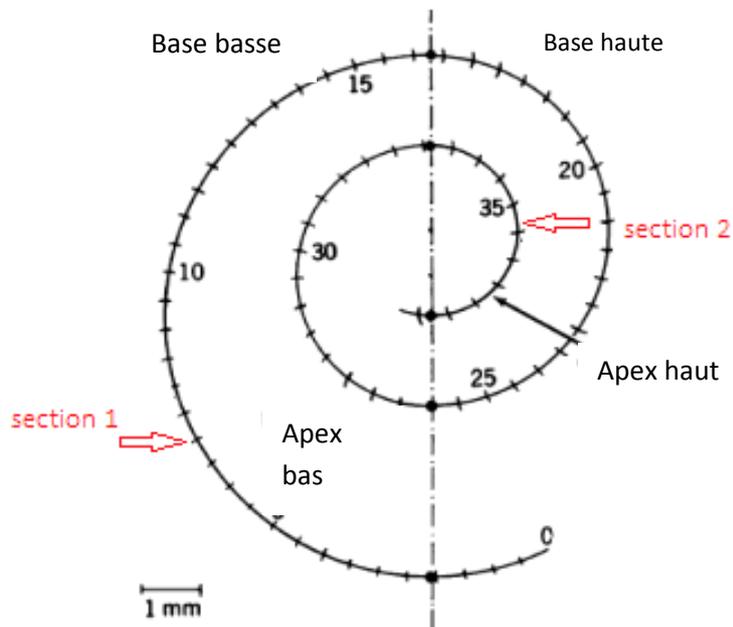
Figure 35 : Vue ventrale d'un crâne d'un adulte mâle Ziphius (Cranford et al., 2008).



TPC : complexe tympano-péritique, **N** : passage de l'air à travers les narines, **M** : mandibules inférieures et **Pt** : dépression de l'os ptérygoïde où les sinus sont attachés.

La cochlée des cétacés est une spirale dont le nombre de tours varie de 1,5 à 4,5 en fonction des espèces (Figure 36).

Figure 36 : Reconstruction graphique de la spirale de la cochlée de l'oreille interne droite d'un grand dauphin Tursiops truncatus (Wever et al., 1971).



La cochlée peut être séparée en plusieurs sections : apex haut, apex bas, base haute et base basse. Les flèches rouges représentent les zones de section des Figures 37 et 38.

La cochlée contient des fluides et est séparée en trois conduits parallèles : la *scala media* également appelée "canal cochléaire", la *scala tympani* et la *scala vestibuli*. La *scala media* est entourée par les deux autres conduits et sa paroi soutient l'organe de Corti. Ses deux parois sont respectivement appelées "membrane basilaire" et "membrane de Reissner" (ou membrane vestibulaire).

La *scala media* contient de l'endolymphe tandis que les deux autres conduits sont remplis de périlymphe. L'aire de la *scala tympani* et de la *scala vestibuli* augmente de la base vers l'apex.

Une caractéristique importante de la cochlée des cétacés est une *stria vascularis* exceptionnellement dense. Elle constitue une source d'ions potassiques entrant dans la composition de l'endolymphe qui est à l'origine des potentiels cochléaires permettant la transduction de l'information à l'encéphale.

Le ligament spiral, dont la densité est 2 à 5 fois plus élevée que chez les mammifères terrestres, est un réseau dense de fibres de collagène. La région marginale du ligament contient des cellules particulières appelées les fibroblates. Ils ancrent et augmentent la tension de la membrane basilaire. Leur nombre et leur taille sont également plus élevés.

Les cellules ganglionnaires sont également plus nombreuses que chez les mammifères terrestres. Ceci pourrait expliquer une meilleure sensibilité aux hautes fréquences car une augmentation du nombre de ces cellules permet d'augmenter le nombre de voies de transmission neuronale des sons vers l'encéphale.

L'organe de Corti présente les mêmes éléments cellulaires que chez les autres mammifères mais sa structure est différente (Figures 37 et 38).

Figure 37 : Représentation schématique de la section 1 (Figure 36) de l'oreille interne droite d'un grand dauphin (*Tursiops truncatus*) montrant la région basale de la cochlée (Wever et al., 1971).

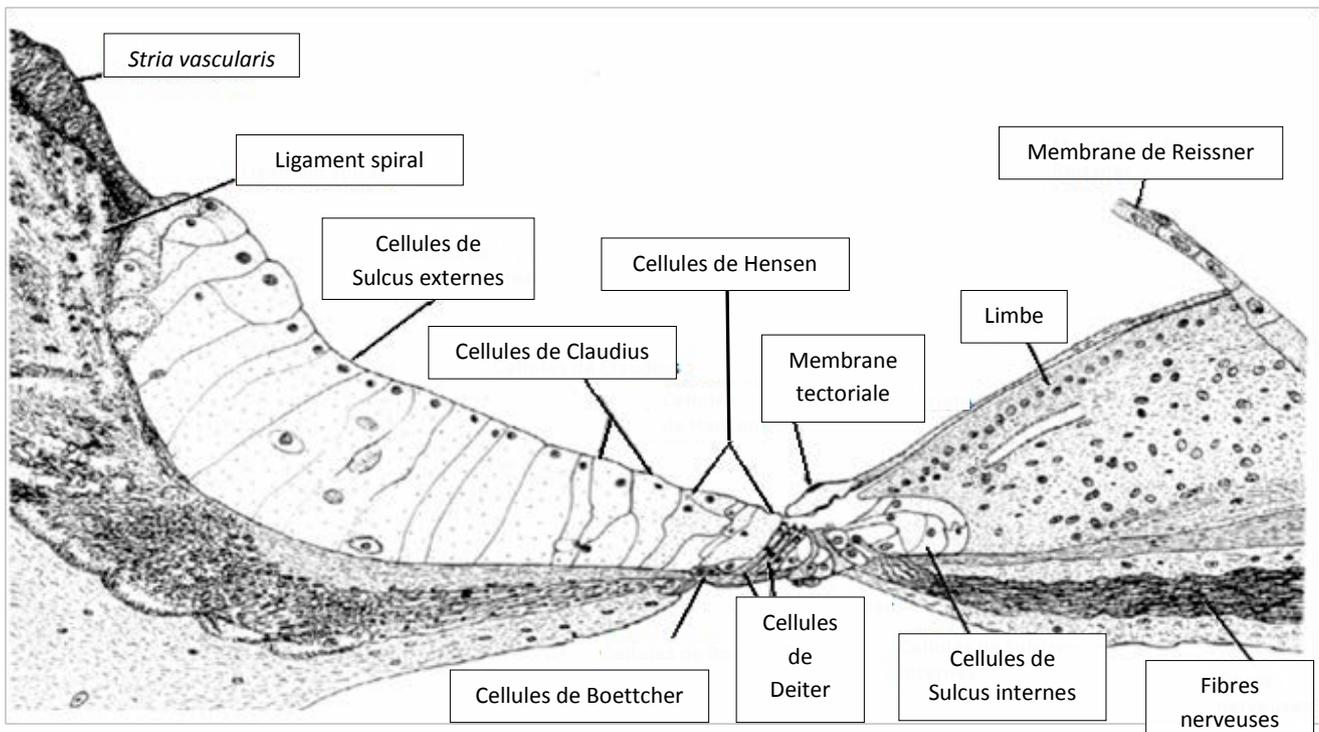
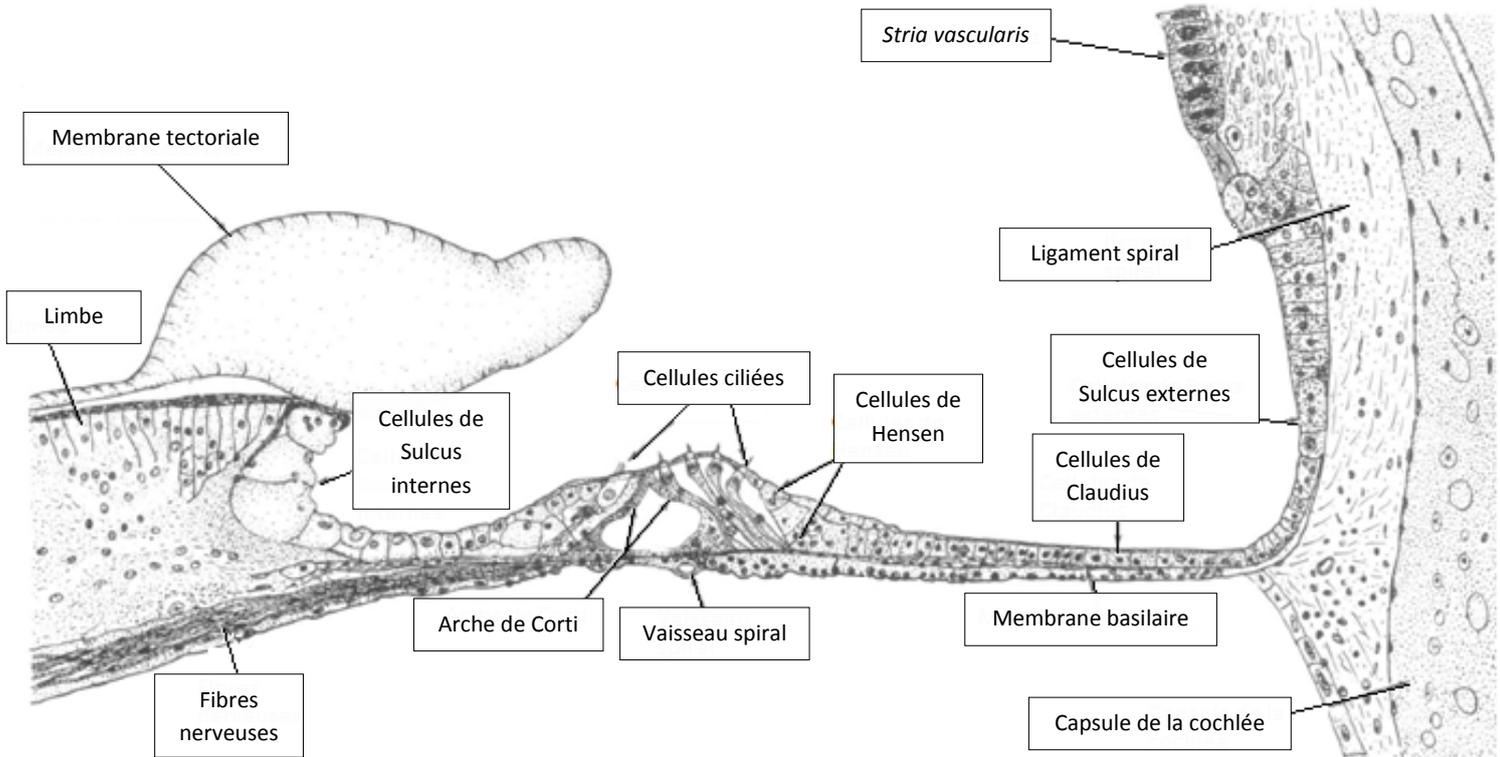


Figure 38 : Représentation schématique de la section 2 (Figure 36) de l'oreille interne droite d'un grand dauphin (*Tursiops truncatus*) montrant la région de l'apex de la cochlée (Wever et al., 1971).



Dans la région basale, il n'existe pas de distinction claire entre les cellules de Sulcus et les cellules de Claudius. Cette grande colonne de cellules s'étend en une rangée continue du bord de la membrane basilaire au ligament spiralé.

Dans la région apicale, les cellules de Claudius reposent sur la membrane basilaire tandis que les cellules de Sulcus se situent le long du ligament spiralé.

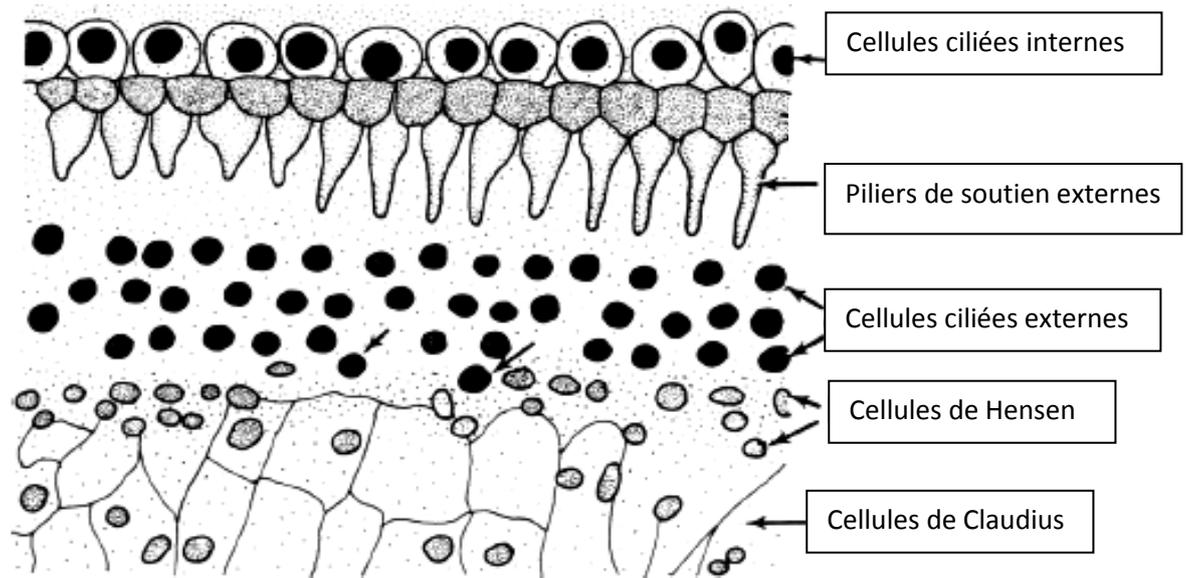
Les cellules de Boettcher sont présentes uniquement dans la région basale de la cochlée chez la plupart des mammifères. Elles forment un groupe de cellules compactes recouvertes par les cellules de Claudius. Chez le grand dauphin, elles sont nombreuses au pôle basal inférieur mais on en retrouve également dans la zone basale supérieure.

Les cellules de Sulcus internes tapissent l'espace entre la membrane basilaire et le limbe dans la région basale inférieure. Une caractéristique de ces cellules est d'assurer le support des cellules internes ciliées. Elles sont absentes dans l'apex.

Les deux piliers de l'arche de l'organe de Corti sont très épais et solides, spécialement dans la région basale inférieure, par rapport aux autres mammifères.

Les cellules de Deiter supportent les cellules ciliées externes sur la membrane basilaire. Chez certaines espèces de cétacés, elles forment une couche avec deux rangées de cellules.

Figure 39 : Représentation schématique d'une région de la cochlée montrant les cellules ciliées et leurs cellules de support (Wever et al., 1972).



En résumé, l'organe de Corti des dauphins se distingue de celui des autres mammifères par sa structure solide, relativement épaisse, composé de cellules hypertrophiées regroupées en paquets. Cette structure rigide semble correspondre à une adaptation à la réception des hautes fréquences sonores.

En 1964, Norris fait une découverte capitale concernant le mécanisme de réception des sons : il avance l'hypothèse que les sons seraient réceptionnés par la mandibule inférieure plutôt que par le conduit externe auditif et nomme son hypothèse la théorie des "pan bone".

1.5.6 Le mécanisme de réception des sons

En autopsiant un dauphin échoué sur la plage, Norris découvre que tous les spécimens qu'il a étudiés possèdent une caractéristique commune : une région de la mandibule inférieure translucide. Il la nomme "pan bone" (Figure 40). Cette région possède une zone ovale remplie de tissu graisseux qu'il compare à une "fenêtre acoustique" faisant saillie entre la peau et la face latérale de la mandibule. Il fait l'hypothèse que les sons entrent par cette fenêtre acoustique et se dirigent à travers un canal mandibulaire graisseux.

Le rôle précis de ces "pan bones" fait encore l'objet de débats et même si l'existence d'un canal graisseux mandibulaire a été découverte au 20^{ème} siècle. Norris (1968) fut le premier à relier cette caractéristique au système auditif des dauphins. Il a observé que le tissu graisseux était directement lié à la bulle tympanique et a fait l'hypothèse qu'il permettait de fournir une voie de basse impédance aux oreilles.

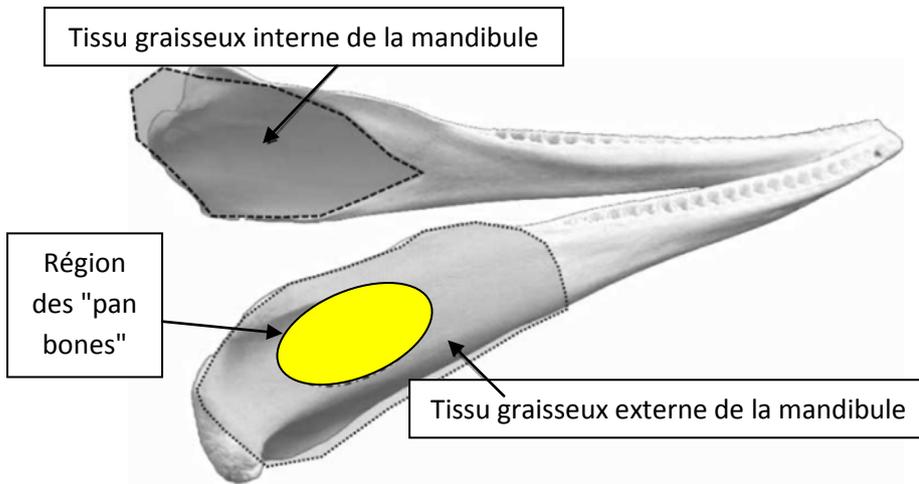


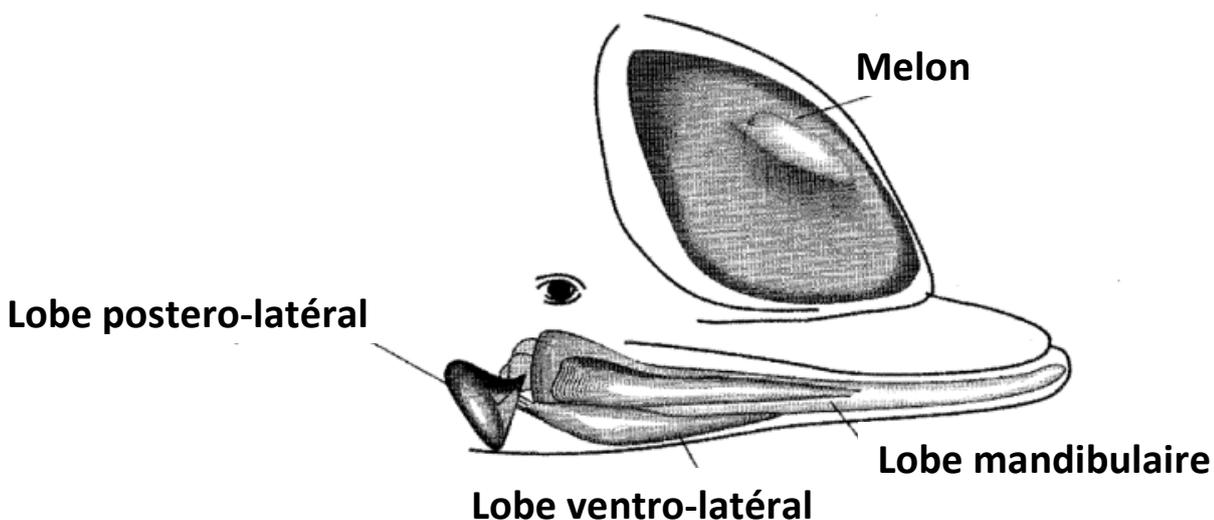
Figure 40 : Mandibules inférieures d'un grand dauphin (*Tursiops truncatus*) montrant la localisation des "pan bones" (Koopman et al., 2006).

En 1988, l'équipe de Brill étaye l'hypothèse de Norris en trouvant que les capacités d'écholocalisation sont drastiquement diminuées lorsque l'on recouvre la mandibule inférieure des grands dauphins d'un capuchon ne laissant pas passer les ondes sonores. Ce test montre également que les hautes fréquences sont mieux détectées quand elles sont présentées le long de la mandibule inférieure alors que les basses fréquences semblent mieux perçues lorsqu'elles sont présentées proche du canal auditif externe (Mooney et al., 2012).

En 1999, Møhl et son équipe n'adhèrent pas totalement à la théorie des "pan bones". Ils développent la théorie des "multiples lobes adipeux" (Figure 41). D'après eux, la zone de réception sonore la plus sensible se situe derrière la mandibule inférieure et les sons peuvent être réceptionnés par d'autres lobes adipeux que celui de la mandibule inférieure (Au, 2009).

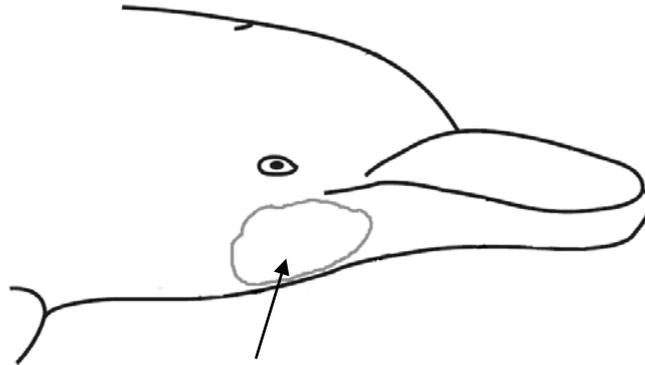
En 2000, plusieurs lobes graisseux autour de la zone de la mâchoire inférieure ont été mis en évidence (Figure 41) : le lobe antérieur (ou mandibulaire) qui pourrait intervenir dans la capture des ultrasons servant à l'écholocalisation, les lobes postéro-latéral et ventro-latéral qui réceptionneraient les sons de basse fréquence (Ketten, 2000).

Figure 41 : Les différents lobes graisseux impliqués dans la propagation (melon) et dans la réception des sons : le lobe postéro-latéral, le lobe ventro-latéral et le lobe mandibulaire (Ketten, 2000).



En 2001, par des simulations acoustiques numériques, Aroyan suggère que le son entre dans la mâchoire inférieure des dauphins caudalement aux "pan bones" puis se propage à l'intérieur des "pan bones" pour atteindre ensuite le complexe tympano-péritique. Ce cheminement des ondes sonores, qui ne passent pas directement à travers les "pan bones", permettrait de recevoir des sons provenant de plusieurs directions (Figure 42).

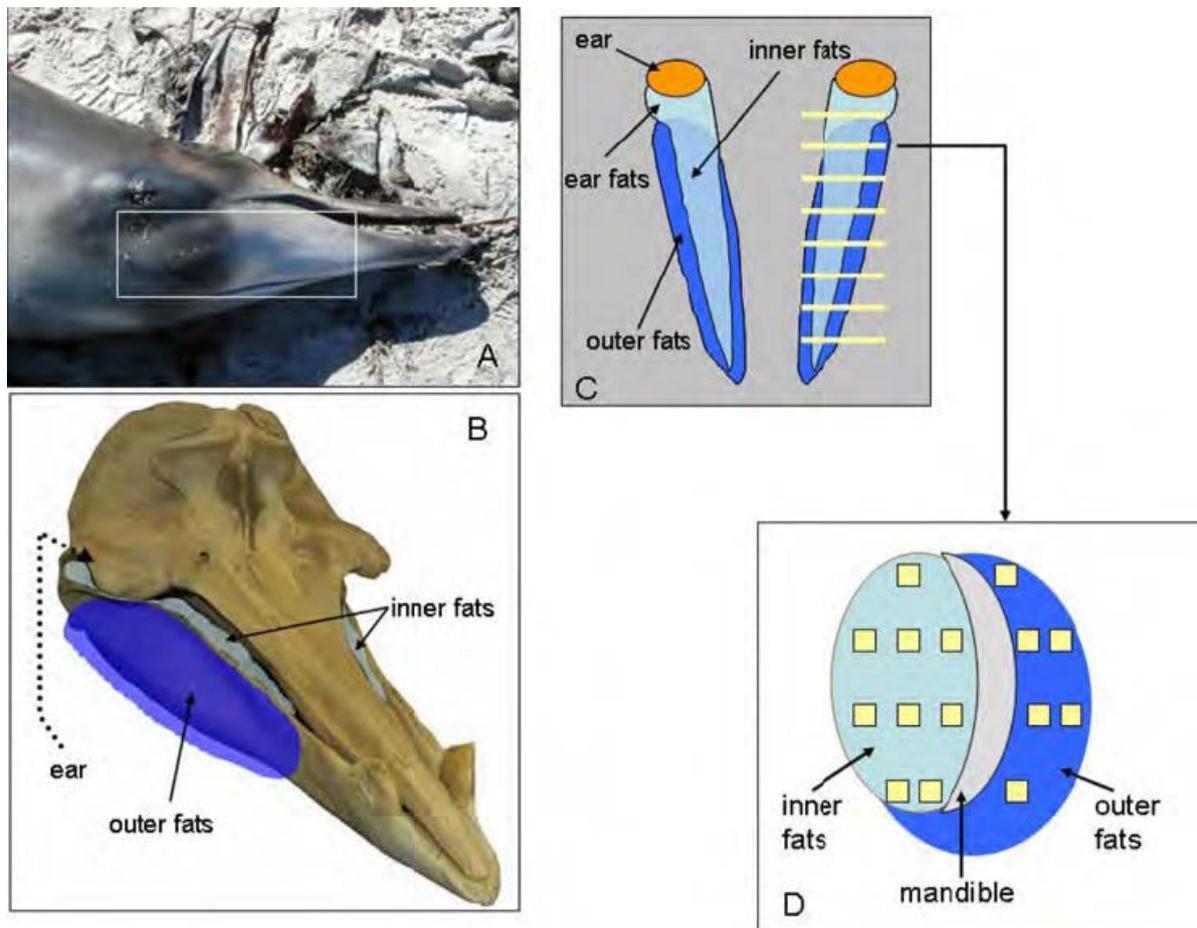
Figure 42 : Zone de réception sonore la plus sensible (d'après Au, 2009).



En 2006, Koopman et son équipe révèlent que les lipides sont distribués de manière complexe dans la mandibule inférieure. Comme dans le melon, les principales classes de lipides sont les esters de cire et les triglycérides. Ils se composent principalement d'acides gras et d'alcool gras. On peut également retrouver des esters de cholestérol, des mono- et diacylglycérols ainsi que des phospholipides. La mandibule inférieure contient plus de 75% de lipides. Même s'il existe des variations entre les différentes espèces et entre chaque dauphin, on retrouve une topographie lipidique commune à toutes les têtes. Les chaînes courtes ou ramifiées sont situées au centre de la mandibule ("inner fats") et autour des complexes tympano-péritiques pour former le canal auditif graisseux.

En effet, les sons traversent plus lentement les chaînes ramifiées courtes que les longues chaînes, les ondes sonores sont donc mieux dirigées vers l'oreille. Ce canal interne servirait donc de "guide acoustique" aux ondes sonores (Figure 43).

Figure 43 : Localisation et organisation lipidique de la mâchoire inférieure d'une baleine à bec de Sowerby : *Mesoplodon bidens* (Koopman et al., 2006).



A : photo de la tête d'un odontocète. Le carré blanc symbolise la localisation du "pan bone".
B : crâne d'un odontocète. La couche de lipides internes ("inner fats") est représentée en bleu pâle et la couche de lipides externes ("outer fats") en bleu foncé. La position de l'oreille ("ear") est symbolisée par les pointillés.
C : vue dorsale schématisée des mandibules inférieures représentant les différentes couches de lipides. Les oreilles correspondent aux cercles orange. Les traits jaunes parallèles représentent les plans de coupes transverses donnant la Figure D.
D : coupe transversale de la mandibule (les carrés jaunes représentent les zones de prélèvements des échantillons de l'étude).

Cette organisation lipidique est établie dès le plus jeune âge de l'animal. Néanmoins, l'acquisition de la concentration finale en acides gras et en alcool gras requiert un développement plus mature. Ceci laisse supposer que les jeunes dauphins ne perçoivent pas les sons de la même manière que les adultes.

En 2009, Zahorodny et son équipe trouvent que le tissu graisseux mandibulaire du grand dauphin n'affiche pas la même topographie que celle décrite précédemment. Il ne présente pas un canal interne de faible vitesse même si le tissu graisseux proche du complexe tympano-périotique contient bien les esters de cire et les chaînes courtes et/ou ramifiées.

Cette différence entre les espèces reflète la complexité et les adaptations relatives des "canaux graisseux" (Mooney *et al.*, 2012).

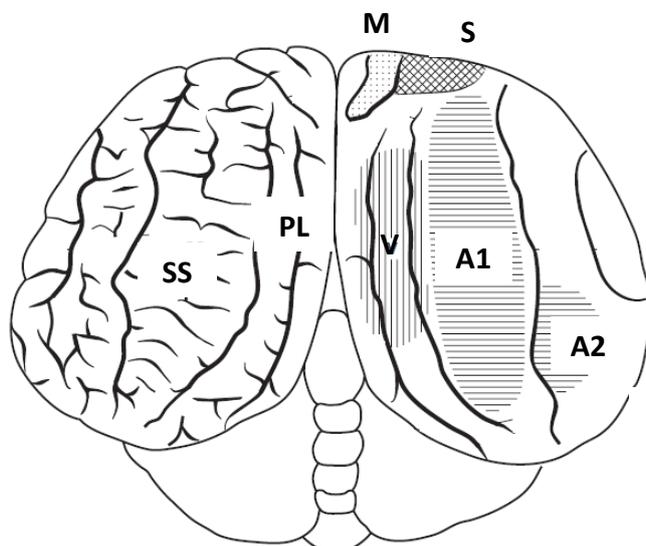
Norris, en 1964, proposait la mandibule inférieure comme un canal acoustique graisseux homogène qui guidait les sons provenant de l'environnement vers l'oreille. A l'heure actuelle avec la topographie lipidique découverte et les différents lobes graisseux présents dans cette région de la tête, le système se révèle être beaucoup plus complexe. L'ensemble des études concernant le système auditif montre que les cétacés possèdent un mécanisme de l'audition complètement nouveau dans la classe des mammifères.

1.5.7 L'intégration des sons

Dans l'oreille interne, les ondes mécaniques sont transduites en signal nerveux. Les cellules ciliées internes se déplacent sous l'action des ondes sonores, leurs stéréocils se courbent et provoquent l'ouverture des canaux ioniques qui entraînent la stimulation des terminaisons nerveuses. Ces impulsions nerveuses sont ensuite intégrées dans le cerveau.

Les différentes structures céphaliques des odontocètes impliquées dans l'intégration des sons sont semblables à celles des mammifères terrestres mais leurs tailles sont exceptionnellement importantes. Le néocortex est notamment très développé (63% du télencéphale chez le dauphin *Franciscana*). Chez les cétacés, les aires auditives sont particulièrement grandes (Figures 44 et 45).

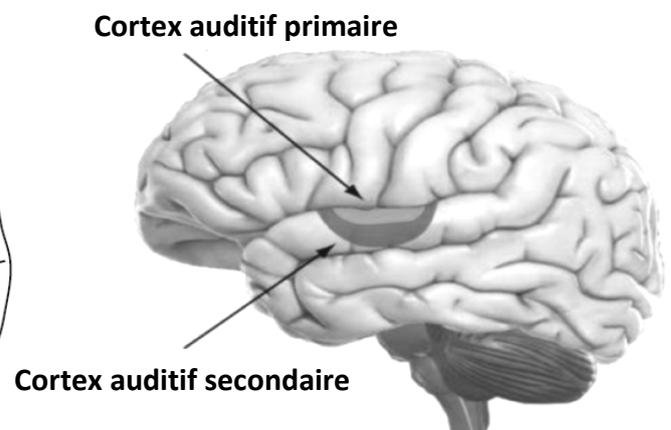
Figure 44 : Localisation des différentes zones néocorticales du cerveau du grand dauphin *Tursiops truncatus* (Oelschlager et Oelschlager, 2009).



A1, A2 : aires de l'audition, M : aire motrice, PL : lobe paralimbique, S : aire somato-sensorielle et V : aire visuelle.

Figure 45 : Cortex auditif primaire et secondaire de l'homme

(Source internet : http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cortex_auditifs_primaire_et_secondaire.pdf).



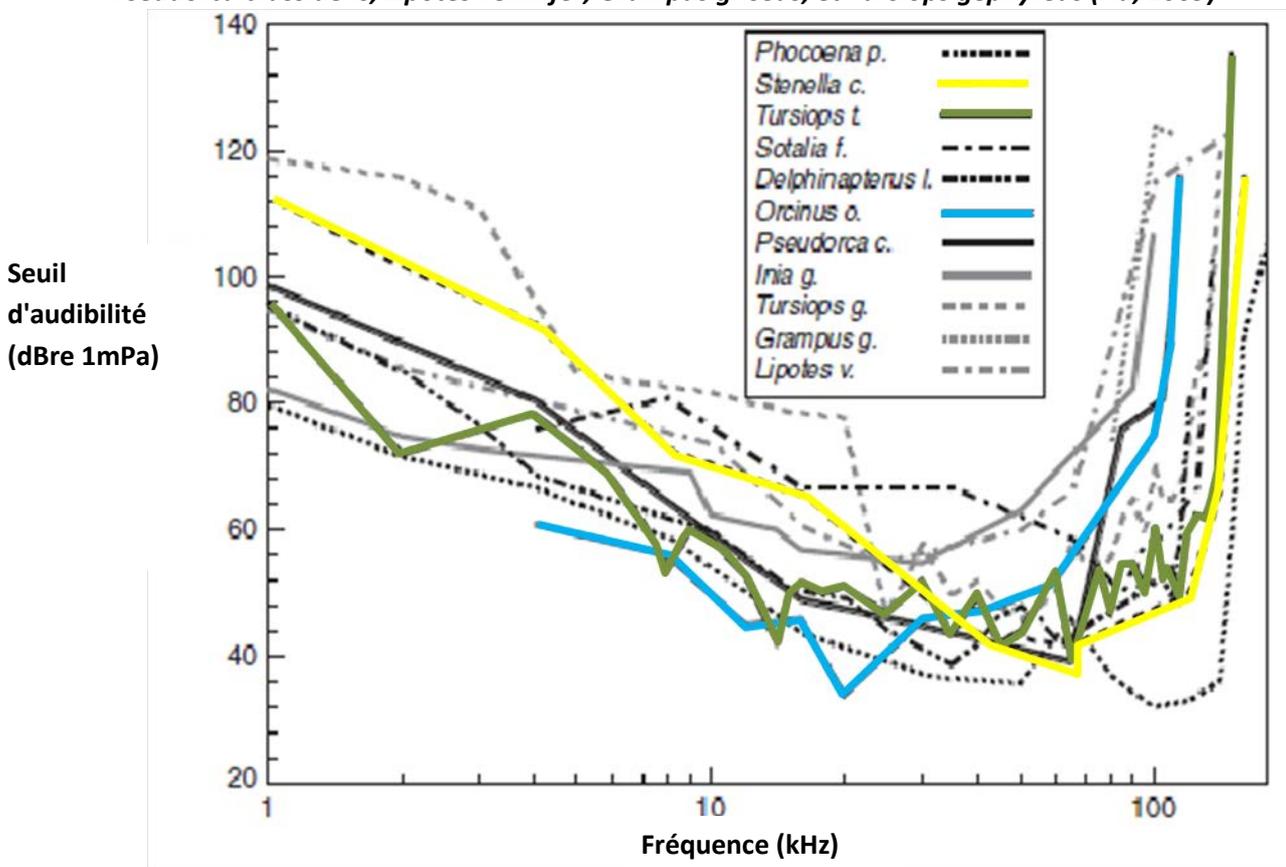
Au-delà des aires auditives, toutes les structures céphaliques liées à l'audition sont très développées. Par exemple, le nombre de neurones de la cochlée se situe entre 583 000 et 1 650 000 soit un nombre 6 à 7 fois plus grand que chez l'homme. Le nerf vestibulo-cochléaire présente également un diamètre très important.

L'hypertrophie des régions du cortex impliquées dans l'audition pourrait être à l'origine du volume important du cerveau des dauphins. Ceci pourrait être expliqué avec l'apparition de l'écholocalisation et de la communication acoustique vocale comme principale mode de communication chez ces animaux (Oelschlager et Oelschlager, 2009).

1.5.8 La sensibilité auditive des dauphins

En 1967, le docteur S. Johnson est le premier à mesurer la sensibilité auditive de plusieurs espèces d'odontocètes. Comme pour l'homme, dont la sensibilité auditive se situe entre 20 Hz et 20 kHz, il trouve que la limite supérieure d'un grand dauphin (*Tursiops truncatus*) est de 150kHz et la limite inférieure de 10kHz. Depuis Johnson, les audiogrammes des espèces suivantes ont été déterminés (Figure 46) : le marsouin commun (*Phocoena phocoena*), l'inie de Geoffroy (*Inia geoffrensis*), le beluga (*Delphinapterus leucas*), le pseudorque (*Pseudorca crassidens*), le dauphin du Yangzi Jiang (*Lipotes vexillifer*), le dauphin de Risso (*Grampus griseus*), le Sotalie de l'Amazone (*Sotalia fluviatilis*) et l'orque (*Orcinus orca*).

Figure 46 : Audiogramme de 11 espèces d'odontocètes : *Phocoena phocoena*, *Stenella clymene*, *Tursiops truncatus*, *Sotalia fluviatilis*, *Delphinapterus leucas*, *Orcinus orca*, *Inia geoffrensis*, *Pseudorca crassidens*, *Lipotes vexillifer*, *Grampus griseus*, et *Tursiops gephyreus* (Au, 2009).

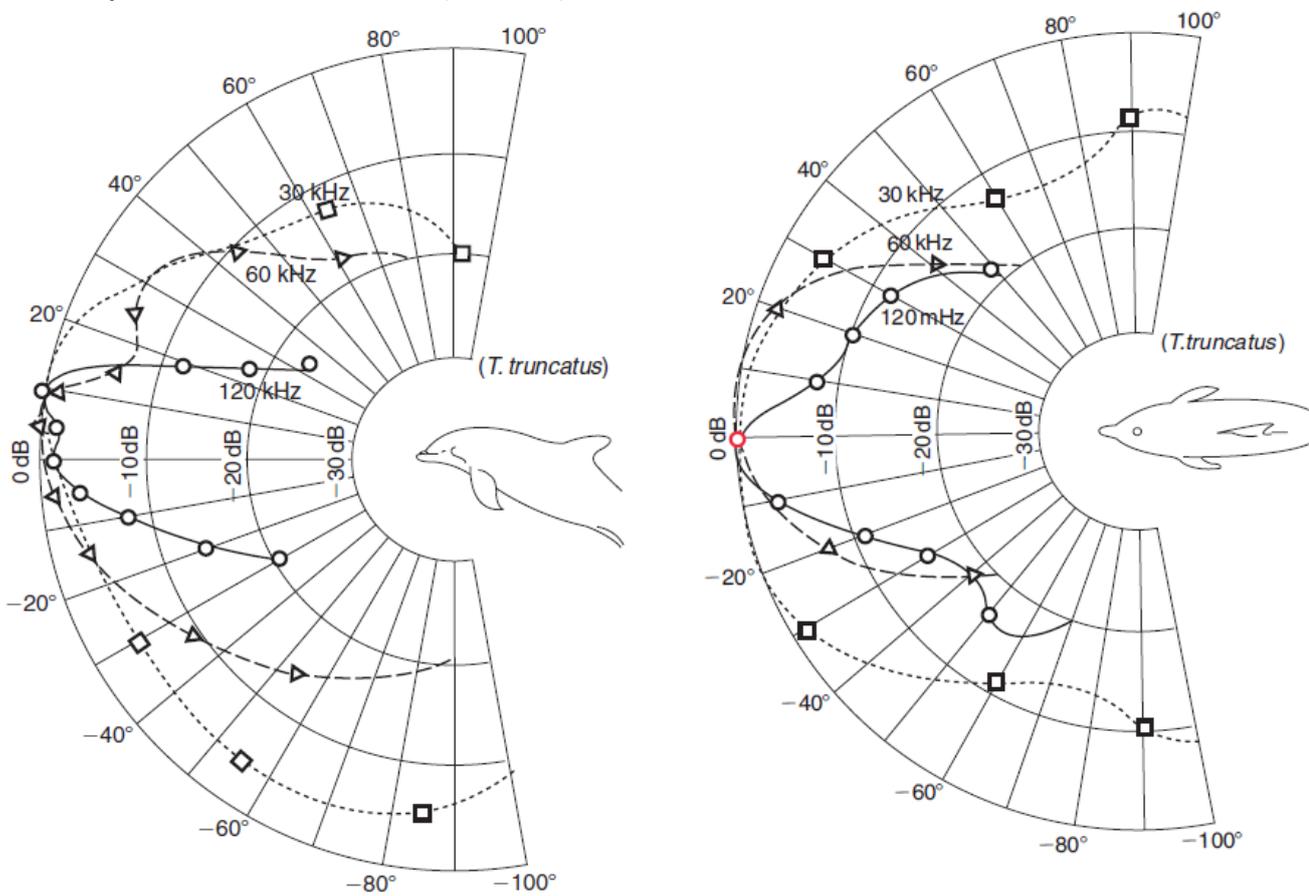


Les audiogrammes des espèces les plus communes ont été représentés en couleur.

On peut remarquer que pour tous les audiogrammes, la limite supérieure dépasse systématiquement les 100 kHz et la limite inférieure se situe autour des 10 kHz. Cela constitue une des caractéristiques communes des odontocètes les plus intéressantes : un marsouin commun de 33 kg et de 1,3 m de longueur possède environ les mêmes capacités auditives qu'une orque de 3600 kg et de 5 m de longueur!

Même si les dauphins ne possèdent pas de pavillon auditif, leur système auditif est directionnel. Les sons sont mieux perçus quand la source d'émission est directement en face de l'animal. La meilleure sensibilité auditive est comprise pour des sons dont les fréquences sont comprises entre 40 kHz et 70 kHz. Le schéma du faisceau d'ondes reçues d'un grand dauphin (*Tursiops truncatus*) sur le plan vertical et horizontal est visible sur la Figure 47.

Figure 47 : Schéma du faisceau d'ondes de différentes fréquences reçues par le dauphin sur les plans horizontal et vertical (Au, 2009).



Sur la Figure 47, nous pouvons remarquer que le faisceau d'ondes sonores s'évase lorsque la fréquence du son reçu diminue. En effet, le faisceau d'un son de 120 kHz (représenté par les boules) est plus étroit que le faisceau d'un son de 30 kHz (représenté par les carrés). Les hautes fréquences sont donc perçues plus précisément que les basses fréquences. De plus, la meilleure sensibilité auditive est atteinte lorsque les sons arrivent parallèlement à l'axe longitudinal du dauphin, c'est-à-dire en face de sa tête. C'est probablement pour cela que les dauphins hochent souvent la tête en se déplaçant.

2 Les principales fonctions de la communication acoustique chez les dauphins

2.1 La communication acoustique non-vocale

La communication acoustique non-vocale inclut les sons émis par les nageoires frappant la surface de l'eau, par les sauts hors de l'eau, par les claquements de mâchoires semblables à des bruits de percussions, par les grincements de dents et par les émissions de bulles. Tous ces comportements produisent des ondes sonores sous l'eau et constituent un message acoustique non-vocal.

Prenons par exemple les sauts aériens. Ils semblent être une manière de "rester en contact acoustique". Ils indiquent souvent une excitation ou un encouragement à une action (stimulation sexuelle par exemple, découverte d'un lieu de nourriture ou réponse à un agacement), mais il existe de nombreuses raisons qui peuvent expliquer le saut d'un dauphin (ils peuvent même sauter pour se débarrasser de parasites ou pour retirer les cellules mortes de l'épiderme). Il apparaît donc difficile d'associer de manière stricte un comportement à une fonction.

Toutes les espèces de dauphins n'adoptent pas les mêmes comportements aériens. C'est d'ailleurs une des caractéristiques qui permet de les différencier et de les identifier : par exemples, le lagénorhynque obscur (*Lagenorhynchus obscurus*) est connu pour réaliser des acrobaties sociales à valeur communicative et des sauts très bruyants. Ce dernier type de saut permettrait de désorienter et de garder rassemblées les proies. Les dauphins à long bec (*Stenella longirostris*) semblent plutôt utiliser les comportements aériens pour se repérer "auditivement" les uns des autres. D'ailleurs, la majeure partie des sauts a lieu la nuit quand les contacts visuels sont diminués ou dans la journée en cas d'alerte majeure.

La fonction des comportements aériens serait donc, soit une composante sociale, soit une technique de capture de proie, soit les deux à la fois!

Certains auteurs, comme Dudzinski *et al.* (2009), formulent même une troisième hypothèse : les sauts pourraient également servir à mieux repérer les sites de nourriture et à connaître les caractéristiques environnementales extérieures. Même si les dauphins possèdent une bonne acuité visuelle, cette hypothèse reste néanmoins peu probable.

Lusseau (2006) classe les comportements "de surface" des dauphins en trois catégories : les comportements aériens, les comportements bruyants et les autres. Les comportements aériens se réfèrent aux sauts tandis que les comportements bruyants sont le résultat du claquement d'une nageoire ou d'une partie du corps sur la surface de l'eau. Lusseau réfute l'hypothèse que l'animal saute pour percevoir les caractéristiques environnementales. Selon lui, les sauts constituent plutôt un signal de communication.

Les comportements aériens sont produits dans un contexte particulier et peuvent donc véhiculer différents "sentiments". Par exemple, un claquement de nageoire transmet une information de menace ou de détresse. Le son produit est de basse fréquence et l'animal le répète généralement une dizaine de fois. Souvent, il est utilisé lors de comportements antagonistes entre les individus. Les dauphins utilisent plutôt leur nageoire caudale pour frapper la surface de l'eau (à l'inverse des baleines qui utilisent plus fréquemment leur nageoire pectorale). La nature exacte du message communicatif d'un claquement de nageoire ou d'une autre partie du corps n'est pas totalement élucidée mais semble révéler une frustration, une irritation ou un maintien à distance. Chez les jeunes qui imitent les adultes, il peut également servir au jeu et à la socialisation (Dudzinski, 2009).

Il est possible que les dauphins utilisent aussi la communication acoustique non-vocale quand les signaux vocaux ne peuvent pas être utilisés à bon escient (présence de prédateur, de proies ou d'autres individus d'un groupe différent). Par exemple, les orques migratrices (qui se nourrissent plutôt de mammifères marins) émettent beaucoup moins de sons que les orques résidentes (qui se nourrissent de poissons) car leur proie principale est capable de détecter leurs vocalisations. Lorsque les animaux doivent se synchroniser pour une activité, la communication acoustique non-vocale peut être une bonne alternative à la communication vocale même si elle nécessite une dépense énergétique plus importante. De plus, les sons produits se propagent uniquement au voisinage proche du dauphin et n'alertent pas une proie potentielle ou un prédateur présent à une plus grande distance par exemple (Lusseau, 2006).

En dehors des comportements aériens, les dauphins émettent parfois des bulles, des respirations forcées ou même des toussotements qui entrent également dans le cadre d'une communication acoustique non-vocale. Certains scientifiques les relient à des comportements agressifs ou à une indication de position aux autres membres du groupe. Dans son étude, Lusseau (2006) a remarqué qu'ils étaient associés à une prise de décision concernant l'orientation. Il est possible, selon lui, qu'une discordance survienne dans la décision d'orientation du groupe entre deux individus et que les animaux manifestent leur agacement/agression par la production de ce type de sons. Ces bruits sont donc probablement une manifestation sociale et il est envisageable qu'ils servent à montrer la détermination de certains individus.

Le dauphin possède donc une gamme très variée de "bruits" permettant de communiquer acoustiquement. Herzing (2000) répertorie l'ensemble des comportements associés à une communication acoustique non vocale qu'elle a observée chez les dauphins tachetés de l'Atlantique (*Stenella frontalis*) et chez les grands dauphins (*Tursiops truncatus*). Durant son étude, elle a fréquemment noté les comportements suivants :

- les claquements de nageoires pour attirer l'attention ou par mécontentement,
- les claquements de mâchoires lors d'agression et lorsqu'un individu dominant tente d'intimider un autre dauphin subordonné,
- les comportements aériens durant le jeu mais également lorsque deux individus se pourchassent,

- la production de bulles en même temps qu'un sifflement ou la production de trains de bulles dans un contexte d'agression,
- les sons émis dans l'air comme les toussotements ou les expirations forcées pour signaler un mécontentement. Selon Herzing (2000), ce type de signaux, en général de courte durée, est utilisé comme "signaux d'exclamation" et supplémentaires durant une activité entre des individus proches les uns des autres.

Les dauphins possèdent une large variété de signaux acoustiques qu'ils utilisent dans différents contextes, pour décrire différents "sentiments". Depuis toujours, les scientifiques tentent d'en comprendre la signification mais il apparaît que ce mode de communication non-vocale est très complexe d'autant plus qu'il est utilisé simultanément avec le mode acoustique vocal dont il est complémentaire.

2.2 La communication acoustique vocale

La communication acoustique vocale constitue le principal mode de communication chez les dauphins. Comme nous l'avons vu précédemment, les dauphins émettent de nombreux sons (les clics, les sons pulsés et les sifflements) qui possèdent différentes fonctions.

Les clics sont généralement utilisés pour l'écholocation stricte tandis que les sifflements constituent plutôt des signaux communicatifs sociaux.

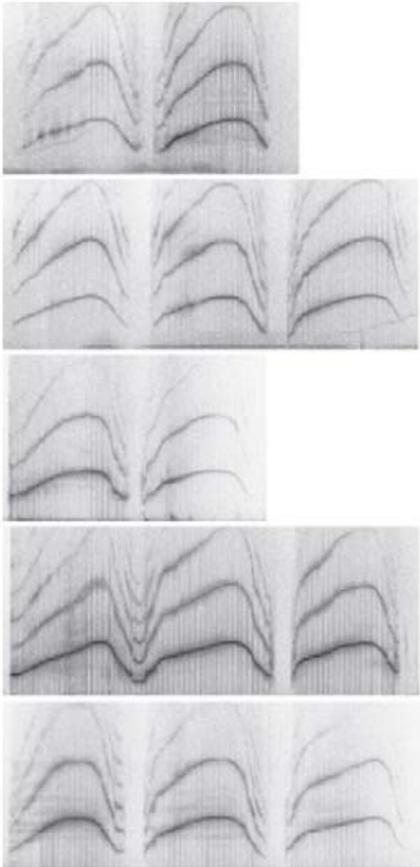
Les sons pulsés peuvent à la fois être utilisés pour l'écholocation mais également pour la communication comme chez les dauphins non-siffleurs.

Les dauphins évoluent en groupe, en société au sein de laquelle l'individu a une entité propre qui agit de manière individuelle ou coordonnée avec les autres membres du groupe.

Les vocalisations sont utilisées dans de nombreuses situations de la vie des animaux : durant la chasse, lors de rapports agressifs, affiliatifs ou sexuels, pour assurer la cohésion du groupe... etc.

Dans cette partie, nous nous attacherons à décrire les principales fonctions de la communication acoustique vocale chez les dauphins siffleurs et non-siffleurs. La fonction des différentes vocalisations ne doit pas être considérée comme exhaustive, elle reste soumise à l'interprétation et à l'observation, souvent difficiles, des animaux par les scientifiques.

2.2.1 Les signatures sifflées : la reconnaissance des individus entre eux



En 1965, Melba et David Caldwell démontrent que chaque dauphin en captivité produit un signal qui lui est propre lorsqu'il est isolé de ses congénères. Ils appellent ce signal "signature whistles" pour "signature sifflée" (Figure 48).

Figure 48 : Plusieurs spectrogrammes de la signature sifflée d'un grand dauphin *Tursiops truncatus* (Sayigh et al., 2007).

Ils notent que la forme de l'onde reste identique à chaque sifflement mais que la durée et l'amplitude peuvent varier. Chacune de ces formes est répétée plusieurs fois et les auteurs les ont qualifiées de "loops" (boucles). Le contour de ces boucles peut varier selon son apparition dans le sifflement (introductif, central ou terminal). L'existence de signatures sifflées a été également trouvée dans les populations de dauphins en milieu naturel (Sayigh et al., 2007).

Les signatures sifflées semblent jouer un rôle dans la reconnaissance des individus entre eux. Les dauphins répondent préférentiellement aux individus de leur famille qu'aux autres individus, même s'ils sont familiers.

Les dauphins captifs produisent fréquemment divers sifflements qui ne correspondent que peu à des signatures sifflées tant qu'ils sont en contact visuel les uns des autres. En revanche, ils émettent significativement plus de signatures sifflées lorsqu'un individu est séparé du reste du groupe.

Les signatures sifflées ont donc une fonction de reconnaissance et de cohésion du groupe et ne sont pas nécessaires si les individus peuvent se voir. D'ailleurs, chez certains individus nés en captivité et jamais séparés on n'enregistre aucune signature sifflée. En milieu naturel, les conditions environnementales font qu'il est rare que les animaux soient en contact visuel : les signatures sifflées sont donc très fréquentes (Sayigh et al., 2007).

Chez les dauphins, ce type d'interaction vocale est fréquemment utilisé dans les contextes suivants (certains seront détaillés dans les prochaines parties) :

- réunion de la mère et de son petit, lorsque le petit s'éloigne, la mère produit sa propre signature sifflée pour qu'il la rejoigne et inversement,
- lors des gardes alloparentales, les adultes produisent leur propre signature sifflée pour rassembler les jeunes dauphins,
- lors des comportements de séduction entre un mâle et une femelle,
- lors de la séparation d'un dauphin du groupe.

Chez les *Tursiops truncatus*, chaque individu développe sa propre signature sifflée dans les premiers mois de sa vie (12 mois en moyenne) et l'utilise lorsqu'il est séparé de ses congénères. Dans la plupart des cas, la nouvelle signature ne se superpose pas avec celle de ses proches. Toutefois, même si chaque signature est unique, celle des jeunes prend modèle sur les autres signatures des membres de la communauté. En effet, les dauphins sont capables d'apprendre à produire des sons en imitant ceux des autres (Fripp *et al.*, 2005). Des enregistrements en Floride ont révélé que les sifflements des adultes femelles sauvages sont stables pendant une douzaine d'années à minima (Watwood *et al.*, 2005). A l'inverse, les mâles adultes peuvent les modifier après la formation d'une alliance interspécifique pour qu'elles ressemblent à celle de leur partenaire (notons qu'il est très rare d'observer d'alliance entre les femelles). Néanmoins, la signature sifflée reste propre à chaque individu. La modulation de la fréquence du son la rend unique : elle donne la forme de l'onde et constitue la "partie inventée" de la signature. Les grands dauphins copient souvent la signature de leur congénère ce qui suggère qu'ils l'utilisent comme une manière de s'adresser à un autre individu et peut être de créer des liens plus durables. Pratiquement 50% des sifflements enregistrés chez les populations de dauphins sauvages correspondent à des signatures sifflées (Sayigh *et al.*, 2007 et Quick et Janik, 2012). Etant donné que les signatures sifflées transmettent leur identité, les dauphins s'échangent leur signature lorsqu'ils se rencontrent. De plus, les signatures sont répétées plusieurs fois de suite à chaque interaction, augmentant ainsi la probabilité d'une identification correcte (Sayigh *et al.*, 2007).

Janik *et al.* (2005) font l'hypothèse que les signatures sifflées, apprises très tôt, constituent un signal référentiel dans le groupe de dauphin. Ils sont capables de reconnaître la signature sifflée des individus qui leur sont proches.

En captivité, les dauphins peuvent apprendre à associer des signaux à des objets. Les dauphins sont donc capables d'identifier un objet ou un autre individu à partir d'un son, un peu de la même manière que les prénoms chez les humains qui permettent, entre autres, de faciliter l'identification des individus.

Hormis chez l'homme et chez certains primates et perroquets, ce type d'interaction vocale est peu retrouvé chez les animaux.

2.2.2 Les vocalisations associées à la relation entre la mère et son petit

Une des relations les plus importantes chez les cétacés est celle qui existe entre une mère et son petit. Les interactions entre la mère et sa progéniture incluent une large variété de comportements comme la chasse, la protection, l'exploration, le jeu et l'éducation. Les grands dauphins éduquent leur petit pendant les trois à quatre premières années de sa vie. Le nouveau-né peut nager immédiatement et suivre sa mère après sa naissance. Il peut alors être séparé d'elle juste après sa naissance, d'où l'importance de maintenir une intime proximité.

Durant la première année c'est plutôt la mère qui initie la majorité des interactions avec sa descendance comme ramener son petit vers elle lorsqu'il s'éloigne, le guider hors d'un danger et le protéger des autres. Peu à peu, au fil des apprentissages, le petit s'émancipe et passe moins de temps proche de sa mère. A la fin de la première année, c'est plutôt le jeune qui initie les interactions avec sa mère (Heather *et al.*, 2007). La communication entre la mère et son petit est donc primordiale pour maintenir ce lien. S'il est séparé de sa mère, le petit émet de nombreux sifflements (surtout au moment où il la retrouve comme pour réaffirmer les liens qui les unissent). S'il est proche de sa mère (< 2 mètres), peu de sifflements sont enregistrés. Les sifflements émis dans ce contexte sont principalement des signatures sifflées (Figure 49).

La mère peut également émettre de nombreux sifflements (principalement des signatures sifflées) en cas de séparation et surtout quand elle subit un stress, notamment lorsqu'elle est éloignée par des mâles agressifs. Il semble donc que le jeune émette sa signature sifflée pour révéler sa position et dans le but d'induire un comportement chez sa mère (pour qu'elle se rapproche ou qu'elle l'attende par exemple). Même si les dauphins peuvent se repérer entre eux grâce à leur système d'écholocation, il semble de manière générale que les sifflements (principalement les signatures sifflées) permettent d'informer également les autres de sa position (Smolker *et al.*, 1993).

Les échanges vocaux entre la mère et son petit sont très variés et ne se résument pas à l'émission de signatures sifflées. Ils émettent de nombreux sons tels que les "buzz" et les "thunks" que certains scientifiques ont étudiés :

Lorsque la mère ne réussit pas à faire revenir son petit, elle nage sur le dos vers lui et émet une sorte de "buzz" (bourdonnement) au niveau de ses parties génitales et peut éventuellement le toucher avec son rostre (Herzing, 2000). En général, le petit ne "désobéit" pas à cet "ordre".

Figure 49 : Spectrogrammes des signatures sifflées de cinq nouveau-nés (Parsons et Dolman, 2004).



En 1995, Mc Cowan et Reiss ont décrit une autre vocalisation utilisée de manière prédominante entre la mère et son petit : une sorte de bruit sourd appelé "thunk". La plupart des vocalisations émises par la mère sert à garder son petit proche d'elle. Dans la plupart des espèces, les jeunes répondent presque de manière immédiate à la sollicitation de leur mère et se rapprochent. Mais, dans certains cas, les mères dauphins utilisent un signal agressif pour appeler leur petit et émettent un "thunk". Cette vocalisation est présente dans trois situations principales entre la mère/tante et les jeunes :

- les départs, les séparations,
- la discipline,
- les comportements affiliatifs.

Les auteurs ont formulé quatre hypothèses concernant le contexte d'utilisation de ce son. La production de "thunks" :

- permet de garder les jeunes à proximité de la mère/tante,
- est une sorte de punition verbale lorsque les petits s'éloignent trop,
- permet de réunir la mère et son petit lors d'un danger,
- décroît avec le développement du jeune car il devient plus indépendant et est davantage capable de se défendre et de prendre soin de lui.

L'analyse du spectrogramme des "thunks" (Figures 50 et 51) montrent que leur fréquence se situe entre 129 et 5556 Hz. Ils durent entre 21 msec et 171 msec. Par seconde, ils sont répétés entre 1 à 6 fois (2,3 en moyenne).

Figure 50 : Spectrogramme d'un "thunk" seul dont le pic d'énergie est de 301,5 Hz (Mc Cowan et Reiss, 1995).

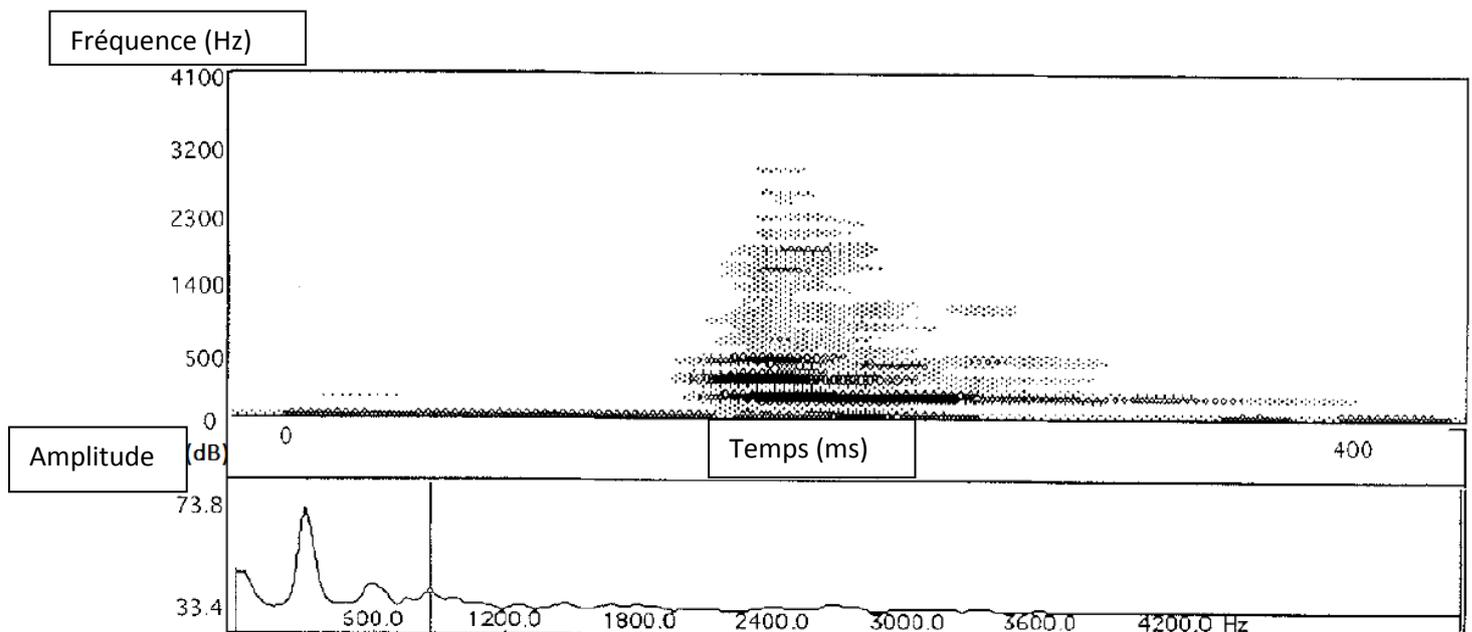
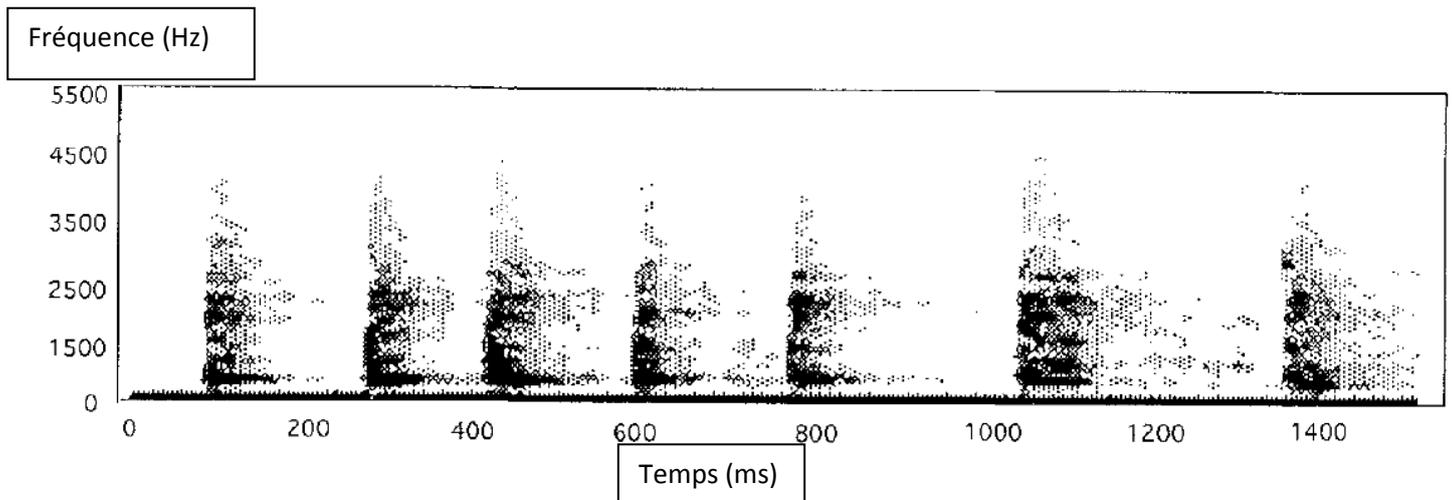


Figure 51 : Spectrogrammes d'une séquence de 7 "thunks" (Mc Cowan et Reiss, 1995).



Lors des enregistrements, il apparaît que les thunks ont pour but principal la discipline des jeunes et leur retour à proximité des mères (Mc Cowan et Reiss, 1995).

Si du bruit anthropique perturbe la communication entre les deux animaux, les conséquences, développées dans la Partie 4 page 90, peuvent être dramatiques. Elles seront développées dans Les jeunes, et encore plus les nouveau-nés, sont très dépendants de leur mère. Si les deux animaux ne peuvent plus communiquer et sont séparés trop longtemps le petit peut être désorienté et mourir rapidement (Parsons et Dolman, 2004, a). En effet, ils ne sont pas de bons nageurs, probablement à cause de leur développement musculaire inachevé, leurs mouvements ne sont pas totalement coordonnés et ils contrôlent mal leur respiration. La mère rythme les respirations du jeune et guide ses déplacements, une communication efficace entre les deux apparaît donc primordiale pour la survie du petit. Les jeunes doivent apprendre très tôt à agir et à répondre de manière appropriée avec le groupe (Mc Cowan et Reiss, 1995).

2.2.3 La chasse : une activité coordonnée

2.2.3.1 Une activité intraspécifique

2.2.3.1.1 Des sifflements comme signaux spécifiques

Un des meilleurs exemples de coordination chez les cétacés est celui des orques (*Orcinus orca*) du Nord Est du Pacifique. Dans cette zone, de larges groupes sociaux se coordonnent pour chasser du poisson. Chaque groupe possède un type de vocalisation commun destiné à maintenir la cohésion des membres. De plus, le groupe produit différents types de vocalisations selon l'action qu'il engage. Cela suggère qu'ils possèdent des vocalisations spécifiques pour certaines activités. Il est fort probable que sans cette forme de communication, les orques seraient moins efficaces pour attraper les proies (Parsons et Dolman, 2004, a).

Chez plusieurs espèces de dauphins, la taille du groupe augmente durant la chasse :

- dans le golfe du Mexique, les dauphins tachetés de l'Atlantique (*Stenella frontalis*) convergent tous rapidement sur le site de chasse,
- en Argentine, les petits groupes de grands dauphins (*Tursiops truncatus*) forment de larges groupes pour chasser ensemble et sont parfois rejoints par les dauphins obscurs (*Lagenorhynchis obscurus*),
- en Ecosse, les grands dauphins produisent un signal acoustique unique durant certaines périodes de l'année pour recruter plus de dauphins lors de grandes activités de chasse.

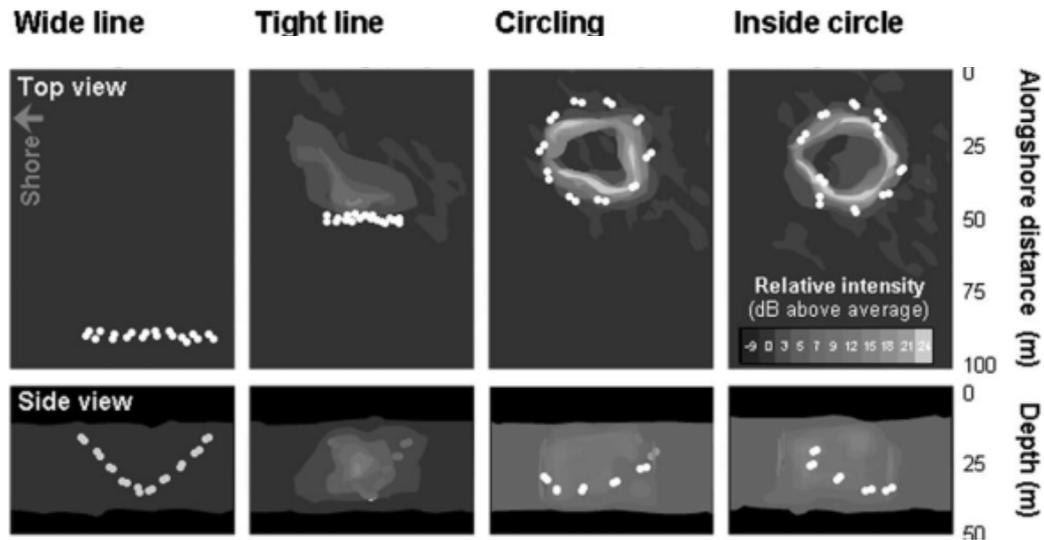
L'explication la plus probable à ce mécanisme semble être, d'une part, que le nombre de dauphins permet une technique plus efficace de capture de proie. D'autre part, plus les dauphins sont nombreux, plus ils sont capables de défendre leur ressource alimentaire contre les autres espèces/prédateurs. L'hypothèse pour expliquer ce phénomène de regroupement de dauphins serait que l'augmentation de vocalisations et de sauts attirerait de nouveaux individus dans le groupe.

L'acoustique semble jouer un rôle fondamental dans la recherche de nourriture chez les dauphins. Comme nous l'avons vu pour les orques précédemment, les dauphins produiraient donc un signal spécifique de regroupement à la chasse. Ils peuvent dans certains cas l'utiliser aussi pour se rassembler contre un prédateur ou une autre espèce utilisant les mêmes ressources alimentaires. Acevedo-Gutierrez et Stienessen (2004) font l'hypothèse qu'à l'île de Coco, les grands dauphins (*Tursiops truncatus*) se rassemblent de manière significative lorsque les requins soyeux (*Carcharhinus falciformis*) sont présents. Les sons produits par les dauphins seraient également plus nombreux en présence des requins. Mais, leur échantillon n'étant pas assez grand, leur hypothèse n'a pas pu être confirmée et elle se trouve controversée par d'autres études (voir Partie 2.2.4 page 73).

2.2.3.1.2 Les sons pulsés et la coordination des individus

Deux chercheurs se sont penchés plus précisément sur ce signal spécifique chez les dauphins à long bec (*Stenella longirostris*) d'Hawaii. Ces derniers présentent des comportements sociaux stéréotypés ; ils coopèrent pour chasser la nuit par groupe de 16 ou 18 individus. Les animaux ne pouvant voir la nuit, la production de sons semblent être le seul moyen de communiquer entre eux. Selon les scientifiques, la production de sifflements est majeure durant l'activité et permet la cohésion du groupe mais elle ne constitue pas l'unique moyen qu'ils aient pour communiquer. En effet, les chercheurs ont enregistré de nombreux clics d'écholocation et plus précisément des sons pulsés explosifs ("burst pulses sound"). Les sons pulsés explosifs jouent un rôle dans les interactions sociales et sont souvent observés lors d'interactions antagonistes. Ces clics sont différents des autres clics habituellement utilisés pour l'écholocation car leur intervalle d'émission est extrêmement court. Lorsque les dauphins chassent, l'écholocation est utilisée en premier pour cibler les proies avant la capture. Les sons pulsés explosifs sont utilisés de manière complémentaire pour signaler un mouvement ou un changement de direction comme montré dans la Figure 52.

Figure 52 : Représentation des quatre phases observées durant la chasse des dauphins à longs becs vues de dessus ("top view") et de côté ("side view") en fonction de la profondeur (Benoit-Bird et Au, 2008).



L'intensité des proies est indiquée par le dégradé de gris. Les signaux d'écholocation sont représentés par les points blancs.

Une large quantité de clics sont enregistrés quand les animaux se déplacent d'une zone éloignée ("wide line") à la zone de ressource alimentaire ("tight line") puis se mettent en cercle ("circling") autour du banc de poissons (Figures 52 et 53). Ceci suggère que les clics sont importants dans la coordination du groupe. Les dauphins semblent utiliser les sons pulsés pour obtenir des informations sur leur proie mais également pour échanger des informations entre eux (Benoit-Bird et Au, 2008).



Figure 53 : Groupe de dauphins communs en train de chasser (source internet : <http://www.davoda.com/en/news/dolphins-solve-equations-while-hunting/>)

Durant la chasse, les *Tursiops truncatus* utilisent fréquemment d'autres sons pulsés appelés les "razor buzz" dont la fréquence se situe entre 2 et 6 kHz avec un taux de répétition supérieur à 200 clics par secondes. Ce son est également émis en "trills" (séries répétitives de discrets bips dont la fréquence est inférieure à 5 kHz). Ils sont plutôt utilisés dans le but de coordonner la chasse (Herzing, 2000).

2.2.3.2 Une activité interspécifique

Des dauphins tachetés de l'Atlantique (*Stenella frontalis*) ont été observés recherchant de la nourriture et chassant avec une autre espèce de dauphins : des grands dauphins (*Tursiops truncatus*). Les scientifiques les ont observés sondant le fond sableux côte à côte. Ce genre d'observation est très rare mais montre que les groupes de différentes espèces de dauphins peuvent coopérer et même se reproduire (Herzing, 2000).

2.2.3.3 L'étourdissement des proies, une hypothèse controversée

L'hypothèse que les sons produits par les cétacés peuvent étourdir leur proie est apparue en 1963 et a été revue par Norris et Møhl en 1983. Les odontocètes sont des prédateurs qui se nourrissent de plusieurs proies comme les céphalopodes, les crustacés, les poissons, les oiseaux et d'autres mammifères marins. Des calmars entiers sans aucune trace de blessure ont été retrouvés par Norris et Møhl en 1983 dans des estomacs de cachalots. Ils ont donc suggéré que les calmars, de rapides et agiles nageurs, ont dû être immobilisés avant d'être ingérés entiers. D'autres observations corroborent cette hypothèse :

- des poissons léthargiques et désorientés observés pendant qu'ils étaient chassés par des dauphins en captivité ou sauvages,
- des explosions à la dynamite (234 à 244 dB de niveau sonore), technique de pêche encore pratiquée dans certaines régions, causant l'étourdissement de poissons.

L'hypothèse de l'étourdissement des proies vient du fait que les signaux acoustiques peuvent induire une baisse du contrôle de la flottabilité, des hémorragies abdominales voire même la mort. Les informations concernant l'étourdissement des proies par les dauphins sont certes limitées mais pourraient révéler une autre manière d'utiliser les sons (Parsons et Dolman, 2004, a).

A l'heure actuelle, nous n'avons pas de preuve concernant l'étourdissement des proies par les vocalisations des dauphins et aucune étude n'a jamais pu confirmer cette hypothèse (Benoit-Bird *et al.*, 2006 et Heithaus et Dill, 2009).

2.2.4 Un signal spécifique d'alarme

Dans un contexte d'alarme ou de détresse, les principales vocalisations émises sont des "sifflements rauques" ("whistles squawk") associés à des "clics tranchants" ("sharp clics"). Des sons pulsés émis seuls comme les "pops" (boum) ou les "cracks" (craquements) ont également été enregistrés dans ce contexte. Certains dauphins, comme les dauphins tachetés de l'Atlantique (*Stenella frontalis*) produisent également une combinaison de sons pulsés et de signature sifflée : une sorte de sifflement d'excitation qui dure entre 2 et 30 secondes. Durant cette vocalisation, les dauphins nagent de manière irrégulière et émettent

également plusieurs flots de bulles. Un contact tactile, un autre dauphin du groupe fait cesser la vocalisation du dauphin siffleur.

Le déclenchement d'un signal d'alarme/stress a souvent été observé lors de la présence d'humains dans l'eau mais curieusement rarement en présence d'un prédateur.

Aux Bahamas, les dauphins tachetés de l'Atlantique partagent leur habitat avec quatre requins prédateurs. Les observations des douze dernières années montrent que même si les dauphins présentent différentes stratégies (dépendant des individus et du comportement des prédateurs), dans la plupart des cas, les dauphins sont plutôt silencieux en présence des requins, comme s'ils ne voulaient pas "attirer l'attention" du prédateur. Au Bahamas, les dauphins forment de larges groupes qui se déplacent constamment : ils se laissent couler vers le fond, nagent de manière synchrone dans une direction puis dans une autre...mais, lorsqu'un requin passe, les dauphins sont beaucoup plus immobiles et restent plutôt vers le fond. Pourtant, en fonction de son vécu et de son expérience, chaque dauphin peut réagir différemment en présence d'un prédateur. Les chercheurs ont suivi une mère pendant plusieurs heures récemment blessée par un requin. Elle apparaît beaucoup plus en alerte et vigilante que les autres dauphins et a été observée en train d'émettre une vocalisation de détresse lorsqu'elle a aperçu un requin nourrice (*Ginglymostoma cirratum*), une espèce inoffensive. Dans un autre cas, un dauphin tacheté de l'Atlantique (*Stenella frontalis*) a été pourtant remarqué nageant calmement et proche de requins-tigres (*Galeocerdo cuvier*). Il semble donc que certains dauphins expriment un stress lors de la présence d'un requin tandis que d'autres semblent être capables de différencier un prédateur en train de chasser ou non. Mais, de manière générale et contre toute attente, les dauphins n'émettent pas de signal d'alarme/stress lors de la présence d'un prédateur mais plutôt dans d'autres situations de danger ou de stress émotionnel. Reiss (1988) a rapporté la présence de "whistle-squawk" chez deux grands dauphins nouveau-nés et suggère qu'ils sont produits dans un contexte émotionnel (Herzing, 2000).

Même si peu de données existent, il semble que les dauphins soient capables d'émettre un signal spécifique, comme une alarme, pour signifier la présence d'un danger qu'ils n'utilisent pas en présence d'un prédateur (Parsons et Dolman, 2004, a).

2.2.5 Les vocalisations associées à un contexte d'agression ou d'antagonisme

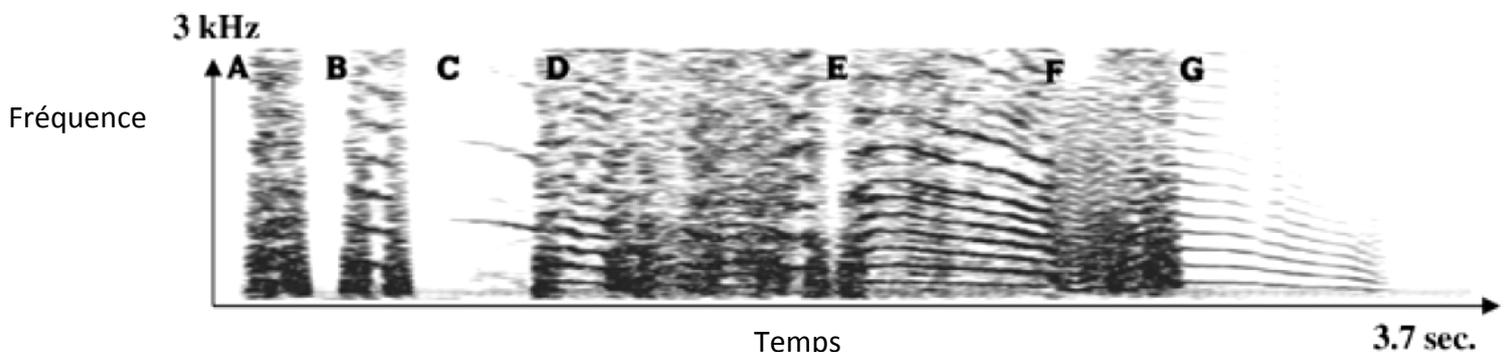
La vocalisation prédominante produite durant un comportement d'agression ou d'antagonisme est la production de sons pulsés explosifs ("burst pulsed sounds"). Les "squawks" ("braillement") constituent la vocalisation prédominante lors des confrontations entre deux individus (nous allons voir dans la Partie 2.2.6 page 77 que ce n'est pas leur unique fonction). Leur fréquence est comprise entre 0,2 et 12 kHz bien que l'énergie principale se situe dans les basses fréquences (de 1,1 à 2,4 kHz). Ils durent entre 0,2 et 1 seconde et sont répétés entre 200 et 1200 fois par seconde. Ils sont souvent associés aux claquements de mâchoires, aux postures bouche ouverte et aux productions de train de bulles.

Lors de la montée en puissance de l'agression entre deux individus, d'autres vocalisations sont également émises :

- les "barks" (aboiements) sont des sons pulsés de faible fréquence (entre 0,2 et 2,0 kHz) qui durent entre 0,5 et 1 seconde,
- les "screams" (cris) sont des sifflements à modulation de fréquence (entre 5,8 et 9,4 kHz) qui durent entre 2,5 et 4 secondes (Herzing, 2000).

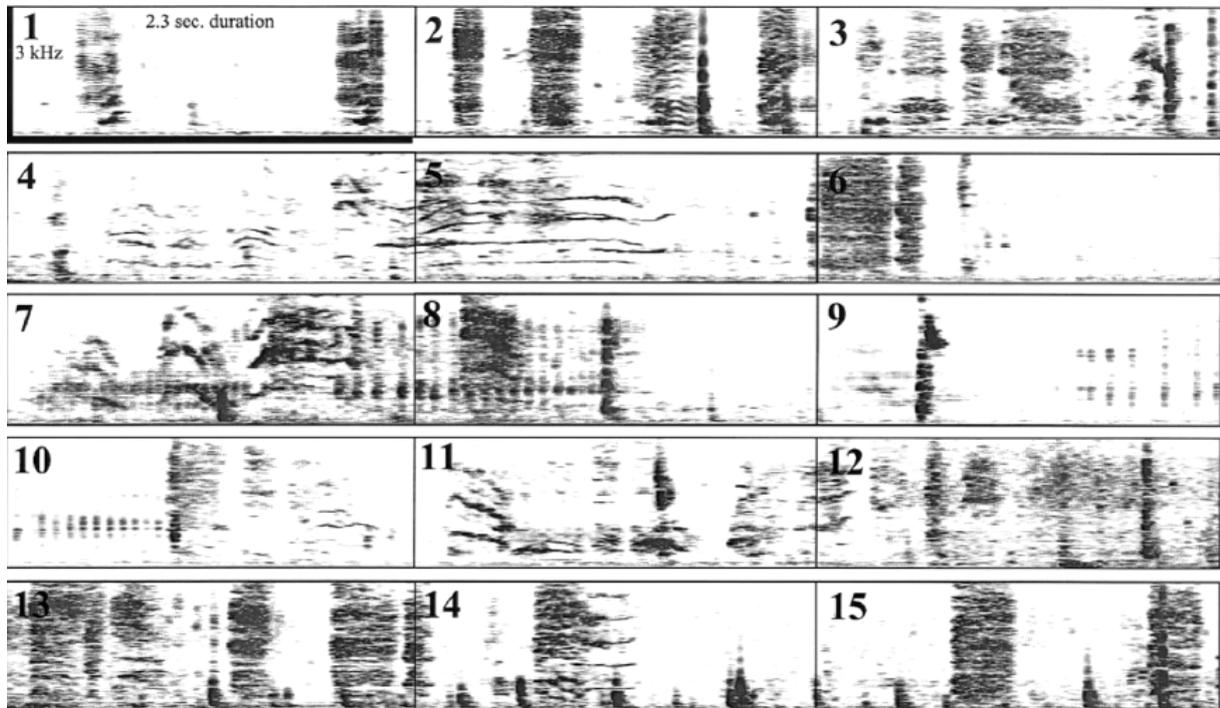
Les sons pulsés explosifs ont été enregistrés durant une interaction agressive entre deux grands dauphins (*Tursiops truncatus*) femelles en captivité. Les Figures 54 et 55 montrent deux spectrogrammes des sons émis durant un contexte typique d'agression entre deux individus. Ils contiennent de lents trains de clics et des sons pulsés explosifs avec un taux de répétition lent, médium ou élevé. De violents hochements de tête, de nageoires, des postures en forme de "S" et des claquements de mâchoires sont également observés durant l'interaction. Plus le taux de répétition est élevé, plus la violence de l'agression est grande. En général, l'escalade de la violence est associée à des comportements physiques agressifs tels que l'augmentation du nombre de claquements de mâchoires.

Figure 54 : Spectrogramme des "burst pulsed" enregistrés durant une interaction agressive entre deux grands dauphins (*Tursiops truncatus*) femelles (Blomqvist et Amundin, 2004).



Durées : A-200 ms, B-230 ms, C-230 ms, D-900 ms, E-670 ms, F-380 ms et G-630 ms. Taux de répétition maximum : A-380, B-415, C-940, D-195, E-200, F-100 et G-195 fois.

Figure 55 : Spectrogramme continu des sons audibles enregistrés durant une interaction d'agression typique entre deux grands dauphins (*Tursiops truncatus*) femelles en captivité (Blomqvist et Amundin, 2004).



Chaque carré représente environ 2,3 s et la durée totale de l'enregistrement est de 34,2 s. La confrontation contient des lents trains de clics (carrés 7, 8, 9 et 10), des sons pulsés faiblement répétés (carrés 1, 3, 6, 11 et 15), moyennement répétés (carrés 4, 5, 11 et 14) et des sons pulsés hautement répétés (carrés 7, 8 et 11). Les claquements de mâchoires sont présents dans les carrés 3, 8, 9, 10, 12 et 15. Les sons courts de basse fréquence visibles dans les carrés 14 et 15 correspondent à l'hydrophone qui tape le rebord du bassin à cause des vagues.

Les sons pulsés produits ont une fréquence élevée (entre 60 et 150 kHz). L'augmentation de la fréquence, du taux de répétition des sons et des comportements agressifs montrent que ces vocalisations constituent des signaux sociaux.

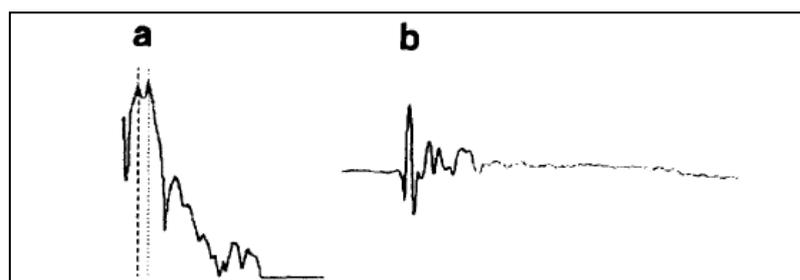
La haute fréquence des sons pulsés peut suggérer que les dauphins sont capables d'assommer leur proie avec ce type de vocalisations (voir Partie 2.2.3.3 page 73). Il est également possible que, compte tenu de l'extrême sensibilité auditive des dauphins, ces intenses sons pulsés explosifs causeraient un inconfort auditif ou même de la douleur. Ils pourraient être également une alternative au combat physique surtout lorsqu'ils sont spécialement dirigés vers l'individu antagoniste. Le fait que de très faibles blessures physiques soient observées après une interaction agressive peut étayer cette hypothèse (Blomqvist et Amundin, 2004).

2.2.6 Les principales vocalisations associées à la relation entre un mâle et une femelle

La relation entre un mâle et une femelle est diverse au niveau des échanges et des comportements. On a pu observer des comportements d'accouplement, de jeu sexuel, de dominance et d'agression. Plusieurs émissions sonores sont associées à chaque type d'interaction :

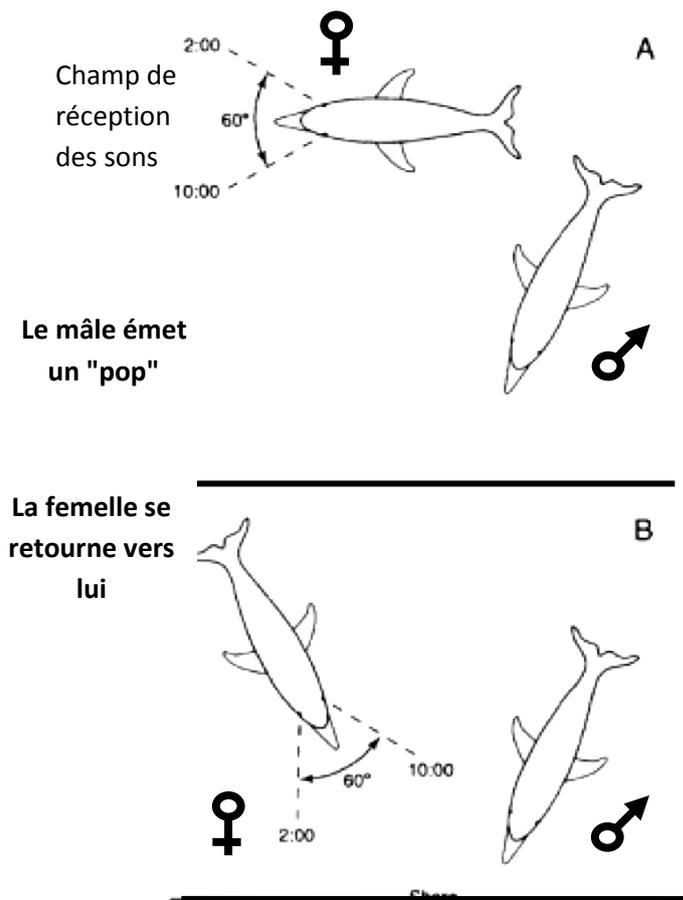
- lors d'un comportement de séduction, le mâle et la femelle émettent respectivement leur signature sifflée de nombreuses fois comme pour donner à l'autre son identité,
- lors de la poursuite d'une femelle par un mâle pour la reproduction, la vocalisation prédominante est le "buzz" (bourdonnement) ou "genital buzz" : le mâle émet ce son en pointant du rostre les parties génitales de la femelle. Cette vocalisation possède une fréquence qui se situe entre 1,2 et 2,5 kHz, dure plus de 20 s. Huit à deux mille clics sont répétés par seconde. Comme nous l'avons vu précédemment, ce son est également émis par la mère vers son petit pour le faire revenir,
- lors de jeux sexuels, des "squawks" ("braillement") ont également été enregistrés chez les dauphins tachetés de l'Atlantique (Herzing, 2000),
- lors de la rencontre d'un mâle et d'une femelle, les scientifiques ont souvent enregistré des "pops" ("boum"). Une des principales études concernant cette vocalisation a été réalisée par deux scientifiques, Connor et Smolker en 1995 sur une population de grands dauphins en Australie. Dans la baie des requins, ce sont les mâles qui émettent ce son pulsé, appelé "pop", lorsqu'ils rencontrent une femelle (Figure 56). Ils sont généralement répétés 6 à 12 fois par seconde et ont une fréquence qui se situe entre 1 et 3 kHz.

Figure 56 : Train de "pops" (Connor, 1995).



a : spectre (amplitude vs fréquence)

b : forme de l'onde (amplitude vs temps)



Dans cette étude, les auteurs ont cherché à comprendre si la production de "pops" par les mâles induit un comportement spécifique chez les femelles. Ils ont remarqué que dans la plupart des cas, lorsqu'un "pop" est produit, les femelles se retournent vers le mâle (Figure 57).

Figure 57 : Production d'un "pop" par un mâle et réaction de la femelle (Connor et Smolker, 1995).

A : le mâle orienté vers le fond émet un "pop" tandis que la femelle nage au dessus de lui

B : elle change de direction et se tourne vers lui

Mais, les "pops" variant considérablement en amplitude et en durée, la réaction des femelles est influencée. En effet, les auteurs ont remarqué que les femelles ne réagissent pas à la suite de brefs "pops" tandis qu'elles se retournent suite à l'émission de longs trains de "pops".

Les auteurs ont fréquemment relevé la présence de comportements agressifs (charges ou coups de tête) du mâle vers la femelle convoitée associés à l'émission de "pops". Les coups de tête sont souvent accompagnés de claquements de mâchoires et d'une autre vocalisation bruyante telle que les "creacks" ("craquement"). Le taux d'agression envers les femelles convoitées est extrêmement variable. En 1978, Schusterman faisait l'hypothèse que le taux de répétition et l'amplitude constituaient le degré de "sévérité" du comportement agressif. Pourtant, d'après Connor, l'amplitude et le taux de répétition sont inversement corrélés au degré d'agressivité.

Ainsi, il apparaît donc que les mâles émettent ce "pop" pour garder les femelles proches d'eux et il est probable que les comportements agressifs associés à ces vocalisations constitueraient un comportement social d'interactions dominantes entre les deux individus.

2.2.7 La synchronisation des individus : la production de "braillements", "aboielements" et bulles

Un comportement est dit synchronisé lorsqu'au moins 2 animaux effectuent le même comportement en même temps. Chez les odontocètes, de nombreux comportements sont décrits comme étant "à l'unisson". Ils ont fréquemment été observés chez les alliances de mâles et sont souvent associés à certaines vocalisations.

Lors d'activités synchronisées, la vocalisation prédominante est la production de "squawks" (braillement). Lorsque plusieurs dauphins tachetés de l'Atlantique (*Stenella frontalis*) mâles pourchassent une femelle, ils synchronisent leurs productions de "squawks", leurs déplacements et leurs postures (cette synchronisation des comportements et des vocalisations chez les mâles a été également rapportée chez les grands dauphins). Les "squawks" synchronisés font partie des sons pulsés explosifs ("burst pulsed sound"). Dans ce contexte, leur fréquence varie de 0,1 à 15 kHz et dure entre 0,9 et 1,0 s (Herzing, 2000). Les jeunes mâles montrent quelques difficultés à cette subtile coordination et toutes leurs vocalisations ne sont pas synchronisées avec celles des autres. Ce long apprentissage débute avec la synchronisation de la nage et des respirations entre la mère et son petit au cours de ses deux premiers mois (Connor *et al.*, 2006).

En captivité, dans un contexte interspécifique agressif entre des dauphins tachetés de l'Atlantique et des grands dauphins, des "bark" ("chœurs d'aboielement") produits exactement en même temps ont été enregistrés avec de nombreuses émissions synchrones de bulles observées (souvent associées aux comportements antagonistes/agressifs). La synchronisation des mâles est retrouvée aussi chez certaines espèces de primates (Herzing, 2000).

Les dauphins ont souvent recours à des comportements synchronisés ; nous pouvons les observer nageant et faisant des acrobaties parfaitement à l'unisson. La synchronisation permettrait donc d'éviter l'escalade de l'agression entre les mâles et constituerait un signal de coopération et de cohésion du groupe (Connor *et al.*, 2006).

2.2.8 Les dauphins non siffleurs

Les sifflements sont produits par la plupart des espèces de dauphins et comme nous l'avons vu, leur fonction principale est la communication. Néanmoins, les sifflements ne sont pas l'unique mode de communication car il existe plusieurs espèces de dauphins non-siffleurs appartenant au groupe des Céphalorhynques (Dudzinski *et al.*, 2009). Ce groupe de dauphins est principalement restreint aux côtes de l'hémisphère sud et forme la sous-famille des Cephalorhynchinae. Les principales espèces de ce groupe sont le dauphin de Commerson (*Cephalorhynchus commersonii*) et le dauphin d'Hector (céphalorhynque d'Hector).

Pour information, le groupe des Céphalorhynques ne constitue pas l'ensemble des cétacés non siffleurs : le cachalot (*Physeter macrocephalus*) et les Phocoenidae (les marsouins) ne produisent pas de sifflements non plus (Shirihai, 2007).

Le dauphin d'Hector, que l'on appelle également le céphalorhynque d'Hector, possède un répertoire vocal simple pratiquement constitué de clics ultrasonores. Il ne produit pas de sifflements et très peu de sons audibles. Le principal son que l'oreille humaine peut déceler est un cri perçant très aigu qui ressemble à un couinement. Ce dernier est composé de clics de haute fréquence (> 200 Hz) répétés de nombreuses fois. Il est principalement émis dans un contexte de comportements agressifs aériens (voir Partie 2.1 page 63).

Dziedzic et De Buffrenil, en 1989, associent la production de cris à une situation de stress. En effet, ils enregistraient cette vocalisation lorsqu'ils capturaient sur leur bateau des dauphins de Commerson! L'hypothèse de Dawson (1991) est plus nuancée : les cris indiquent selon lui un état d'excitation et peuvent avoir une connotation positive ou négative en fonction du contexte dans lequel il est émit.

Pour les scientifiques qui étudient les dauphins non-siffleurs, il est difficile de différencier un "clic d'écholocation" d'un "clic de communication". Selon Dawson (1991), il n'existe pas de clics préférentiels pour l'écholocation : les dauphins d'Hector utilisent plusieurs clics pour écholocaliser une proie ou un objet. En revanche, sans qu'il existe de description précise dans la littérature, un type de clic est très fréquemment enregistré lors d'activité de chasse commune. Il constituerait peut être un signal spécifique de chasse au même titre que ceux des dauphins siffleurs mais nous n'avons à l'heure actuelle pas de preuve qui étayerait cette hypothèse.

Dawson (1991) formule une autre hypothèse, reprise par d'autres scientifiques, concernant la communication chez les dauphins. Il s'agit de l'hypothèse "eavesdropping" littéralement traduite par le fait "d'écouter aux portes". Cette notion suggère que les dauphins sont capables de réceptionner les ondes sonores de leurs congénères et de les analyser. Même si l'émission de clics est directionnelle, elle peut être audible par les dauphins proches de l'émetteur. Comme cela a déjà été démontré chez les chauves-souris, les dauphins sont capables de trouver de la nourriture seulement en "écoutant" les signaux des autres individus du groupe. Les dauphins peuvent ainsi avoir accès aux informations de "leurs voisins".

<p>Le mécanisme d'écholocation a évolué de manière à satisfaire la fonction de recherche de nourriture et d'orientation mais il existe aussi probablement une communication non intentionnelle qui permet au dauphin de traiter les signaux du sonar de ses congénères.</p>

Mais, à l'heure actuelle, la communication acoustique chez les cétacés est menacée par l'augmentation perpétuelle de la pollution sonore produite par les activités humaines. Ces nuisances sonores anthropiques font l'objet de la Partie 3.

3 Les sources de pollution sonore dans l'océan

3.1 Les sources de bruits naturels

De nombreux bruits naturels constituent un "bruit de fond" ou "bruit ambiant" permanent dans l'océan (Figure 62). Citons ainsi les vocalisations des mammifères marins, les sons émis par les poissons ou par certains crustacés, le son créé par le vent, les vagues, la pluie, les mouvements de glace. A l'exception des bruits produits par les cataclysmes (secousses sismiques et éruptions volcaniques), les cétacés ont appris à vivre et à communiquer dans cet univers.

3.1.1 Le vent et les vagues

Le vent est le contributeur majeur du bruit de fond océanique avec une fréquence allant de 100 Hz à 30 kHz. Il génère la production de vagues. Le bruit de ces dernières possède une fréquence dans les infrasons (1-20 Hz).

Le niveau sonore créé par le vent peut être approximé par la "règle des 5" : quand la vitesse du vent est de 5 nœuds (c'est-à-dire 9 km/h), un niveau sonore de 51 dB est enregistré dans les eaux profondes et de 56 dB en surface (Parsons *et al.*, 2004).

3.1.2 Les tremblements de terre et le tonnerre

Les tremblements de terre et le tonnerre sont des exemples de sources sonores naturelles transitoires.

Lors d'un orage, les enregistrements sous-marins du tonnerre montrent que le son produit à 5-10 km de la source sonore possède une fréquence comprise entre 50 et 250 Hz avec un niveau sonore de 15 dB.

L'énergie sismique transmise par un tremblement de terre sous-marin peut être divisée en phases primaire, secondaire et en phase tertiaire (production de vagues). A moins de 100 km de distance du foyer sismique, l'énergie de la phase tertiaire est estimée à plus de 100 Hz avec un niveau sonore supérieur à 30-40 dB.

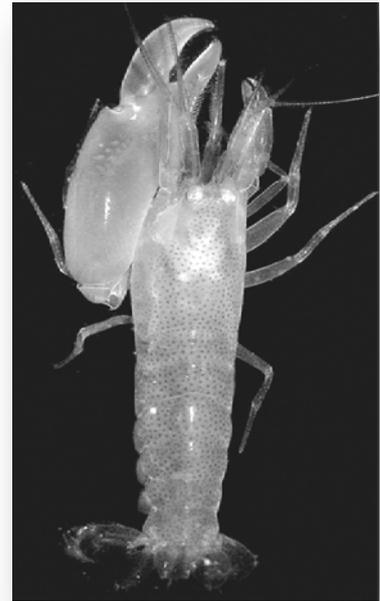
3.1.3 Le cas original de la crevette claqueuse

La crevette claqueuse, également appelée crevette pistolet (*Synalpheus lockington* et *Crangon clamator*), a la particularité de posséder une grande pince (Figure 58). Lorsque la crevette fait claquer vivement cette dernière, de l'eau est projetée à près de 100 km.h^{-1} . Cette vitesse est tellement élevée, qu'un phénomène de cavitation survient : l'eau se vaporise localement dans le jet et forme une bulle. Lorsque la vitesse du jet ralentit, la bulle implose, émet une onde de choc et un flash lumineux. Ce phénomène est appelé la sonoluminescence. L'animal l'utilise pour stupéfier, tuer sa proie ou éloigner les prédateurs.

La crevette pistolet mesure en général moins de 3 cm et est présente sur toutes les latitudes. Le bruit créé par un banc de ces crevettes particulières participe activement au bruit de fond des océans et perturbe même la détection acoustique des sous-marins et des navires. Dans les océans tropicaux, ces crevettes sont l'une des principales sources de bruit des fonds marins. Le son émis dépasse les 200 dB pendant une fraction de seconde et se propage à des centaines de mètres (Everest *et al.*, 1948 ; Lohse *et al.*, 2001)!

Ce petit animal, parmi d'autres, contribue donc ainsi au bruit de fond de l'océan.

Figure 58: *Synalpheus lockington* (source internet : <http://www.zoologischededelingen.nl/85/nr02/a01>).



3.2 Les principales sources de bruits anthropiques

Le bruit de fond des océans est complété par les bruits anthropiques (produits par l'homme) de plus en plus nombreux et pouvant avoir un impact négatif sur les cétacés. Parmi eux, citons les bruits causés par le trafic maritime, par les constructions maritimes (forage, dragage, explosion), par l'exploration sismique avec l'utilisation de canons à air de forte puissance, par la recherche océanographique, par les systèmes répulsifs et enfin par les sonars, d'utilisation militaire ou non.

Une échelle des ordres de grandeur de différents niveaux sonores est fournie en Annexe 2 page 111.

3.2.1 Le trafic maritime

Le bruit résultant du trafic maritime constitue une des sources de pollution sonore la plus importante à l'heure actuelle. Ce bruit provient des moteurs, des hélices, de la coque fendante l'eau et de l'augmentation perpétuelle de l'utilisation de sonars. D'après les registres de la Lloyd's, 93 000 navires marchands naviguent en permanence, dont 11 000 de gros tonnage (superpétroliers, porte-conteneurs...), considérés comme les plus bruyants. En 2004, la FAO (Food and Agriculture Organization) dénombre 1,3 million de navires de pêche pontés et motorisés, 2,8 millions de navires de pêche non pontés dont 1 million motorisés, soit un total de 2,3 millions de navires de pêche motorisés. Les "grands" navires de pêche sont environ 24 000 dans le monde (Lurton et Antoine, 2007).

La plupart des navires émettent des sons de basses fréquences (< 1 kHz) qui coïncident avec les fréquences utilisées par les mysticètes pour communiquer (Figure 58 et Tableau 3). Wiggins *et al.* (2001) ont observé que les baleines bleues (*Balenoptera musculus*) font varier l'intensité de leurs vocalisations en réponse au bruit. Plus le bruit augmente, plus leurs vocalisations ont un niveau sonore élevé.

En général, ce sont plutôt les vieux et les grands bateaux qui sont les plus bruyants. Le bruit d'un pétrolier géant peut être détecté entre 139 et 463 km de distance! Mais, tous les bateaux ne produisent pas un son de basse fréquence : les petits bateaux de loisir génèrent des sons dont la fréquence varie entre 1 kHz et 50 kHz, ayant un impact direct sur les odontocètes, plus sensibles aux hautes fréquences (Figure 58 et Tableau 3). Ce sont les hélices de ces navires qui sont responsables de l'émission de fréquences élevées dues au phénomène de cavitation (formation de petites bulles sur les pales des hélices lors de leur rotation rapide par faible immersion). Evans *et al.* (1992) ont observé que les cétacés expriment plutôt une réponse négative face au trafic maritime : ils modifient leur profil de plongée et évitent de se laisser approcher à plus de 150-300 m.

Tableau 3 : Fréquences et niveaux sonores produits par différents bateaux (Parsons *et al.*, 2004).

Type de bateaux	Fréquence (Hz)	Niveau sonore (dB)
Jetski 650 cc	0,8-50	75-125
Bateau de pêche	0,25-1	151
Pneumatique à coque rigide	6,3	152
Pétrolier	0,43	169
Pétrolier géant	0,008	187
Chalutier (moteur diesel) 34 m	0,63	159

Avec le développement du tourisme d'observation des cétacés encore dénommé "whale-watching", les mammifères marins sont exposés à un trafic maritime toujours plus intense.

3.2.2 L'exploitation du gaz et du pétrole

La pollution sonore liée à l'exploitation du pétrole et du gaz est attribuée aux navires pétroliers et aux installations offshore.

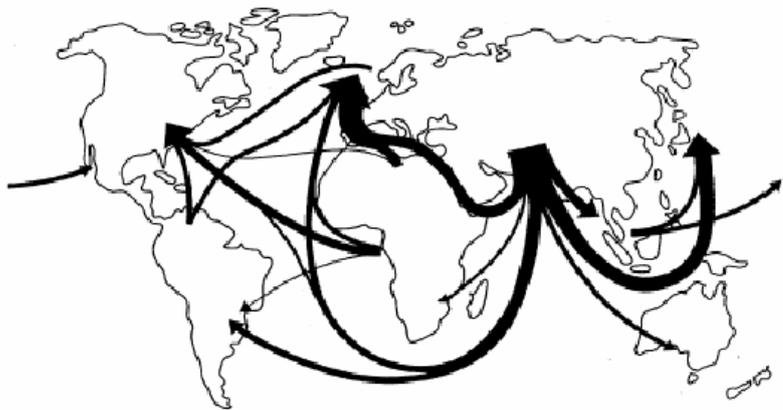
3.2.2.1 Le transport du pétrole

Outre la pollution chimique, l'exploitation du pétrole contribue largement aux nuisances sonores en mer. Tout d'abord, de nombreux navires pétroliers empruntent chaque jour des routes maritimes et contribuent ainsi largement aux nuisances sonores du trafic marin (voir Partie 3.2.1 page 83).

Chaque année, entre 400 et 500 millions de tonnes de pétrole brut et de produits raffinés sont transportés notamment du Nigeria, du Gabon et de l'Angola vers les pays européens et les Etats-Unis (Kloff et Wicks, 2004). Les principales routes internationales pour le transport des hydrocarbures sont indiquées dans la Figure 59.

Tous les océans sont concernés.

Figure 59 : Les principales routes internationales pour le transport des hydrocarbures (Kloff et Wicks, 2004).



3.2.2.2 Les installations pétrolières offshore

L'exploitation du pétrole offshore (au large) débute par des études sismiques suivies d'un forage exploratoire. Le développement de la plateforme pétrolière s'accompagne en outre d'un accroissement du trafic de navires de soutien et de pétroliers. Les impacts généraux sont nombreux (bruits, vibrations, déchets de production, accroissement de la turbidité de l'eau, perturbation des fonds marins...).

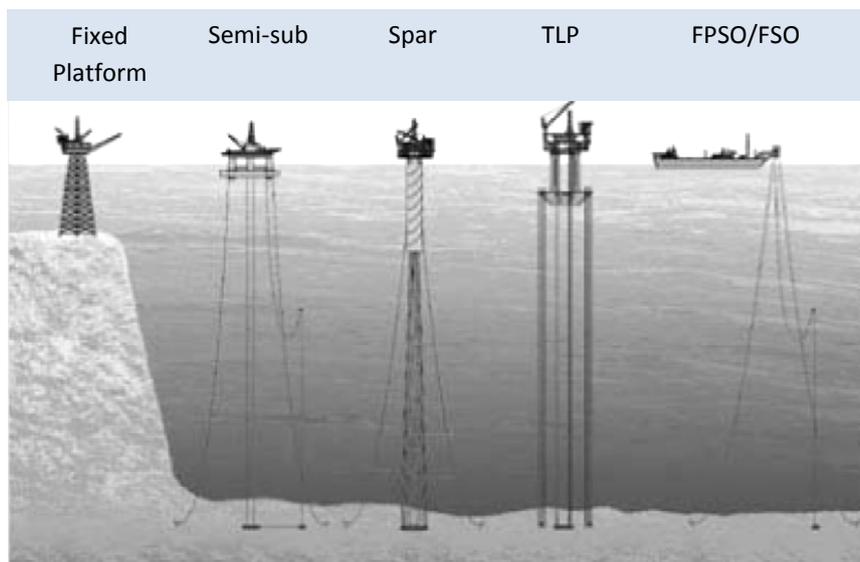
En termes de pollution sonore, les études sismiques génèrent des ondes sonores de haute intensité et de basses fréquences. De puissants canons à air comprimé, fonctionnant toutes les 6-20 secondes pendant plusieurs heures et durant plusieurs mois, permettent de cartographier le fond marin. L'analyse des ondes réfléchies du fond marin permet de fournir des données sur le potentiel en pétrole et en gaz de la zone.

Le niveau sonore d'une seule onde sismique est estimé entre 215 et 230 dB, pour une fréquence comprise entre 10 et 300 Hz. A 1 km de la source sismique, on enregistre un niveau sonore de 90 dB et une fréquence de 20 kHz (Kloff et Wicks, 2004).

Même si les ondes sont dirigées vers le fond de l'océan, une énergie considérable est irradiée dans toutes les directions. Tous les cétacés, ainsi que les autres espèces marines à proximité, reçoivent donc ces puissantes ondes et ce phénomène constitue, après les sonars militaires, le principal sujet d'inquiétude des scientifiques (Parsons *et al.*, 2004 ; Kloff et Wicks, 2004 ; Lurton et Antoine, 2007).

Une fois la source de pétrole déterminée, l'extraction peut commencer et les nuisances sonores perdurent. La recherche du pétrole est réalisée dans des eaux de plus en plus profondes (> 200 m) ce qui crée de plus en plus de nuisances sonores. Les installations de production flottantes sont devenues la solution la plus répandue (Figure 60).

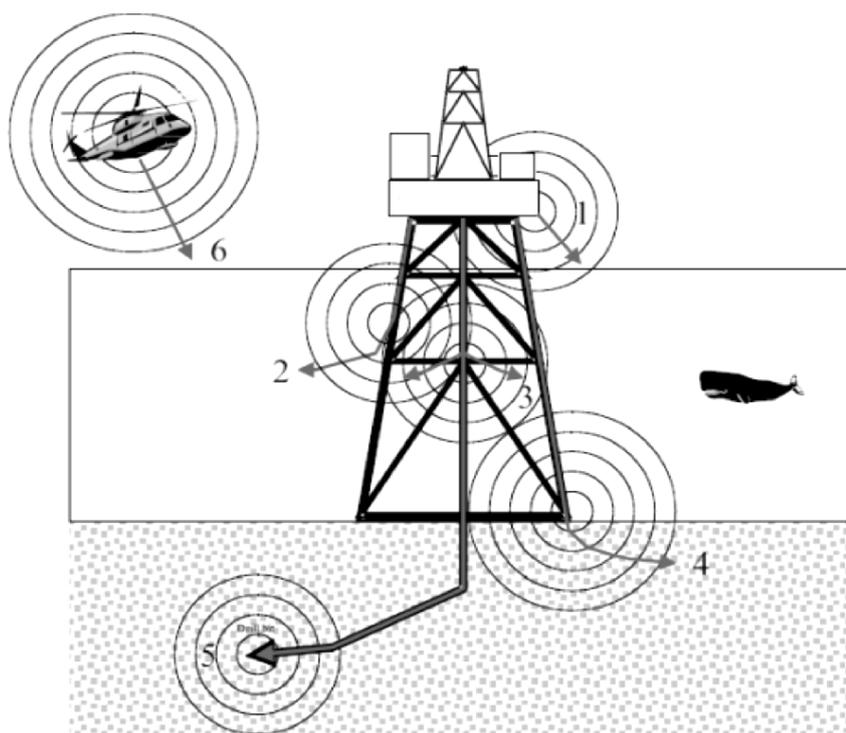
Figure 60 : Les différents types d'extraction pétrolière (Kloff et Wicks, 2004).



A l'origine, les plateformes fixées ("fixed platform") étaient utilisées préférentiellement. A l'heure actuelle, les installations flottantes, notamment les TLP ("Tension Leg Platform") et les FPSO/FSO ("Floating Production Storage Offloating/ Floating Storage Offloating" : installation flottante de production, de stockage et de transfert du pétrole), sont les plus fréquentes. Elles peuvent être utilisées conjointement avec les plateformes SPAR ("Single Point Anchor Reservoir").

Les nuisances sonores sont générées durant toutes les phases d'exploitation du gaz et du pétrole. Après l'exploration sismique, les activités générant du bruit sont multiples et variées (installation de la plateforme, forage, extraction...). La pollution sonore engendrée résulte de l'utilisation des moteurs, des hélices, de la turbulence de l'eau créée, des canons à air et des marteaux piqueurs (Figure 61).

Figure 61 : Propagation des sons générés par une plateforme pétrolière fixée (Parsons et al., 2004).



1 : moteur diesel, **2** : vibrations transmises le long des pieds de la plateforme, **3** : vibrations transmises le long de la structure de la plateforme, **4** : vibrations se propageant sur le fond marin, **5** : vibrations du forage, **6** : bruit émanant des hélicoptères et des bateaux.

Petro-Maritime Consulting (PMC) estime que les 10 prochaines années, 100 nouveaux FPSOs seront nécessaires pour continuer à exploiter les ressources en gaz et en pétrole de la planète.

3.2.3 L'océanographie et la thermographie acoustique

Le projet ATOC (Acoustic Thermometry of Ocean Climate Program) mené par le Scripps Institution of Oceanography projetait d'effectuer des mesures de température dans les couches terrestres profondes à l'aide d'ondes sonores de très basses fréquences envoyées dans l'océan et ayant pour caractéristiques : 195 dB de niveau sonore, 75 Hz de fréquence et 5 à 20 minutes de durée avec une cadence de tir de toutes les 4 heures (Lurton et Antoine, 2007). La mise en œuvre de ce projet ayant fait craindre aux scientifiques un impact négatif sur les mammifères marins à long terme, le projet a été abandonné. Néanmoins, il a changé de nom (NPAL pour North Pacific Acoustic Laboratory) et a reçu en Janvier 2002 l'autorisation de fonctionner pour 5 ans (Parsons et al., 2004).

Un autre projet de thermographie acoustique a vu le jour en 1991 : le HIFT (Heard Island Feasibility Test). Il a été mis en place à 50 km de l'Islande, juste en dessous du cercle polaire. Le niveau sonore de ce test est très élevé : 209-219 dB avec une fréquence moyenne de 54 Hz. Il est composé d'une tonalité continue envoyée à 175 m de profondeur.

Pendant cinq jours, une gamme de fréquences basses est propagée dans l'océan. Le signal réfléchi a été reçu par les hydrophones du monde entier.

Des scientifiques ont observé les comportements des mammifères marins durant ces expériences. Certaines études ont montré que les cétacés adoptaient des comportements variables durant ces émissions sonores. Des cachalots ont été observés s'éloignant rapidement de la source sonore. D'autres, au contraire, sont restées proches pour continuer à chasser (Parsons *et al.*, 2004).

Il convient d'être prudent quant à l'analyse des données dont les scientifiques disposent. En effet, la National Research Council (2000) accuse le programme de recherche des mammifères marins de l'ATOC (ATOC Marine Mammal Research Program) de manquer de résultats et d'impartialité. En effet, l'étude de ce programme n'a porté que sur des niveaux sonores inférieurs à 137 dB et aucun résultat n'a été fourni pour les niveaux sonores supérieurs à 195 dB. De plus, la redistribution des mammifères marins n'a pas été observée et il semble que cela soit une des caractéristiques primordiales qui permette de juger de l'impact sonore anthropique dans sa globalité.

3.2.4 Le chalutage profond

La technique de pêche par dragage des fonds sous-marins est une catastrophe sur le plan écologique. De plus, elle constitue également une source de nuisance sonore pour les cétacés. Depuis la mise en place d'opération de chalutage dans la lagune de Guerro Neggro en basse Californie, les baleines grises (*Eschrichtius robustus*) évitent scrupuleusement cette zone.

Le niveau sonore d'une telle technique s'élève à 122-131 dB. Même si le chalutage s'avère être une source de nuisance sonore marine, d'autres investigations sont nécessaires pour déterminer son impact sur les mammifères marins (Parsons *et al.*, 2004).

3.2.5 Les parcs éoliens

Les parcs éoliens présentent l'avantage de produire de l'énergie renouvelable mais contribuent également à la pollution sonore et au changement d'habitat des espèces marines. Même si les études concernant l'impact de ces installations sont rares, il est possible que les turbines et les câbles de connexion sous-marins aient un effet négatif indirect sur les cétacés. En modifiant le phénomène naturel de sédimentation et en créant des nuisances sonores, les populations de poissons et d'invertébrés, les proies des cétacés notamment, sont dérangées dans leur habitat naturel.

L'impact à long terme des parcs éoliens n'est pas encore connu et des évaluations environnementales sont à l'heure actuelle encore nécessaires.

3.2.6 L'appareillage répulsif

Les appareils répulsifs à cétacés (Acoustic Deterrent Devices, ADD) ont pour but d'éloigner les cétacés des engins de pêche et notamment des filets de pêche. Ces dispositifs ont une portée locale et leur niveau sonore est relativement faible (Lurton et Antoine, 2007). Le but est, non seulement d'éviter la capture accidentelle des cétacés dans les filets, mais également d'éviter la détérioration de ces mêmes filets par les dauphins.

Malheureusement, le système ne s'avère pas aussi efficace que prévu. Les dauphins s'habituent assez rapidement au son et semblent même parfois être attirés comme si le signal émis était celui de la cloche qui sonne le début du repas!

D'autres répulsifs comme le dispositif d'harcèlement acoustique (Acoustic Harassment Devices, AHD) ont été mis en place. Celui-ci sert à éloigner les phoques des cages à poissons. Cet appareil produit des sons suffisamment puissants pour provoquer une douleur chez les phoques (190-205 dB) et pour les éloigner des fermes marines. Mais, la puissance de ce dispositif peut provoquer traumatismes acoustiques non seulement aux phoques mais aussi aux autres espèces de la zone, comme les marsouins, les dauphins et les orques qui se situent à moins de 3 km du répulsif.

Les dispositifs tels que les ADHs sont une source d'inquiétude pour les espèces marines côtières vivant proches des fermes aquacoles (Parsons *et al.*, 2004).

3.2.7 Les sonars

Il existe deux types de sonars : le sonar passif, qui permet de percevoir des sons et le sonar actif (Sound Navigation And Ranging) qui utilise une source sonore couplée à un récepteur acoustique pour sonder le milieu marin et détecter une cible.

Quatre éléments sont nécessaires au fonctionnement d'un sonar actif : la source, la cible, le récepteur ainsi que le couloir acoustique reliant l'ensemble de ces éléments. La source doit fournir un son suffisamment puissant pour sonder la cible et produire un écho assez fort pour être détecté parmi le bruit ambiant. Lorsque le son émis rencontre un objet possédant une impédance acoustique différente de l'eau, une partie de ce son est réfléchi. La cible, mais également d'autres éléments tels que les poissons ou les mammifères marins vont réfléchir le son et créer un bruit de fond qui doit être différencié de la cible voulue par le sonar. Les récepteurs sont généralement des hydrophones convertissant les variations de pression en signaux électriques (Evans et Miller, 2004).

Les sonars de basse fréquence sont utilisés pour la détection à longue portée, tandis que les sonars de haute fréquence servent dans les systèmes recherchant une haute résolution mais de courte portée. De nos jours, les sonars sont fréquemment employés. En effet, la plupart des bateaux en sont équipés et leur fréquence varie de 25 kHz à plus de 300 kHz. Les militaires utilisent des sonars de basse fréquence (< 1 kHz), de moyenne fréquence (1-10 kHz) et de haute fréquence (>10 kHz). Parmi eux, un des sonars de basse fréquence actuellement en service est le SURTASS LFA (SURvey Towed Array Sensor System Low

Frequency Active), composé de 18 transducteurs émettant chacun une fréquence de 0,1 à 0,5 kHz, un niveau sonore de 240 dB et des signaux de 6 à 100 secondes toutes les 6-15 minutes. Le sonar de moyenne fréquence le plus courant est le sonar AN/SQS-53C (2,6 et 3,3 kHz de fréquences et 235 dB de niveau sonore) et le sonar AN/SQS-56 (6,8 et 8,2 kHz de fréquences et 223 dB de niveau sonore). Leurs signaux durent 0,5 à 2 secondes toutes les 26 secondes. Leurs cibles se situant à des profondeurs relativement faibles, leurs faisceaux sont émis horizontalement (Evans et England, 2001).

L'obtention de données concernant l'utilisation de sonars par les militaires est difficile à obtenir pour les scientifiques. Probablement sous-estimée, ce type de sonars constitue une des premières sources d'inquiétude pour les cétacés et nous allons voir que leurs impacts peuvent être dévastateurs.

Comme nous venons de le décrire, la majorité des bruits produits par l'homme dans les océans libère une grande quantité d'énergie, qui au-delà du dérangement et des interférences occasionnées, peut gravement nuire aux mammifères marins comme nous allons le voir dans la Partie 4.

Il est difficile de prédire quelles espèces seront les plus vulnérables face à tous ces types de pollution sonore. Cependant, à partir des observations et des connaissances scientifiques, il est possible de déterminer l'impact de ces nuisances sonores sur les cétacés.

4 L'impact de la pollution sonore sur les cétacés

Les nuisances sonores dans l'océan sont particulièrement importantes pour les cétacés qui dépendent fortement de leur ouïe constituant leur sens principal. Le son se propageant rapidement dans l'eau, la zone d'impact potentielle peut être située à plusieurs kilomètres de la source sonore. Dans plusieurs cas, il a été possible de relier des échouages et des mortalités de cétacés à des événements sonores tels que l'utilisation par la marine de sonars actifs ou des explorations sismiques par exemple. Le bruit peut également menacer les populations par l'intermédiaire de réactions telles qu'un accroissement du niveau de stress, l'abandon d'un habitat important et le masquage ou la réduction des signaux communicatifs des animaux. Les réactions varient considérablement en fonction des espèces et des individus, ce qui rend les extrapolations difficiles à réaliser. Le bruit peut également affecter les cétacés indirectement au travers de leurs proies car les nuisances sonores peuvent avoir aussi un impact négatif sur les poissons et sur les céphalopodes.

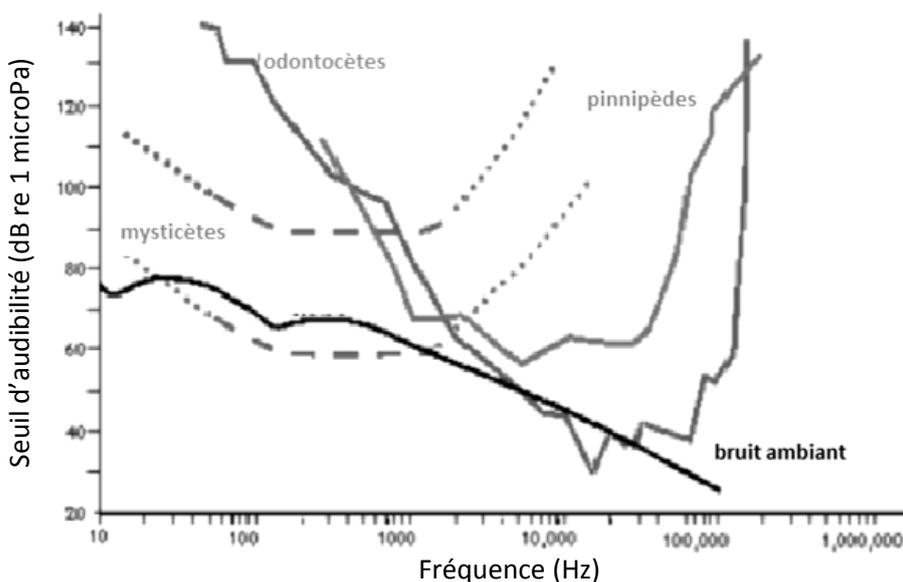
Cette quatrième partie sera ainsi consacrée aux impacts de la pollution sonore anthropique à court et à long terme sur les cétacés.

4.1 La vulnérabilité des cétacés

Le manque de connaissance des cétacés explique que l'estimation des risques qu'ils encourent est le plus souvent évaluée à partir d'hypothèses. Cette estimation dépend de plusieurs critères :

- certaines espèces de cétacés, dont le champ auditif est semblable à celui émis par une nuisance sonore, sont supposées être plus affectées par ce bruit (Figure 62),

Figure 62 : Estimation du seuil d'audibilité des pinnipèdes (otaries, phoques et morses), des mysticètes et des odontocètes (Hatch et Wright, 2007).



Le bruit ambiant est représenté par la courbe noire. Le seuil d'audibilité correspond au son de plus petite fréquence qui peut être entendu par l'animal. Les mysticètes sont plus sensibles aux basses fréquences, à l'inverse des odontocètes et des pinnipèdes qui sont plus sensibles aux hautes fréquences.

- certains animaux, au sein d'un même groupe, sont également plus touchés que d'autre, c'est le cas par exemple d'une mère et de son petit,
- les espèces de cétacés en danger bénéficiant d'un statut de conservation vont être plus observées par les scientifiques que les autres,
- les espèces qui plongent profond, comme les ziphiidae (baleines à bec) et les cachalots, sont plus vulnérables. Ces cétacés quittent la surface avec assez d'oxygène dans leurs organes et dans leur sang pour effectuer leur plongée mais pas assez pour fuir un bruit intense et inattendu (Parsons *et al.*, 2004).

4.2. L'impact de la pollution sonore à court terme sur les cétacés

A court terme, l'impact de la pollution sonore sur les cétacés peut être multiple. Les populations peuvent se déplacer pour fuir le bruit ou tenter de s'adapter en modifiant leurs vocalisations. Mais, certaines nuisances sonores sont gravement néfastes pour ces animaux et peuvent les conduire à s'échouer suite à un changement de comportement trop brutal ou à des modifications physiologiques non réversibles.

4.2.1 Le dérangement et le déplacement des animaux

Les nuisances sonores peuvent induire le déplacement de populations de cétacés quittant alors leur habitat préférentiel pour fuir le bruit, à court ou à long terme. Plusieurs exemples révèlent ce phénomène (Weilgart, 2007, a et Parsons et Dolman, 2004, b) :

- certaines populations de dauphins côtiers ont quitté définitivement une côte Atlantique trop bruyante, notamment à cause du trafic maritime en pleine expansion,
- les baleines grises (*Eschrichtius robustus*) ont quitté pendant 5 ans leur zone de reproduction en Mer de Cortez en réponse au bruit d'une industrie,
- en Arctique, les bélugas (*Delphinapterus leucas*) évitent les bateaux brise-glace en s'éloignant de 35 à 50 km pendant un à deux jours,
- les orques (*Orcinus orca*) de Washington ont quitté pendant 6 ans leur habitat suite à la mise en place de dispositifs d'harcèlement acoustique (voir Partie 3.2.6 page 88),
- les baleines grises migratrices ont modifié leur parcours de l'Alaska à la Sibérie orientale suite à la mise en place d'un sonar actif de basse fréquence.

Les différents exemples cités ci-dessus illustrent bien le dérangement des populations de cétacés lors de nuisances sonores humaines.

4.2.2 Les interférences lors de la communication et de l'écholocation

4.2.2.1 Les conséquences possibles

Le bruit anthropique peut masquer certains sons biologiquement importants pour les cétacés. Il s'agit des :

- clics d'écholocation pour localiser des proies,
- sons reçus *via* le sonar passif de l'animal,
- sons émis par des congénères, des proies ou des prédateurs,
- sons de cohésion de groupe, d'interaction sociale et de reproduction,
- appels entre la mère et son petit.

En masquant ces sons, les cétacés ne peuvent plus se nourrir, risquent d'être attaqués par des prédateurs, ne sont plus capables de se socialiser et le taux de mortalité augmente (Weilgart, 2007).

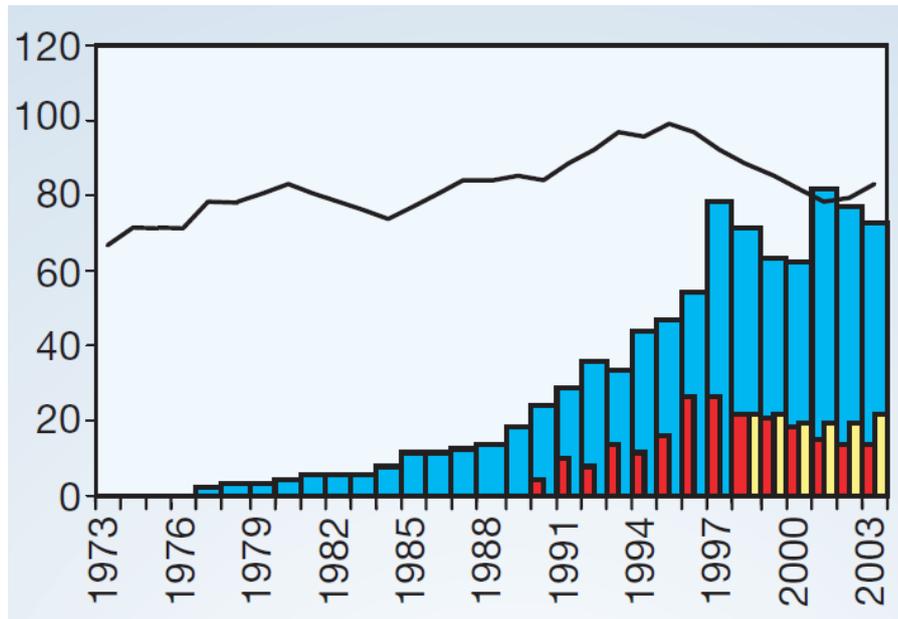
4.2.2.2 L'adaptation de certains groupes

En réponse aux nuisances sonores, certains groupes de cétacés fuient la zone (voir Partie 4.2.1 page 91) tandis que d'autres tentent de s'adapter au changement en adoptant plusieurs modifications telles que :

- modifier les vocalisations dans la durée, la fréquence et le nombre,
- nager plus vite,
- augmenter la durée des plongées,
- changer de direction,
- diminuer la distance entre chaque animal et augmenter la synchronisation des respirations pour assurer une meilleure cohésion de groupe (Buckstaff, 2004).

Foote *et al.* (2004) ont investigué le comportement vocal de 3 groupes d'orques (*Orcinus orca*) vivant près de Washington. Les orques, la plus grande et la plus sociale espèce de dauphins, évoluent dans une société matriarcale stable. Chaque groupe possède son propre "dialecte" et son "cri" spécifique qui représente 52% des vocalisations émises. A l'heure actuelle, les populations d'orques résidentes sont exposées à une forte activité du tourisme d'observation des cétacés ("whale-watching") associée à des émissions intenses de nuisances sonores (en moyenne, 22 bateaux suivent constamment les animaux). Ces dernières années, le nombre de navires est en forte augmentation, tandis que la population d'orques décline (Figure 63).

Figure 63 : Nombre de bateaux de "whale-watching" et population dans les eaux de Washington de 1973 à 2003 (Foote et al., 2004).



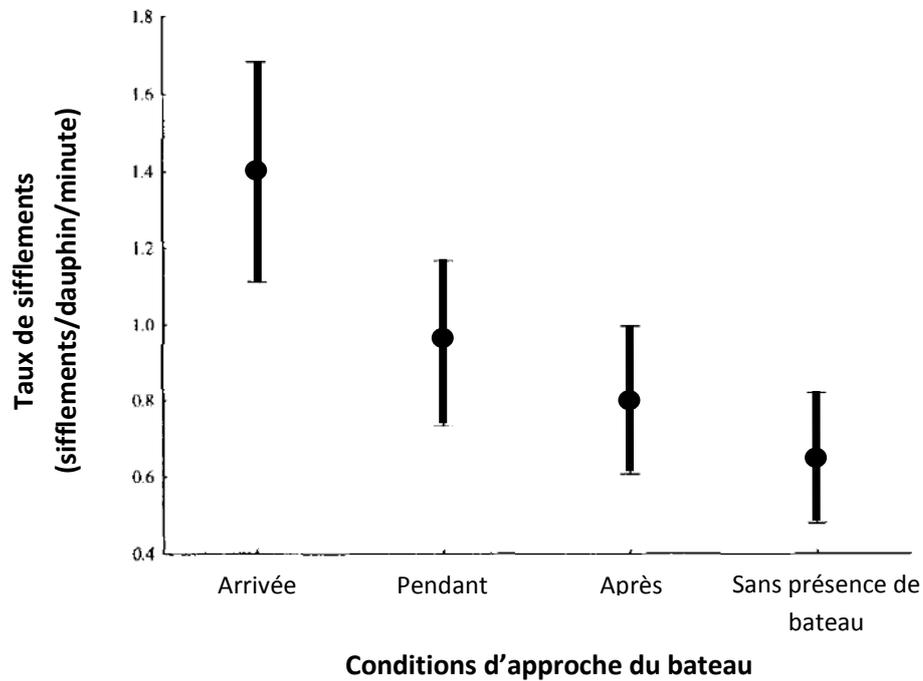
La courbe noire correspond à la population d'orques résidentes ; les barres bleues représentent le nombre de bateaux de commerce actifs par année ; les barres rouges la moyenne des bateaux de "whale-watching" d'après les organisations touristiques et les barres jaunes la moyenne des bateaux de "whale-watching" évaluée par les observations des scientifiques.

En comparant les vocalisations, notamment les "cris" spécifiques de groupe, en présence ou non de bateaux, les scientifiques ont trouvé que les vocalisations des orques duraient plus longtemps en présence de bateaux. Ce résultat indique que ces cétacés ajustent leur comportement pour compenser les nuisances sonores (Foote et al., 2004).

Les changements de vocalisations ont déjà été observés chez d'autres espèces dérangées par l'homme comme les oiseaux ou les baleines à bosse. Les résultats de Foote (2004) et de son équipe permettent de mieux cerner le seuil au-delà duquel les orques sont significativement dérangées par les nuisances sonores du trafic maritime.

Certaines techniques d'adaptation vocale des cétacés consistent donc à intensifier la durée des vocalisations (Foote et al., 2004). D'autres scientifiques ont montré que certains groupes de cétacés augmentaient également le nombre de leur vocalisation (Buckstaff, 2004) pour s'adapter à la pollution sonore : c'est le cas des *Tursiops truncatus* de la baie de Sarasota en Floride (Figure 64).

Figure 64 : Nombre de sifflements par dauphin et par minute, respectivement de gauche à droite, lorsqu'un bateau arrive, est à côté de l'animal, puis repart et en l'absence de bateau (Buckstaff, 2004).



La différence entre ces 4 valeurs est significative : le nombre de sifflements lorsqu'un bateau s'approche est, en effet, le double de celui observé en l'absence de navire.

Même si à court terme, certains groupes de dauphins tentent de s'adapter en intensifiant leurs vocalisations, les scientifiques ont également observé la diminution, voire l'arrêt total d'émission sonore de certains cétacés en présence de pollution sonore pendant plusieurs semaines voire plusieurs mois. Cette réponse face à la pollution sonore a des conséquences dramatiques pour la chasse, la reproduction ou la cohésion sociale de certaines espèces de cétacés (Weilgart, 2007).

4.2.3 L'impact des sonars militaires et les échouages massifs

Ces dernières années, de plus en plus d'études scientifiques ont établi un lien entre l'utilisation de sonars militaires et les échouages massifs de cétacés (Nowacek *et al.*, 2007). On parle d'échouage massif lorsqu'au moins deux cétacés s'échouent vivants ou morts dans le même lieu et dans le même espace temps (Evans et England, 2001). Nous avons répertorié ci-dessous certains échouages massifs probablement corrélés à des exercices de sonars militaires :

- Golfe de Kyparissiakos, Grèce, 1996

Le 12 Mai 1996, 12 baleines à bec de Cuvier (*Ziphius cavirostris*) sont retrouvées échouées sur 38,2 km de côte dans le Golfe de Kyparissiakos en Grèce. 8 baleines des 12 sont autopsiées et aucune ne présente d'anomalie apparente. Les autopsies se sont limitées à un examen morphologique externe et à l'analyse du contenu stomacal. Un récent réexamen des photos de l'échouage massif a montré la présence d'hyphémas pour 4 des 8 baleines (sang dans la chambre antérieure de l'œil, signe de traumatisme). La plupart des contenus stomacaux indiquait un repas récent des animaux échoués illustrant le fait que l'échouage a constitué un événement brutal et soudain.

Plusieurs causes d'échouage sont proposées (pollution inhabituelle, activité tectonique, événement météorologique, épizootie, exercices militaires...). D'après l'analyse des données, une seule cause ressort : des essais militaires ont eu lieu dans cette zone entre le 11 et le 15 mai 1996. Ces essais militaires utilisaient des sonars de moyenne et basse fréquence : le SLC TVS LF (0,6 kHz/228 dB) et MF (3 kHz/226 dB).

Il s'agit du premier échouage massif associé à l'utilisation de sonars actifs (Frantzis, 2003).

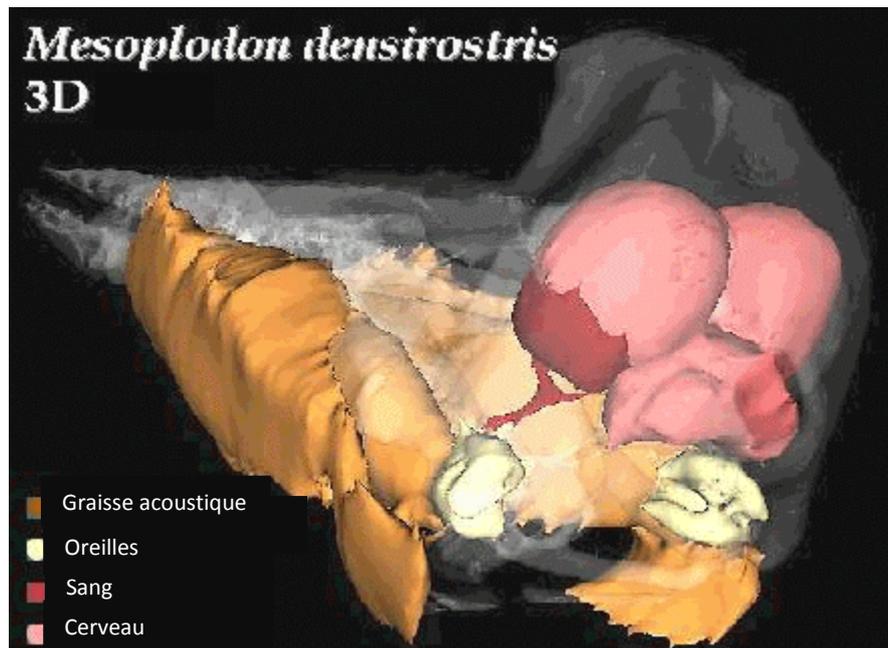
- Bahamas, 2000

Entre le 15 et le 16 Mars 2000, 17 cétacés se sont échoués sur 240 km de côte aux Bahamas : 9 baleines à bec de Cuvier (*Ziphius cavirostris*), 2 rorquals à museau pointu (*Balaenoptera acutorostrata*), 1 dauphin tacheté de l'Atlantique (*Stenella frontalis*), 3 mésoplodons de Blainville (*Mesoplodon densirostris*) et 2 mysticètes non identifiées.

Huit baleines à bec de Cuvier ont pu retourner dans l'eau, vivantes, et le spécimen mort n'a pas pu être autopsié. Seuls 5 des 17 animaux échoués ont pu être autopsiés et 2 d'entre eux étaient assez conservés pour que des prélèvements puissent être réalisés.

Les animaux autopsiés étaient en bon état d'embonpoint et aucun ne présentait de signe de maladie infectieuse. Des hémorragies dans le canal cochléaire, autour de la région temporale ont été observées chez deux animaux. Chez d'autres animaux, des hémorragies sous-arachnoïdienne et au niveau de la graisse acoustique ont été remarquées (Figure 65).

Figure 65 : Hémorragies dans le canal cochléaire et sous-arachnoïdienne chez un mésoplodon de Blainville, image 3D (Evans et England, 2001).



Le traumatisme acoustique est l'hypothèse principale expliquant l'échouage de ces animaux même si le lien entre les lésions graisseuses intra-crâniale et la mort reste flou.

L'analyse des sources acoustiques de la région a montré que le 16 Mars 2000, durant 16 heures, des essais militaires ont été réalisés à l'aide de sonar de type AN/SQS-53C (2,3-3,3 kHz et 235 dB) et AN/SQS-56 (6,8-8,2 kHz et 223 dB).

Le modèle acoustique développé après l'échouage massif montre que le son était envoyé verticalement vers le fond marin et que la pression sonore était de 180 dB à 300 m de profondeur pour le sonar AN/SQS-53C et de 180 dB à 1000 m de profondeur pour le sonar AN/SQS-56. L'absence de données concernant la position des cétacés durant l'exposition sonore militaire ne permet pas de déterminer la puissance sonore reçue par les animaux (Evans et England, 2001 ; Cox *et al.*, 2006).

- Madère, 2000

L'échouage massif aux Bahamas fut rapidement suivi par un échouage atypique massif de baleines à bec de Cuvier à Madère.

Entre le 10 et 14 Mai 2000, 3 baleines à bec de Cuvier se sont échouées dans l'archipel des îles de Madère. Des hémorragies oculaires, pulmonaires, intra-cochléaires et intracrâniennes ont été relevées.

Du 9 au 14 Mai 2000, des exercices militaires ont bien eu lieu dans la région mais aucune information concernant l'utilisation de sonars n'a été communiquée (Cox *et al.*, 2006).

- Iles Canaries, 2002

Le 24 septembre 2002, 14 cétacés s'échouent aux îles Canaries (7 baleines à bec de Cuvier, 3 mésoplondons de Blainville, 1 baleine à bec de Gervais et 3 baleines à bec non identifiées). L'échouage massif a eu lieu proche du site d'exercices de la marine. Les militaires ont utilisé durant leurs manœuvres un sonar de moyenne fréquence (3 à 10 kHz).

L'autopsie de ces animaux échoués a révélé :

- des hémorragies oculaires, au niveau de la graisse acoustique, au niveau de la dure-mère et de l'espace sous-arachnoïdien,
- des embolies gazeuses et graisseuses,
- une congestion importante des poumons et des reins,
- un contenu stomacal récent et non digéré laissant penser que la cause de l'échouage est liée à un événement brutal et soudain,
- aucune pathologie présente.

L'hypothèse principale de l'échouage massif de ces 14 cétacés est ainsi l'utilisation du sonar militaire dans cette zone (Cox *et al.*, 2006).

- Caroline du Nord, 2005

Le 15 et 16 Janvier 2005, 36 cétacés s'échouent vivants sur les plages de Caroline du Nord (Figure 66) : 33 globicéphales tropicaux (Figure 66), 1 rorqual à museau pointu (*Balaenoptera acutorostrata*) et 2 cachalots nains (*Kogia sima*).

Trente animaux ont été autopsiés et des prélèvements sanguins sont réalisés. L'analyse biochimique a

Figure 66 : Echouages des globicéphales (*Globicephala macrorhynchus*) en Caroline du Nord (Hohn *et al.*, 2005).

révélé une déshydratation et des déséquilibres électrolytiques (qui n'étaient néanmoins pas détaillés dans le rapport publié). A l'autopsie, des hémorragies au niveau de la graisse acoustique étaient présentes chez 50% des globicéphales.

Aucune conclusion définitive n'a pu être avancée mais la première hypothèse est de nouveau l'utilisation de sonars dans cette



zone à cette période. En effet, des sonars de moyenne fréquence de type AN/SQS-53C ont été utilisés par l'US NAVY mais aucune autre donnée plus précise n'a été fournie aux scientifiques (Hohn *et al.*, 2005).

- Lagune de Loza, Madagascar, Mai et Juin 2008

En Mai et Juin 2008, une centaine de dauphins d'Electre (*Peponocephala electra*) a quitté son habitat naturel et s'est échouée dans la lagune de Loza à Madagascar. Il s'agit d'un comportement très inhabituel car aucun dauphin d'Electre n'a jamais été observé dans cet estuaire.

Plusieurs années après l'événement, un protocole formel d'enquête a été mis en place en partenariat avec la Commission baleinière internationale (CBI), les agences fédérales américaines expertes et le gouvernement de Madagascar. Un comité d'experts scientifiques indépendant (Independent Scientific Review Panel-ISRP) a examiné toutes les données disponibles.

En raison du lieu d'échouage reculé et d'accès difficile, des informations limitées et du temps écoulé depuis l'événement, il est difficile d'établir clairement la cause de l'échouage. Mais, l'ISRP a retenu comme cause possible l'action d'un système échosondeur multi-faisceaux (Multi-Beam-Echosounder System- MBES) d'un niveau sonore de 12 kHz utilisé par un navire de recherche se déplaçant à 65 km de la zone d'échouage. L'ISRP a jugé que l'action du MBES était la cause la plus probable qui ait incité les cétacés à pénétrer dans la lagune.

Il s'agit d'un premier échouage massif de mammifères marins qui puisse être associé à des sonars de haute fréquence mais à l'heure actuelle, nous n'avons aucune preuve formelle de son implication (Southall *et al.*, 2008).

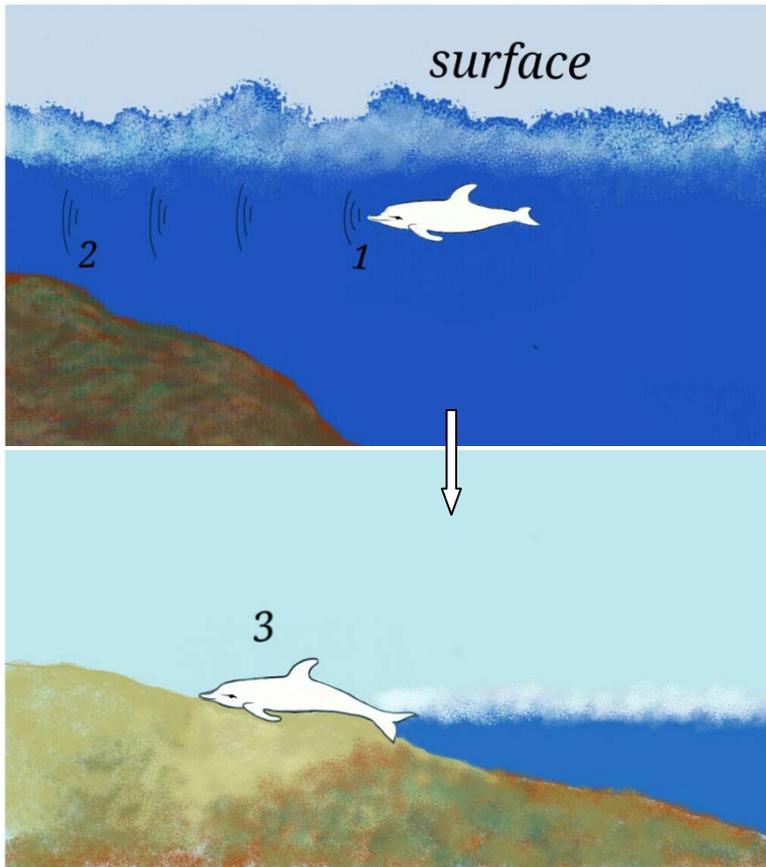
4.2.4 Les échouages massifs : les hypothèses

De nombreuses hypothèses ont été formulées pour expliquer l'échouage massif de cétacés morts ou vivants suite à l'exposition aux sonars militaires ou à d'autres sources de nuisances sonores puissantes.

4.2.4.1 Les réponses comportementales

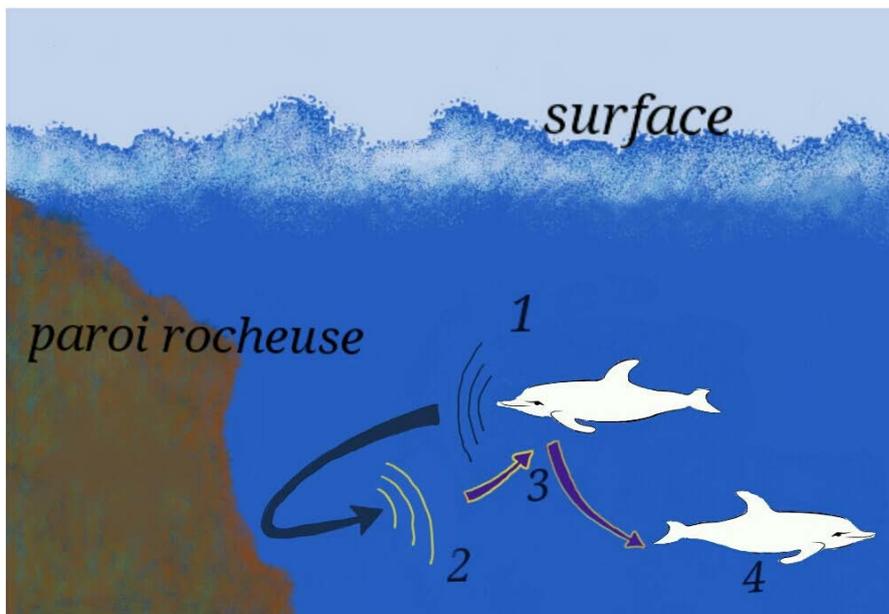
La réponse à une nuisance sonore peut induire un changement comportemental menant à l'échouage de l'animal. Ce phénomène a surtout lieu dans les eaux peu profondes, notamment avec des reliefs côtiers en pente douce (Figure 67). Lorsque le dauphin fuit une zone (exemple : une source de nuisance sonore), il peut se retrouver "piégé" par l'absence d'obstacle de la côte car, ne recevant pas les ondes d'écholocation qu'il émet, il continue alors dans la même direction et peut ainsi s'échouer. Au contraire, même en fuyant, s'il rencontre une paroi rocheuse, il sera contraint de modifier sa trajectoire et ne pourra pas s'échouer (Figure 68).

Figure 67 : Echouage d'un dauphin dans une zone côtière en pente douce (dessin : Julie Fabre).



- 1 : émission de clics d'écholocation
- 2 : les ondes sonores émises ne sont pas réfléchies car elles ne rencontrent pas d'obstacle
- 3 : l'animal en fuite continue d'avancer et s'échoue

Figure 68 : Modification de la trajectoire du dauphin lorsqu'il rencontre un obstacle dans sa trajectoire de nage (dessin : Julie Fabre).



- 1 : émission de clics d'écholocation
- 2 : les ondes émises sont réfléchies par la paroi rocheuse
- 3 : réception des ondes réfléchies
- 4 : changement de direction du dauphin

La réponse au bruit peut être responsable de la modification du profil de plongée des cétacés (durée plus longue ou remontée plus rapide). Elle pourrait être à l'origine de lésions tissulaires, telles qu'une sursaturation en azote des tissus induisant la formation de bulles de gaz, conduisant à l'échouage de l'animal. Pourtant, les cétacés possèdent de nombreuses adaptations physiologiques leur permettant d'effectuer de longues et profondes apnées en les protégeant des effets d'une sursaturation en azote. Par exemple, la baleine à bec et le grand dauphin subissent un collapsus pulmonaire à 70 mètres de profondeur. Les échanges entre le poumon et le sang ne sont donc plus possibles à cette profondeur, ce qui diminue la sursaturation en azote. De plus, une vasoconstriction de la circulation périphérique sanguine dirige le sang vers les organes vitaux (cœur et cerveau). La présence d'un réseau admirable sanguin (*Rete mirabilis*) participe également à la redistribution du sang et permet de stocker la plus grande partie de l'oxygène nécessaire à la plongée (Tyack *et al.*, 2006).

Malgré ces adaptations, les cétacés plongeant profondément ont une sursaturation en azote de l'ordre de 300% en surface. L'animal a donc besoin, après sa profonde plongée, de remonter lentement à la surface puis d'effectuer plusieurs petites plongées moins profondes.

Si l'un des mécanismes est altéré, la sursaturation en azote dans les tissus pourrait induire la formation de bulles d'azote provoquant des embolies. L'azote étant un gaz lipophile, il s'accumule essentiellement dans les tissus graisseux. Lors de leur formation, les bulles provoqueraient des ruptures d'adipocytes entraînant des hémorragies. Les bulles d'azotes et les lipides libérés rejoindraient le sang en provoquant des embolies gazeuses et graisseuses, fréquemment retrouvées à l'autopsie des animaux échoués (Cox *et al.*, 2006).

4.2.4.2 Les modifications physiologiques

4.2.4.2.1 Coagulopathie et hémorragies secondaires

Certains cétacés échoués autopsiés, notamment les baleines à bec présentent des hémorragies sous-arachnoïdiennes et dans l'oreille interne (Figure 65). Celles-ci ont probablement conduits les animaux à s'échouer par désorientation. Les causes des ces hémorragies peuvent être multiples. Citons par exemple : un traumatisme acoustique, un barotraumatisme, une fracture des os de la tête ou une coagulopathie.

Chez l'homme atteint de coagulopathie héréditaire, les hémorragies sont fréquentes au niveau de l'espace sous-arachnoïdien et de l'oreille interne. De plus, chez ces personnes, le stress peut induire des hémorragies spontanées. Nous savons à l'heure actuelle que les cétacés peuvent présenter des déficits en certains facteurs de coagulation. Selon Cox *et al.* (2006), il s'agit principalement du facteur d'Hageman, du facteur de Fletcher et du facteur IX. Des investigations supplémentaires sont néanmoins nécessaires pour déterminer si ces animaux sont prédisposés à des hémorragies. Il est en effet possible que ce déficit en facteurs de coagulation soit une adaptation pour la plongée profonde et représente, par là

même, un phénomène "physiologique normal". Néanmoins, comme chez l'homme, le stress pourrait favoriser l'apparition d'hémorragies (Cox *et al.*, 2006).

4.2.4.2 Le syndrome vestibulaire

Un bruit intense et soudain peut provoquer une réponse vestibulaire assez forte conduisant parfois à une désorientation puis à un échouage de l'animal s'il se trouve près des côtes. Généralement, un dauphin atteint de syndrome vestibulaire nage en cercle sur lui-même. Des observations de ce syndrome ont déjà eu lieu mais les causes du syndrome vestibulaire étant nombreuses, il est difficile d'attribuer de façon certaine une atteinte vestibulaire à un bruit intense. Néanmoins, l'hypothèse du syndrome vestibulaire est toujours d'actualité pour expliquer les échouages massifs des cétacés (Cox *et al.*, 2006).

4.2.4.3 Les lésions tissulaires

4.2.4.3.1 La cavitation acoustique

Lors d'une exposition à un bruit intense, un phénomène de cavitation acoustique peut survenir et engendrer des lésions tissulaires. Ce phénomène correspond à la formation de bulles de gaz dans un liquide soumis à une dépression. Il peut être lié à un écoulement de liquide à forte vitesse, par exemple sur une hélice de bateau, ou aux variations de densité d'un liquide soumis à une onde acoustique.

Selon Crum et Mao (1996), la formation de bulles est importante pour une pression sonore supérieure à 210 dB dans les tissus des cétacés saturés en azote (principalement la graisse). Or, Houser *et al.* (2001) avancent que le tissu graisseux des baleines à bec atteint en surface des niveaux de sursaturation en azote de 300%. Il est donc possible que le phénomène de cavitation acoustique avec les lésions tissulaires secondaires ait lieu à des pressions sonores plus faibles que celles prévues par Crum et Mao (1996).

Néanmoins, cette hypothèse n'est pas soutenue par l'ensemble de la communauté scientifique car aucun chercheur n'a jamais pu reproduire *in vivo* ce phénomène (Cox *et al.*, 2006).

4.2.4.3.2 La résonance

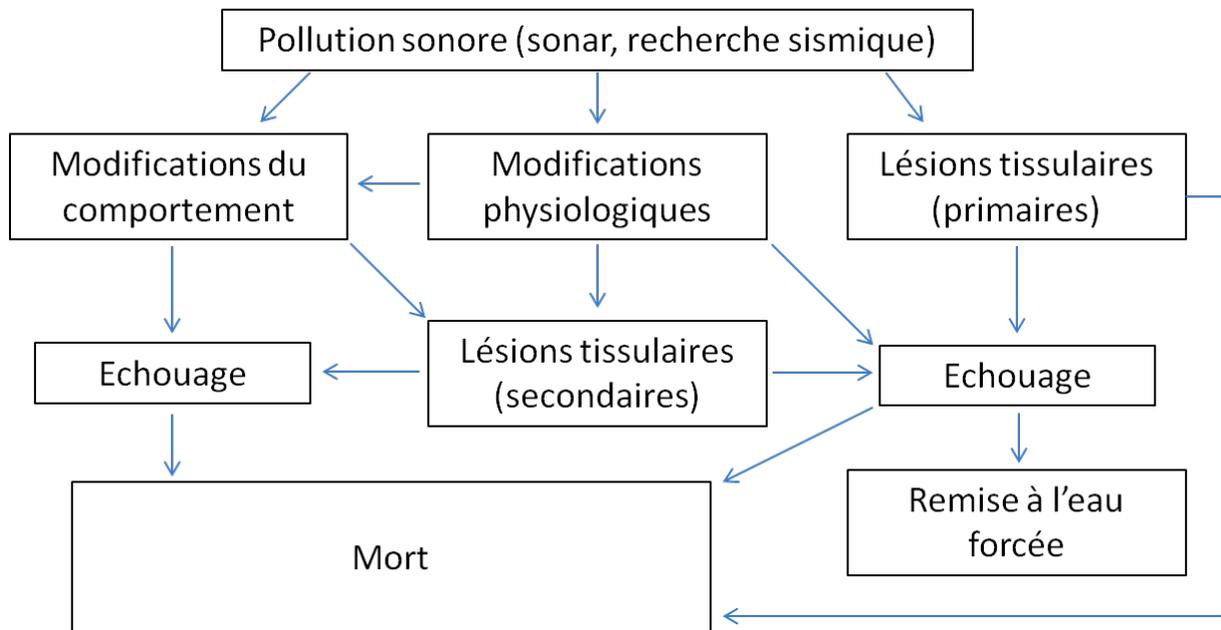
Lorsque le dauphin reçoit une puissante onde sonore, l'air contenu dans les sacs aériens et dans les poumons pourrait entrer en résonance et créer des lésions.

Un modèle a ainsi été proposé pour vérifier la résonance des poumons des baleines à bec. Néanmoins, il apparaît qu'un tel phénomène de résonance entraînant des lésions suffisamment importantes pour mener à l'échouage des cétacés est improbable, d'une part parce que les lésions sont minimales et, d'autre part, parce que les fréquences de résonance

ne correspondent pas aux fréquences utilisées par les sonars. Ce phénomène n'a pas été étudié pour d'autres organes (Cox *et al.*, 2006).

La Figure 69 récapitule les hypothèses décrites précédemment.

Figure 69 : Synthèse des différentes hypothèses pouvant expliquer l'échouage des cétacés suite à une exposition sonore anthropique.



Si l'impact de la pollution sonore sur les cétacés avait une durée très courte, il serait insignifiant à l'échelle de la population. Mais, dans la plupart des cas, les nuisances sonores anthropiques sont permanentes et peuvent causer du stress, un affaiblissement voire la mort de l'animal.

4.2.5 La perte d'audition temporaire ou permanente

Un bruit intense peut induire la perte temporaire de l'audition. Si la nuisance sonore perdure, elle peut conduire à la perte définitive de l'audition.

Finneran *et al.* (2002) ont montré chez les grands dauphins et les bélugas captifs qu'un son, même de courte durée, peut induire la perte de l'audition à court terme. Le son recréé en bassin était celui d'une explosion sismique à air comprimé, fréquemment utilisée pour la recherche de pétrole.

Mooney *et al.* (2009) ont montré que l'utilisation répétée de sonars militaires de moyenne fréquence peut également causer la perte temporaire de l'audition chez les odontocètes.

En créant des lésions de leur système auditif, l'appareil de leur navigation, ce phénomène peut causer la désorientation voire l'échouage des animaux.

Pour des raisons éthiques et légales, aucune expérience n'a été réalisée permettant de déterminer quels sons peuvent causer la perte définitive de l'audition.

Mais il est probable que certaines ondes sonores puissent créer des lésions permanentes du système auditif. Sans ce sens principal, les animaux ne peuvent pas survivre.

4.3 L'impact de la pollution sonore à long terme sur les cétacés

4.3.1 L'habituation des animaux

On parle d'habituation lorsqu'un stimulus donné ne provoque très peu, voire plus du tout, de réaction apparente de l'animal, bien qu'il puisse être dommageable pour celui-ci (Parsons *et al.*, 2004).

La baleine franche du Groenland (*Balaena mysticetus*), lors d'exploration sismique, ne montre pas de changement de comportement et ne modifie pas ses vocalisations. En revanche, elle réalise de plus courtes plongées et sa fréquence respiratoire est plus basse qu'une baleine non exposée à ces nuisances sonores. Ces subtiles modifications ont été observées entre 54 et 73 km de la source sonore dont le niveau sonore s'élevait à 125 dB.

De la même manière, certaines baleines à bosse (*Megaptera novaeangliae*) exposées à des explosions ne montrent que peu, voire pas du tout, de réactions face au bruit. Mais, les scientifiques ont remarqué qu'elles se trompaient d'orientation pour s'alimenter. Ce phénomène pourrait être dû à un traumatisme acoustique les rendant incapables de s'orienter correctement.

Certains cétacés, à l'inverse, ne montrent même pas de subtil changement lors de nuisance sonore. Il existe ainsi des cas où les cétacés restent proches de la source sonore, même puissante. Il semble que ces animaux ne fuient pas la zone car ils élèvent leurs petits ou parce qu'ils sont en train de se reproduire ou de chasser par exemple, même si le niveau sonore crée des lésions auditives. Ainsi, le nombre d'animaux présents proches d'une zone de forte nuisance sonore peut donc ne pas être corrélé à leur tolérance auditive.

Ces subtiles modifications de comportements des cétacés face à la pollution sonore sont probablement sous-estimées par les scientifiques.

4.3.2 Le stress

Même s'il est probable que les nuisances sonores soient source de stress pour les cétacés, peu d'études le prouvent à l'heure actuelle. Romano *et al.* (2004) ont exposé un grand dauphin et un bélouga captif à des canons à air d'exploration sismique de 3 kHz de fréquence pendant 1 seconde. Le taux de cortisol a augmenté de manière significative suite à l'exposition sonore. En effet, le stress est souvent associé à la production d'adrénocorticotrophine (ACTH), hormone qui stimule la production de glucocorticoïdes (notamment du cortisol). L'augmentation de cette hormone est souvent associée à un

changement comportemental de l'animal. Citons par exemple l'augmentation des agressions ou la modification de la fréquence respiratoire.

A long terme, le stress chronique induit une baisse de l'efficacité du système immunitaire et compromet la santé de l'animal. Cet aspect est difficile à objectiver chez les cétacés mais il est néanmoins réel (Weilgart, 2007, a et b).

4.3.3 Le développement de l'audition chez le jeune

A l'heure actuelle, on ne connaît pas les conséquences d'une exposition aux nuisances sonores prolongées sur le développement de l'audition chez le jeune dauphin. Des investigations scientifiques sont encore nécessaires.

Les jeunes rats exposés à un bruit chronique de niveau sonore modéré présentent des retards du développement cérébral et de l'audition.

La plupart des jeunes cétacés apprenant les vocalisations en écoutant celles du groupe, le bruit anthropique pourrait avoir de sérieuses conséquences sur les nouvelles générations (Weilgart, 2007, a).

4.4 L'impact indirect de la pollution sonore sur les cétacés

Le bruit anthropique peut affecter les cétacés de manière indirecte en modifiant la distribution de leurs proies ou un autre aspect de leur écosystème.

4.4.1 La désertification de certaines zones par les proies

Les poissons sont des animaux "acoustiques". En général, ils utilisent les sons pour percevoir leur environnement, pour se reproduire, pour communiquer et pour prévenir du danger (Weilgart, 2007, b).

La réduction du nombre de poissons dans plusieurs zones soumises à une pollution sonore a été rapportée dans plusieurs études :

- Dalen et Knutson (1986) ont trouvé que 54% des poissons pélagiques et 36% des poissons démersaux (c'est-à-dire benthiques ou benthopélagiques) quittent une zone trop exposée aux nuisances sonores,
- Skalski *et al.* (1992) ont démontré que le nombre de sébastes (genre de poissons de l'ordre des Scorpaeniformes) diminuent de 50% lorsqu'ils sont exposés à des recherches sismiques pour l'exploitation du pétrole,
- Engas *et al.* (1993) rapportent une diminution importante des cobs et des haddocks dans une zone soumise à des explosions sismiques. A 3 km de la source sonore, 70% de ces poissons ont disparu. A 18 km de la source sonore, Engas et son équipe rapportent une diminution du nombre de poissons de l'ordre de 45%.

Certaines espèces de poissons montrent également un changement de comportement : ils nagent plus profondément, forment de plus larges groupes, s'immobilisent totalement ou au contraire deviennent plus actifs (Weilgart, 2007, b).

Il est donc facilement compréhensible que si les poissons sont atteints par la pollution sonore, leurs prédateurs (les dauphins notamment) le seront également.

Au-delà de la désertification des zones trop exposées aux nuisances sonores ou du changement de comportement des proies, les poissons et les céphalopodes peuvent également subir de graves traumatismes acoustiques comme nous allons le voir dans la Partie 4.4.2.

4.4.2 Le traumatisme acoustique des proies

Les explosions sismiques à air comprimé causent de graves traumatismes acoustiques aux poissons qui se situent entre 500 m à plusieurs kilomètres de la source sonore. La perte temporaire de l'audition est fréquente chez ces poissons soumis à des ondes sonores de puissances moyennes à élevées. Elle peut être temporaire ou permanente (Parsons *et al.*, 2004).

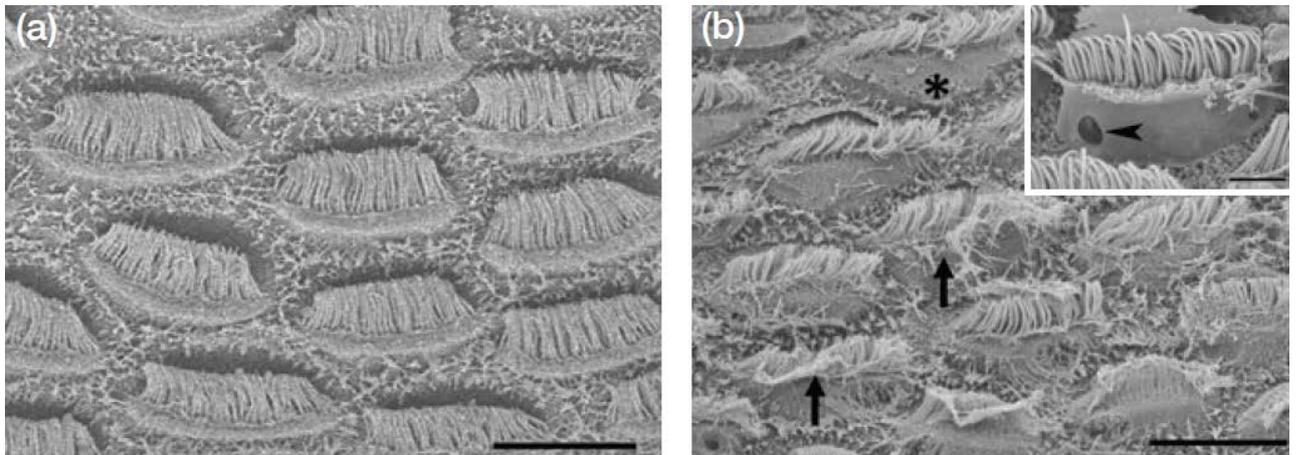
Les invertébrés comme les céphalopodes peuvent également subir des traumatismes acoustiques lorsqu'ils sont exposés à de fortes nuisances sonores.

En 2011, Michel André et son équipe ont apporté la première preuve d'un traumatisme acoustique massif chez 4 espèces de céphalopodes (*Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Octopus vulgaris* et *Illex coindetii*) qui ont été exposées à de puissantes ondes sonores de basse fréquence. Les animaux ont tous présenté des lésions de leurs cellules ciliées et de leur statocyste.

Les statocystes correspondent à l'organe de l'équilibre chez ces animaux. Il est de forme sphérique et est rempli d'endolymphe. Sa paroi est constituée de cellules épithéliales entre lesquelles sont insérés des récepteurs sensoriels. Chez les céphalopodes, ces récepteurs sensoriels sont des cellules ciliées appelées kinétocils. La cavité du statocyste contient des concrétions solides appelées statolithes (dépôts calcaires ou sableux) flottant dans l'endolymphe. En tombant sur les extrémités des récepteurs, les statolithes sont responsables d'une réponse nerveuse qui informe l'animal sur sa position spatiale (Tanzarella, 2005).

Immédiatement après l'exposition sonore (50-400 Hz pendant plusieurs heures et jours), des lésions au niveau de l'épithélium du statocyste ont été observées chez les 4 céphalopodes étudiés. Les cils des kinétocils étaient absents, pliés ou flasques et certaines membranes cellulaires étaient rompues (Figure 70).

Figure 70 : Epithélium sensoriel d'un céphalopode avant et après l'exposition à des ondes sonores de basse fréquence (André et al., 2011).



(a) : spécimen de contrôle, non exposé au bruit. L'épithélium sensoriel est normal. A la surface apicale des cellules, tous les kinétoCILS sont érigés et organisés en faisceaux.

(b) : animal exposé au bruit. Immédiatement après l'exposition, les cils des kinétoCILS sont pliés et désorganisés (flèches). Une cellule fait protrusion au niveau de son pôle apical (astérisque). La tête de flèche montre une cellule dont la membrane est rompue et dont le cytoplasme fait extrusion 48 heures après l'exposition.

Echelle : 10 μ m.

Les lésions étaient de plus en plus importantes après 12, 24, 48, 72 et 96 heures. Chez l'animal exposé au bruit pendant 96 heures, l'épithélium sensoriel était très abimé et peu de cellules ciliées étaient encore présentes.

Le résultat de cette étude illustre, de façon indirecte, la nécessité d'une meilleure régulation des activités humaines qui produisent de puissantes ondes sonores dans l'océan.

CONCLUSION

Les delphinidés sont des animaux "acoustiques". Evoluant dans un milieu à la fois sombre et hostile, la production de signaux sonores constitue leur principal mode de communication et mécanisme d'exploration de l'environnement. Pourvus de systèmes de production et de réception des sons uniques chez les mammifères, les delphinidés sont capables de produire une gamme très variée de sons, allant du sifflement aux sons pulsés en passant par les clics d'écholocation. Toujours en interaction avec leurs congénères, les dauphins utilisent les sons pour renforcer la cohésion du groupe et pour transmettre des informations spécifiques.

Vivant en groupes unis par des liens sociaux très forts, ils dépendent essentiellement du son pour communiquer, dans tous les aspects de leur vie : chasser, se reproduire, détecter les prédateurs et naviguer.

Des études récentes ont montré que les sons provenant de l'activité humaine pouvaient masquer les signaux de communication des delphinidés, fortement sensibles aux bruits de leur environnement.

D'après l'US Marine Mammal Commission, le niveau sonore dans l'océan est en perpétuelle augmentation. Il s'agit du résultat de l'activité humaine toujours en pleine expansion (trafic maritime, construction industrielle, exploitation du gaz et du pétrole...). La pollution sonore n'est pas égale : certaines zones économiquement riches sont plus exploitées que d'autres et sont donc plus polluées. De plus, l'effet potentiel du bruit ne sera pas le même en fonction des espèces marines touchées car certaines sont plus sensibles que d'autres. Quantifier l'impact de la pollution sonore se révèle être difficile pour les scientifiques.

Récemment, la COP (Conference of the Parties, 2008) a reconnu que les nuisances sonores anthropiques constituaient une forme de pollution dégradant l'environnement marin et constituant une menace pour les espèces marines. Le CMS incite dorénavant les gouvernements à développer des méthodes permettant de contrôler les émissions d'ondes sonores provenant de l'activité humaine et de réaliser des études d'impact environnementales avant l'introduction d'un système produisant du bruit.

Malgré des avancées significatives dans la compréhension des effets de la pollution sonore sur les cétacés, des incertitudes et des manques de données persistent sur la manière dont ces bruits les affectent. La méthode la plus efficace pour étudier les effets des différents sons anthropiques serait la mise en place d'expositions sonores contrôlées des cétacés mais pour des raisons éthiques majeures aucun scientifique n'a pris le risque de blesser les animaux.

Malheureusement, les dangers pesant sur les cétacés ne se limitent pas à la pollution sonore. La chasse aux cétacés à des fins commerciales et la pollution marine constituent à l'heure actuelle de lourdes menaces qui nécessiteraient d'être drastiquement limitées et toujours mieux documentées.

Il est cependant rassurant de constater que même si les menaces envers les cétacés demeurent importantes, la volonté du public et des scientifiques d'y répondre par des mesures actives n'a jamais été aussi forte.

ANNEXE 1 : La taxonomie des mammifères marins

L'étude de la taxonomie des mammifères marins est soumise à controverse. En 2005, une nouvelle classification phylogénétique suggère quelques changements dans le classement des animaux. Les mammifères marins sont couramment divisés en deux groupes : les cétacés (baleines, dauphins et marsouins) et les pinnipèdes (phoques, otaries et morses).

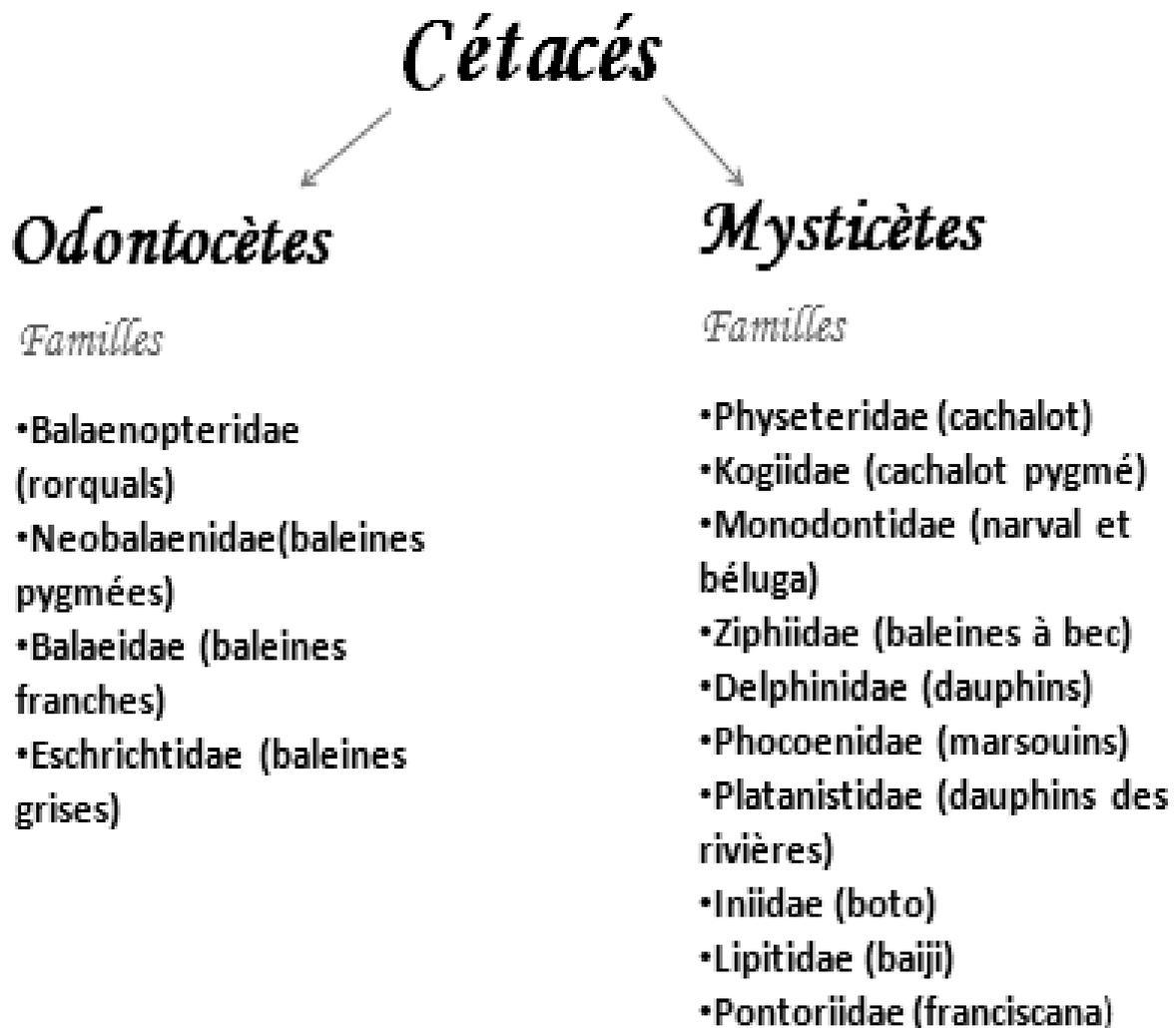
La nouvelle taxonomie considère que les cétacés constituent un sous-ordre des Cetartiodactylidés (qui inclut les hippopotames et ses semblables). Dans cette classification, le sous-ordre des mysticètes et des odontocètes est devenu un infra-ordre (c'est-à-dire un niveau en-dessous du sous-ordre). Sur le Tableau 4, nous pouvons lire la classification du dauphin le plus étudié par les scientifiques : le grand dauphin.

Tableau 4 : Taxonomie du grand dauphin (Shirihai, 2007).

Règne	Animaux
Phylum	Chordés
Sous-phylum	Vertébrés
Classe	Mammifères
Ordre	Cetartiodactylidés
Sous-ordre	Cétacés
Infra-ordre	Odontocètes
Famille	Delphinidés
genre	Tursiops
Espèces	Tursiops truncatus

Le sous-ordre des cétacés comprend 130 espèces et se divise en deux parties : les odontocètes appelés aussi "baleines à dents" et les mysticètes dénommés également sous le nom de " baleines à fanons" (Figure 71).

Figure 71 : Les différentes familles de cétacés (Shirihai, 2007).



De nouvelles espèces de cétacés continuent d'être décrites à l'aide des techniques moléculaires et dans une moindre mesure, de leurs caractéristiques morphologiques. Ces techniques ont également permis de redéfinir notre connaissance des relations existant entre les différents groupes de cétacés.

Pour information, malgré son nom vernaculaire, l'orque est un dauphin océanique qui appartient à la famille des Delphinidae. Avec d'autres cétacés à corps noir et dépourvus de bec, il fait partie de la sous-famille des Orcinae ou des Globiophalinae. Il est possible que des recherches en cours prouvent l'existence de plus d'une espèce d'Orque, mais à ce jour toutes les formes et les populations sont considérées comme une seule espèce, assez variable (Shirihai, 2007).

ANNEXE 2 : Echelle des niveaux sonores

Quelque soit l'endroit où l'on se trouve, le silence total n'existe pas. Le Tableau 5 donne un ordre de grandeur des niveaux sonores minimums et maximums habituellement constatés pour différentes sources de bruits.

Tableau 5 : Echelle des niveaux sonores (source internet : www.legifrance.gouv.fr).

Source de bruit	Niveau minima en dB	Niveau maxima en dB
Aboiement	90	102
Aspirateur	65	75
Chaîne Hi-Fi (casque)	80	110
Chambre calme	25	30
Chorale répétition	85	93
Discothèque (piste)	96	105
imprimante	65	75
Intérieur de train	70	85
Lave-vaisselle	45	70
Moto (à 2 m)	87	92
Orchestre classique	80	100
Restaurant scolaire	80	95
Rue à gros trafic	70	80
Rue résidentielle	40	60
Téléviseur (en fonctionnement normal)	65	75
Tondeuse à gazon	85	95

BIBLIOGRAPHIE

1. ACEVEDO-GUTIERREZ A., STIENESSEN S.C. (2004). Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) increase number of whistles when feeding. *Aquat. Mamm.*, **30**, 357-362.
2. AMUNDIN M., ANDERSEN S.H. (1983). Bony nares air pressure and nasal plug muscle activity during click production in the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*, and the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. *J. Exp. Biol.*, **105**, 275-282.
3. ANDRE M., SOLE M., LENOIR M., DURFORT M., QUERO C., MAS A. *et al.* (2011). Low-frequency sounds induce acoustic trauma in cephalopods. *Front. Ecol. Environ.*, **9**, 489-493.
4. AROYAN J. (2001). Three-dimensional modeling of hearing in *Delphinus delphis*. *J. Acoust. Soc. Am.*, **110**, 3305-3318.
5. AU W.W. (2009). Echolocation. *In*: PERRIN W.F., WURSIG B., THEWISSEN J.G.M. *Encyclopedia of marine mammals*. 2nd ed., Academic press, USA, 348-357.
6. BENOIT-BIRD K.J., AU W.W. (2008). Phonation behavior of cooperatively foraging spinner dolphins. *J. Acoust. Soc. Am.*, **125**, 539-546.
7. BENOIT-BIRD K.J., AU W.W., KASTELEIN R. (2006). Testing the odontocete acoustic prey debilitation hypothesis: no stunning results. *J. Acoust. Soc. Am.*, **120**, 1118-1123.
8. BENVENISTE E. (1996). *Problèmes de linguistique générale*. Gallimard, Paris, vol 2, 294p.
9. BLOMQUIST C., AMUNDIN M. (2004). High-frequency burst pulse sounds in agonistic/aggressive interactions in bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *In*: THOMAS J.A., MOSS C.F., VATER M. (2004). *Echolocation in bats and dolphins*. University of Chicago press, Chicago, 425-431.
10. BLONZ M. (1994). Le sonar des delphinidés. Thèse Méd. Vét., Nantes, n°122.
11. BRILL R.L., SEVENICH M.L., SULLIVAN T.J., SUSTMAN J.D., WITT R.E. (1988). Behavioral evidence for hearing through the lower jaw by an echolocating dolphin (*Tursiops truncatus*). *Mar. Mammal Sci.*, **4**, 223-230.
12. BUCKSTAFF K.C. (2004). Effects of watercraft noise on the acoustic behavior of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*, in Sarasota Bay, Florida. *Mar. Mammal Sci.*, **20**, 709-725.

13. CONNOR R.C., SMOLKER R.A. (1995). "Pop" goes the dolphin: a vocalization male bottlenose dolphin produce during consortships. *Anim. Behav.*, **133**, 643-662.
14. CONNOR R.C., SMOLKER R.A., BEJDER L. (2006). Synchrony, social behaviour and alliance affiliation in Indian Ocean bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Anim. Behav.*, **72**, 1371-1378.
15. COP, Conference of the Parties (2008). *Convention on migratory species*. [on-line] In: *Report of the conference of the parties*, Rome, Italie. [http://www.cms.int/bodies/cop_mainpage.htm] (Consulté le 12/12/13).
16. COX T.M., RAGEN T.J., READ A.J., VOS E., BAIRD R.W., BALCOMB K. *et al.* (2006). Understanding the impacts of anthropogenic sound on beaked whales. *J. Cetacean Res. Manage*, **7**, 177-187.
17. CRANFORD T.W., AMUNDIN M., NORRIS K.S. (1996). Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *J. Morphol.*, **228**, 223-285.
18. CRANFORD T.W., MCKENNA M.F., SOLDEVILLA M.S., WIGGINS S.M., GOLDBOGEN J.A., SHADWICK R.E. *et al.* (2008). Anatomic geometry of sound transmission and reception in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*). *Anat. Rec.*, **291**, 353-378.
19. CRANFORD T.W., KRYSL P., AMUNDIN M. (2010). A new acoustic portal into the odontocete ear and vibrational analysis of the tympanoperiotic complex. [on-line], *PLoS One*, **5**, 29p. [<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0011927>] (Consulté le 09/11/13).
20. CRUM L.A., MAO Y. (1996). Acoustically enhanced bubble growth at low frequencies and its implications for human diver and marine mammal safety. *J. Acoust. Soc. Am.*, **99**, 2898-2900.
21. DALEN J., KNUTSON G.M. (1986). Scaring effects in fish and harmful effects on eggs, larvae and fry by offshore seismic explorations. In: MERKLINGER H.M. (1987). *Progress in underwater acoustics*. Plenum press, London, 835p.
22. DAWSON S.M. (1991). Clicks and communication: the behavioural and social contexts of Hector's dolphin vocalizations. *Ethology*, **88**, 265-276.
23. DJELOUAH H. (2011). *Vibrations et ondes mécaniques*. Polycopié. Université des sciences et de la technologie Houari Boumediene, Unité de physique, 122 p.

24. DORMER K.J. (1979). Mechanism of sound production and air recycling in delphinids: cineradiographic evidence. *J. Acoust. Soc. Am.*, **65**, 229-239.
25. DUDZINSKI K.M., JEANETTE A., GREGG J.D. (2009). Communication in marine mammals. In: PERRIN W.F., WURSIG B., THEWISSEN J.G.M. *Encyclopedia of marine mammals*. 2nd ed. Academic press, USA, 260-269.
26. DZIEDZIC A., DE BUFFRENIL V. (1989). Acoustic signals of the Commerson's dolphin *Cephalorhynchus commersonii*, in the Kerguelen Islands. *J. Mamm.*, **70**, 449-452.
27. ENGAS A., LØKKEBORG S., ONA E., SOLDAL A.V. (1993). Effects of seismic shooting on catch and catch availability of cod and haddock. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 2238-2249.
28. EVANS W.E., MADERSON P.F.A. (1973). Mechanisms of sound production in delphinids cetaceans: a review and some anatomical considerations. *Am. Zool.*, **13**, 1205-1213.
29. EVANS P.G.H., CANWELL P.J., LEWIS E.S. (1992). An experimental study of the effects of pleasure craft noise upon bottlenose dolphins in Cardigan Bay, West Wales. In: EVANS P.G.H., PITT-AIKEN R., ROGEN E. *European Research on Cetaceans, volume 6: Proceedings of the 15th annual conference of the European Cetacean Society*, Cambridge, England, 478p.
30. EVANS D.L., ENGLAND G.R. (2001). Bahamas marine mammal stranding event of 15-16 March 2000. In: *Joint interim report*, US department of commerce and US navy, 29p.
31. EVANS P.G.H., MILLER L.A. (2004). Proceedings of the workshop on active sonar and cetaceans. In: *European Cetacean Society 17th annual conference*, Las Palmas, 8 Mars 2004, 77p.
32. EVEREST F.A., YOUNG R.W., JOHNSON M.W. (1948). Acoustical characteristics of noise produced by snapping shrimp. *J. Acoust. Soc. Am.*, **20**.
33. FINNERAN J.J., SCHLUNDT C.E., DEAR R., CARDER D.A., RIDGWAY S.H. (2002). Temporary shift in masked hearing thresholds in odontocetes after exposure to single underwater impulses from a seismic watergun. *J. Acoust. Soc. Am.*, **111**, 2929-2940.
34. Food and Agriculture Organization (FAO): [<http://www.fao.org/home/en/>] (Consulté le 11/12/13).
35. FLEISCHER G. (1973). On structure and function of the middle ear in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). In: *Ninth Annual Conference on Biological Sonar and Diving Mammals*, Menlo Park, CA: Stanford Research Institute Press, 137-179.
36. FOOTE A.D., OSBORNE R.W., HOELZEL A.R. (2004). Whale-call response to masking boat noise. *Nature*, **428**, 910.

37. FRADER D. (1993). Comparaison de l'écholocation chez les cétacés et les chiroptères. Thèse Méd. Vét., Nantes, n°017.
38. FRANKEL A.S. (2009). Sound production. *In*: PERRIN W.F., WURSIG B., THEWISSEN J.G.M. *Encyclopedia of marine mammals*. 2nd ed. Academic press, USA, 1056-1071p.
39. FRANTZIS A. (2003). The first mass stranding that was associated with the use of active sonar (Kyparissiakos gulf, Greece, 1996). *In: European Cetacean Society 17th annual conference*, Las Palmas, 8 Mars 2003, 77p.
40. FRIPP D., OWEN C., QUINTANA-RIZZO E., SHAPIRO A., BUCKSTAFF K., JANKOWSKI K. *et al.* (2005). Bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) calves appear to model their signature whistles on the signature whistles of community members. *Anim. Cogn.*, **8**, 17-26.
41. FULTON J.T. (2011). Appendice L: Dolphin biosonar echolocation, a case study. *In: Hearing, a 21st century Paradigm*, 1-121. [on-line]
[<http://neuronresearch.net/hearing/files/dolphinbiosonar.htm>] (Consulté le 08/07/13).
42. GULLO G. (2010). *Echographie, propriétés physiques de l'onde ultrasonore, sémiologie et artéfacts*. Polycopié. Centre Hospitalier Universitaire de Valence, Service de radiologie, 66p.
43. HATCH L.T., WRIGHT A.J. (2007). A brief review of anthropogenic sound in the oceans. *Int. J. Comp. Psych.*, **20**, 121-133.
44. HEATHER M.H., TAMMY G., MOBY S., STAN A.K. (2007). All mothers are not the same: maternal styles in bottlenose dolphins. *Int. J. Comp. Psych.*, **20**, 35-54.
45. HEITHAUS M.R., DILL L.M. (2009). Feeding strategies and tactics. *In*: PERRIN W.F., WURSIG B., THEWISSEN J.G.M. *Encyclopedia of marine mammals*. 2nd ed. Academic press, USA, 414-422.
46. HEMILA S., NUMMELA S., REUTER T. (1999). A model of the odontocete middle ear. *Hear Res.*, **133**, 82-97.
47. HERZING D.L. (2000). Acoustics and social behavior of wild dolphins: implications for a sound society. *In*: AU W.W., ARTHUR N.P., RICHARD R.F. *Hearing by whales and dolphins*. Springer, New York, 225-272.

48. HOHN A.A., ROTSTEIN D.S., HARMS C.A., SOUTHALL B.L. (2005). Report on marine mammal unusual mortality event UMESE0501sp: multispecies mass stranding of pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*), minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*), and dwarf sperm whales (*Kogia sima*) in North Carolina on 15-16 January 2005. In: *NOAA technical memorandum*, National Oceanic and Atmospheric Administration report, NMFS-SEFSC-537, 222p.
49. HOUSER D.S., HOWARD R., RIDGWAY S. (2001). Can diving-induced tissue nitrogen supersaturation increase the chance of acoustically driven bubble growth in marine mammals? *J. Theor. Biol.*, **213**, 183-195.
50. HUGGENBERGER S., RAUSCHMANN M.A., OELSCHLAGER H.H.A. (2008). Functional morphology of the hyolaryngeal complex of the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*): implications for its role in sound production and respiration. *Anat. Rec.*, **291**, 1262-1270.
51. JANIK V.M., SAYIGH L.S., WELLS R.S. (2005). Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **103**, 8293-8297.
52. JOHNSON S.C. (1967). Sound detection thresholds in marine mammals. In: TAVOLGA W.N. *Marine bioacoustics*. Pergamon press, New York, 247-260.
53. KETTEN D.R. (2000). Cetaceans ears. In: AU W.W., ARTHUR N.P., RICHARD R.F. *Hearing by whales and dolphins*. Springer, New York, 43-108.
54. KLOFF S., WICKS C. (2004). Gestion environnementale de l'exploitation de pétrole offshore et du transport maritime pétrolier. In: *Commission de l'UICN des politiques environnementales, économiques et sociales*, rapport CEESP, 80p.
55. KOOPMAN H.N., BUDGE S.M., KETTEN D.R., IVERSON S.J. (2006). Topographical distribution of lipids inside the mandibular fat bodies of odontocetes: remarkable complexity and consistency. *IEEE J. Ocean. Eng.*, **31**, 95-105.
56. LAMMERS M.O., AU W.W., HERZING D.L. (2003). The broadband social acoustic signaling behavior of spinner and spotted dolphins. *J. Acoust. Soc. Am.*, **114**, 1629-1639.
57. LESLIE A.D., GULLAND F.M.D. (2001). *CRC handbook of marine mammal medicine*. 2nd ed. USA, 1116p.
58. LITCHFIELD C., KAROL R., GREENBERG A.J. (1973). Compositional topography of melon lipids in the Atlantic bottlenosed dolphin *Tursiops truncatus*: implications for echolocation. *Mar. Biol.*, **23**, 165-169.

59. LOHSE D., SCHMITZ B., VERSLUIS M. (2001). Snapping shrimp make flashing bubbles. *Nature*, **413**.
60. LOPEZ D. (2009). Mediterranean common bottlenose dolphin's repertoire and communication use. In: PEARCE A.G., CORREA L.M. *Dolphins: Anatomy, Behavior and Treats*. Nova Science Publishers, New York, 1-20.
61. LUSSEAU D. (2006). Why do dolphins jump? Interpreting the behavioural repertoire of bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) in Doubtful Sound, New Zealand. *Behav. Processes*, **73**, 257-265.
62. LURTON X. et ANTOINE L. (2007). Analyse des risques pour les mammifères marins liés à l'emploi des méthodes acoustiques en océanographie. In: *Rapport final Ifremer*, Brest, 88p.
63. MACKAY R.S., LIAW C. (1981). Dolphin vocalization mechanisms. *Science*, **212**, 676-678.
64. MC CORNICK J.G., WEVER J.G., PALIN J. (1970). Sound conduction in the dolphin ear. *J. Acoust. Soc. Am.*, **48**, 1418-1428.
65. MC COWAN B., REISS D. (1995). Maternal aggressive contact vocalizations in captive bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): wide-band, low-frequency signals during mother/aunt-infant interactions. *Zoo biol.*, **14**, 293-309.
66. MEAD J.G. (1975). *Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea)*. Smithsonian contributions to zoology, Washington, 80p.
67. MØHL B., WW AU., PAWLOSKI J., NACHTIGALL P.E. (1999). Dolphin hearing: Relative sensitivity as a function of point of application of a contact sound source in the jaw and head region. *J. Acoust. Soc. Am*, **105**, 3421–3424.
68. MOONEY T.A., NACHTIGALL P.E., VLACHOS S. (2009). Sonar-induced temporary hearing loss in dolphins. *Biol. Lett.*, **5**.
69. MOONEY T.A., YAMATO M., BRANSTETTER B.K. (2012). Hearing in cetaceans: from natural history to experimental biology. In: LESSER M. *Advances in marine biology*. Elsevier, UK, 197-246.
70. MORELL YBARZ M. (2012). Ultrastructural analysis of odontocete cochlea. Thèse Méd. Vét., Universitat politècnica de Catalunya Laboratori d'aplicacions bioacústiques, Vilanova i la Geltrú.

71. National Research Council (NRC): [<http://www.nrc-cnrc.gc.ca/fra/index.html>] (Consulté le 09/11/13).
72. NORRIS K.S. (1964). Some problems of echolocation in cetaceans. *In*: TAVOLGA W.N. *Marine bioacoustics*, Pergamon, New York, 316-336.
73. NORRIS K.S. (1968). The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. *In*: DRAKE E.T. *Evolution and Environment*, Yale University Press, New York, 297–324.
74. NORRIS K.S. (1974). *The Porpoise Watcher*. Norton W.W., New York, 250 p.
75. NORRIS K.S., MØHL B. (1983). Can odontocetes debilitate prey with sound? *Am. Nat.*, **122**, 85-104.
76. NOWACEK D.P., THORNE L.H., JOHNSTON D.W., TYACK P.L. (2007). Responses of cetaceans to anthropogenic noise. *Mammal Rev.*, **37**, 81-115.
77. NUMMELA S. (2009). Hearing. *In*: PERRIN W.F., WURSIG B., THEWISSEN J.G.M. *Encyclopedia of marine mammals*. 2nd ed. Academic press, USA, 553-562.
78. OELSCHLAGER H.H.A., OELSCHLAGER J.S. (2009). Brain. *In*: PERRIN W.F., WURSIG B., THEWISSEN J.G.M. *Encyclopedia of marine mammals*. 2nd ed. Academic press, USA, 134-149.
79. PARSONS C., DOLMAN S. (2004). The use of sound by cetaceans. *In*: SIMMONDS M., DOLMAN S., WEILGART L. *Oceans of Noise, a WDCS Science report*, 44-53 (a).
80. PARSONS C., DOLMAN S. (2004). Noise as a problem for cetaceans. *In*: SIMMONDS M., DOLMAN S., WEILGART L. *Oceans of Noise, a WDCS Science report*, 54-60 (b).
81. PARSONS C., SWIFT R., DOLMAN S. (2004). Sources of marine noise. *In*: SIMMONDS M., DOLMAN S., WEILGART L. *Oceans of Noise, a WDCS Science report*, 44-53.
82. PETIT C.R. (1982). L'écholocation chez les cétacés. Etude synthétique du guidage par sonar naturel en milieu aquatique. Thèse Méd. Vét., Toulouse, n°37.
83. Petro Maritime Consulting (PMC): [<http://www.petro-maritimeconsulting.com/>] (Consulté le 11/12/13).
84. PREMACK D. (1971). Language in chimpanzees. *Science*, **172**, 802-822.
85. PURVES P.E., PILLERI G.E. (1973). Observations on the ear, nose, throat and eye of *Platanista indi*. *Investigations on cetacea*, **5**, 13-57.

86. PURVES P.E., PILLERI G.E. (1983). *Echolocation in whales and dolphins*. Academic press, London, 261p.
87. QUICK N.J., JANIK V.M. (2012). Bottlenose dolphins exchange signature whistles when meeting at sea. [on-line], *Proc. Biol. Sci. B*, **279**, 2539-2545.
[<http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/279/1738/2539.short>] (Consulté le 18/10/13).
88. RAPHAEL Y., ALTSHULER R.A. (2003). Structure and innervation of the cochlea. *Brain Res. Bull.*, **60**, 397-422.
89. REIDENBERG J.S., LAITMAN J.T. (2008). Sisters of the sinuses: cetacean air sacs. *Anat. Rec.*, **291**, 1389-1396.
90. REISS D. (1988). Observations on the development of echolocation in young bottlenose dolphins. In: NACHTIGALL P.E., MOORE P.W.B. *Animal sonar systems*. Helsingør, Plenum Press, Denmark, 121-127.
91. ROMANO T.A., KEOGH M., KELLY C., FENG P., BERK L., SCHLUNDT C.E. *et al.* (2004). Anthropogenic sound and marine mammal health: measures of the nervous and immune systems before and after intense sound exposure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **61**, 1124-1134.
92. SAYIGH L.S., ESCH H.C., WELLS R.S., (2007). Facts about signature whistles of bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Anim. Behav.*, **74**, 1631-1642.
93. SCANGA V. (2012). Contribution à l'étude des caractéristiques des sifflements d'une population sauvage de grands dauphins (*Tursiops truncatus*) dans le nord de la Sardaigne, Italie. Thèse Méd Vét, Lyon, n°97.
94. SCHUSTERMAN R.J. (1978). Vocal communication in pinnipeds. In: MARKOWITZ H., STEVENS V.J. *Behavior of captive wild animals*. Nelson-Hall, Chicago, 247-285.
95. SHIRIHAI H. (2007). *Guide des mammifères marins du monde*. Delachaux et Niestlé, Paris, 384p.
96. SKALSKI J.R., PEARSON W.H., MALME C.J. (1992). Effects of sounds from a geophysical survey device on catch-per-unit effort in a hook-and-line-fishery for rockfish (*Sebastes spp*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 1357-1365.
97. SMOLKER R.A., MANN J., SMUTS B.B. (1993). Use of signature whistles during separations and reunions by wild bottlenose dolphin mothers and infants. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **33**, 393-402.

98. SOUTHALL B.L., ROWLES T., GULLAND F., BAIRD R.W., JEPSON P.D. (2008). Final report of the independent scientific review panel investigating potential contributing factors to a 2008 mass stranding of melon-headed whales (*Peponocephala electra*) in Antsohihy, Madagascar. *In: ISRP final report*, 75p.
99. SWIFT R. (2004). The physics of underwater sounds. *In: SIMMONDS M., DOLMAN S., WEILGART L. In: Oceans of Noise, a WDCS Science report*, 12-24.
100. TANZARELLA. S. (2005). *Perception et communication chez les animaux*. De Boeck, Bruxelles, 303p.
101. TYACK P.L., MILLER E.H. (2002). Vocal anatomy, communication and echolocation. *In: HOELZEL A.R. Marine mammal biology: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford, 142-184.
102. TYACK P.L., JOHNSON M., AGUILAR DE SOTO N., STURLESE A., MADSEN P.T. (2006). Extreme diving of beaked whales. *J. Exp. Biol.*, **209**, 4238-4253.
103. WATWOOD S.L., EDWARD C.G., TYACK P.L., WELL R.S. (2005). Signature whistle use by temporarily restrained and free-swimming bottlenose dolphins, *Tursiops truncatus*. *Anim. Behav.*, **69**, 1373-1386.
104. WEILGART L.S. (2007). A brief review of known effects of noise on marine mammals. *Int. J. Comp. Psych.*, **20**, 159-168 (a).
105. WEILGART L.S. (2007). The impacts of anthropogenic ocean noise on cetaceans and implications for management. *Can. J. Zool.*, **85**, 1091-1016 (b).
106. WEVER E.G., MC CORMICK J.G., PALIN J., RIDGWAY S.H. (1971). The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: general morphology. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **68**, 2381-2385.
107. WEVER E.G., MC CORMICK J.G., PALIN J., RIDGWAY S.H. (1972). Cochlear structure in the dolphin *Lagenorhynchus obliquidens*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, **69**, 657-661.
108. WIGGINS S.M., OLESON E.M., HILDEBRAND J.A. (2001). Blue whale call intensity varies with ambient noise level. *J. Acoust. Soc. Am.*, **110**, 2771p.
109. ZAHORODNY Z.P., KOOPMAN H.N., BUDGE S.M. (2009). Distribution and development of the highly specialized lipids in the sound reception systems of dolphins. *J. Comp. Physiol. B*, **179**, 783-798.

LA COMMUNICATION ACOUSTIQUE CHEZ LE DAUPHIN ET L'IMPACT DE LA POLLUTION SONORE

NOM et Prénom : FABRE Julie

Résumé

Ce travail bibliographique a pour thème la communication acoustique chez le dauphin et l'impact sur cette dernière de la pollution sonore. Il est composé de quatre parties.

Dans une première partie, l'auteure rappelle les principes fondamentaux de la physique acoustique et de la propagation des ondes sonores dans l'eau. Les différents sons produits par les dauphins y sont aussi décrits : les clics, les sons pulsés et les sifflements. La production de ces sons, dont les dauphins se servent pour communiquer, repose sur une anatomie et un fonctionnement complexe de leur système vocal. Outre le détail du "système émetteur" des dauphins, cette première partie s'attache également à décrire le "système récepteur" des sons. Les dauphins possèdent, en effet, la particularité, unique chez les mammifères, de percevoir les ondes sonores grâce à plusieurs lobes adipeux présents autour de leur mandibule inférieure.

Dans une deuxième partie, l'auteure présente les différentes fonctions de vocalisation des dauphins. Vivant en groupes, ces derniers tissent des liens forts et durables, communiquent entre eux de façon permanente et partagent des activités synchronisées et coordonnées, par exemple lors de la chasse. Pour cela, ils utilisent non seulement un mode vocal de communication acoustique mais également un mode non vocal. En faisant claquer leurs mâchoires et leurs nageoires caudales à la surface de l'eau par exemple, les dauphins se transmettent des informations sociales.

Dans une troisième partie, la pollution sonore devenant de plus en plus inquiétante, l'auteure fait le bilan des nuisances sonores anthropiques. Ces dernières sont multiples, résultant principalement du trafic maritime, de l'exploitation du gaz et du pétrole, de la thermographie acoustique, des parcs éoliens, des appareils répulsifs et des sonars militaires. Elles constituent une lourde menace pour les cétacés.

Enfin dans une quatrième partie, l'auteure détaille l'impact à court et à long terme, des pollutions sonores générées par les activités humaines sur les dauphins. Les dauphins sont troublés dans leurs activités sociales quotidiennes et la conséquence la plus dramatique est l'échouage des animaux, le plus souvent par désorientation.

Mots clés

COMMUNICATION ACOUSTIQUE, ECHOLOCATION, SONAR, POLLUTION SONORE, DAUPHIN, CETACES, ODONTOCETES.

Jury :

Président : Pr.

Directeur : Pr Chetboul Valérie

Assesseur : Pr Tiret Laurent

THE DOLPHIN'S ACOUSTIC COMMUNICATION AND THE IMPACT OF NOISE POLLUTION

NAME and First name: FABRE Julie

Summary

This bibliographical work, focusing on the dolphin's acoustic communication and the impact of noise pollution, is composed of four parts.

In the first part, the author reminds the reader of the fundamentals of physical acoustics and sound waves in the water. The different sounds produced by dolphins are also described: clicks, pulsed sounds, and whistles. The production of these sounds, that dolphins are using to communicate, is based on a specific anatomy and a complex functioning of their voice system. In addition to the detailed description of this dolphin's "sounds sending system", the first part of this work also seeks to study their "sounds receiving system". Dolphins have indeed the special feature, which is unique among mammals, to perceive sound waves through several fatty channels located around their lower mandible.

In the second part, the author presents the different functions of dolphins' vocalizations. Living in groups, the latter establish strong and lasting relationships. They permanently communicate, and have synchronized and coordinated activities, such as that of hunting. For this purpose, they use not just only a vocal acoustic type of communication, but also a non-vocal one. For example, by slapping their tail on the surface of the water or clapping their jaws, dolphins transmit social information.

In the third part, as noise pollution becomes more and more disturbing, the author makes a review of anthropogenic noises. These are multiple, resulting mainly from maritime traffic, oil and gas exploration, acoustic thermography, marine wind farms, acoustic harassment devices, and military sonars. They represent a serious threat to cetaceans.

Finally, in the fourth part, the author details what can be the short- and long-term impact of noise pollution generated by human activities on dolphins: dolphins are disturbed in their daily social activities, and the most dramatic consequence is stranding of the animals, usually because of disorientation.

Keywords:

ACOUSTIC COMMUNICATION, ECHOLOCATION, SONAR, SOUND POLLUTION, DOLPHIN CETACEANS, ODONTOCETES

Jury:

Chair:

Director: Prof. Valérie Chetboul

Assessor: Prof Laurent Tiret