*Sifflements*

Les sifflements sont caractérisés par une onde non pulsée, ou onde entretenue, qui apparaît sur le sonagramme comme un son unique à bande étroite dépourvu ou presque de structure à bande latérale ou harmonique (voir exemple figure 2, en anglais, Ford et Fisher 1983). Les sifflements des orques ont été observés par Steiner et al. (1979), Dahlheim et Awbrey et al. (1982) et Hoelzel et Osborne (1986). La fréquence des sifflements observés dans la présente étude se situe entre 1,5 kHz et 18 kHz, mais plus généralement entre 6 kHz et 12 kHz. Leur durée s’étend de 50 ms à 10 – 12 s, et la plupart des sifflements présentent nombre de modulations ou variations soudaines de fréquence. Une large variété de sifflements a été enregistrée, mais sans volonté de déterminer des catégories structurelles.

*Appels pulsés*

Les appels pulsés constituent la catégorie de vocalisations la plus courante et la plus caractéristique des orques. Ces signaux ont des propriétés sonores singulières du fait de leur fréquence de répétition des impulsions élevée (Schevill and Watkins 1966). Les appels pulsés contiennent des variations abruptes de la fréquence de répétition, correspondant à des motifs sonores, ce qui produit une large gamme d’appels distincts. Les impulsions de ces appels peuvent se situer sur des bandes de fréquences larges ou étroites et la fréquence de répétition peut monter jusqu’à plus de 4000/s. La fréquence fondamentale et la fréquence de répétition des impulsions peuvent varier indépendamment dans un même appel. Certains signaux sont composés d’impulsions de deux fréquences fondamentales différentes, probablement créées par résonance de la structure vocale. De plus, une composante sonore à bande étroite (un sifflement) se superpose dans de nombreux appels pulsés. Des exemples de ces variations sont présentés dans les travaux de Ford (1987). Lors de l’analyse spectrographique, les impulsions dont la fréquence de répétition dépasse la bande de fréquences du filtre de l’analyseur sont considérées comme étant des harmoniques ou comme appartenant aux bandes latérales, à des intervalles équivalant à la fréquence de répétition (Watkins 1967).

La plupart des appels pulsés observés dans cette étude présentent une fréquence de répétition de 250 à 2000/s. L’énergie primaire a d’ordinaire une fréquence comprise entre 1 et 6 kHz, mais inclut des éléments à haute fréquence qui peuvent parfois monter jusqu’à plus de 30 kHz. La durée des appels varie de moins de 50 ms à plus de 10 s, la plupart d’entre eux durant entre 0,5 et 1,5 s.

*Classification des appels pulsés* – L’orque produit trois types d’appels pulsés : les appels stéréotypés, les appels variables et les appels aberrants.

 Les appels stéréotypés sont des signaux pulsés ayant un schéma particulier et étant produits à différentes occurrences. Les différentes catégories, ou types, d’appels stéréotypés sont en principe différenciables à l’oreille. Dans toutes les catégories d’appels stéréotypés, la structure subit des variations, mais à des degrés différents. Chaque type d’appel présente normalement suffisamment d’éléments caractéristiques pour que la plupart des variantes structurelles puissent être identifiées avec certitude. Des échantillons représentatifs de spectrogrammes des différents appels stéréotypés utilisés par trois des pods sont présentés dans la Fig. 1.

 Les appels variables sont des signaux qui ne peuvent pas être classés dans des catégories structurelles bien définies et qui ne sont pas répétitifs. Les formes d’appels variables sont très diverses, allant de courts couinements ou trilles à de longs cris perçants.

 Les appels aberrants sont des signaux manifestement basés sur le schéma des appels stéréotypés, mais dont la structure a été largement modifiée et déformée. Plusieurs exemples de ces signaux plutôt inhabituels sont exposés dans la Fig. 2.

 Au total, 78 types d’appels stéréotypés et 42 sous-types ont été distingués et classés alphanumériquement. Des numéros ont été ainsi arbitrairement attribués dans l’ordre de l’identification des appels, sans tenir compte du pod au sein duquel ils étaient produits. Une lettre précède chaque numéro pour indiquer si ces appels proviennent de la communauté résidente du Nord (N) ou du Sud (S). Les différents sous-types d’une catégorie d’appels stéréotypés sont suivis d’un chiffre romain en indice pour les différencier.

Chaque pod résident possède un répertoire d’entre 7 et 17 types d’appels (moyenne = 10,7). Une classification complète des types d’appels des pods résidents et une description de leur répertoire sont fournies par les travaux de Ford (1984, 1987).

[…]

 Les signaux acoustiques de communication d’une large variété de mammifères se divisent en deux grandes catégories : les signaux à caractère stéréotypé, et ceux à caractère graduel. Les cris stéréotypés ont une forme relativement figée et une structure particulière, et peuvent donc être classés en des catégories bien définies. Les cris à caractère graduel sont à l’inverse sujets à de nombreuses variations et leurs différentes formes structurelles constituent un continuum. N’importe quel signal peut ainsi être relié aux autres par le biais de structures intermédiaires connexes.

 Les signaux acoustiques stéréotypés des mammifères sont généralement associés à la communication longue portée entre congénères. Ils sont utilisés dans des contextes où les individus sont le plus souvent hors de vue les uns des autres, le contact étant donc maintenu uniquement grâce au son. Par exemple, les cris forts, distincts et très stéréotypés, utilisés dans la défense des frontières d’un territoire ou la répartition géographique entre les groupes de primates ont des structures particulières permettant l’identification et la localisation précise sur de longues distances (Marler et Tenaza 1977 ; Waser 1977, 1982 ; Brown 1982). De même, les cris de « cohésion-contact », utilisés pour coordonner la répartition spatiale et les mouvements intragroupes lorsque les membres d’une communauté sont hors de vue les uns des autres, présentent en général des particularités sonores (Marler 1968, 1973 ; Byrne 1981, 1982 ; Robinson 1982).

 À la différence des appels stéréotypés, les signaux acoustiques à la structure hautement variable ou à l’aspect graduel sont plutôt associés à des contextes sociaux impliquant une certaine proximité entre les membres du groupe. Le besoin de signaux identifiables avec précision, et donc de signaux stéréotypés à la structure particulière, diminue à faible distance grâce à la possibilité concomitante de contacts visuels ou physiques. De subtiles variations dans la structure du signal peuvent ainsi exprimer de légères fluctuations de l’état émotionnel de l’individu, en particulier lorsqu’elles s’accompagnent de manifestations visuelles (Marler 1965, 1968, 1976 ; Green 1975a). Chez de nombreuses espèces, les variations graduelles sont associées à des interactions entre individus socialement proches et pourraient être un puissant moyen de reconsolider les liens au sein des groupes sociaux après une période de dispersion ou de séparation (Gautier et Gautier 1977 ; Marler et Tenaza 1977 ; Smith et al. 1982).

 Des signaux de nature stéréotypée et graduelle ont tous deux été observés chez les cétacés, mais les informations détaillées sur le contexte de vocalisation restent rares (voir les analyses de Herman et Tavolga 1980 ; Tavolga 1983). Taruski (1979) a découvert, à partir d’enregistrements de globicéphales (*Globicephala melaena*) à l’état sauvage, que n’importe quel type de sifflement pouvait être relié à n’importe quel autre par l’intermédiaire d’autres cris et a donc conclu que le répertoire de l’espèce formait un continuum graduel de formes acoustiques. Malgré ces variations, Taruski a remarqué que certains sifflements spécifiques étaient répétés sur de courtes périodes, à première vue par un seul individu. De grands groupes de narvals (*Monodon monoceros*) (Ford et Fisher), de bélugas (*Delphinapterus leucas*) (Sjare et Smith 1986) et de dauphins à long bec (*Stenella longirostris*) (Norris et al. 1985) produisent également une large variété de sifflements et d’appels pulsés. Chez eux aussi, des signaux stéréotypés produits à répétition ont été identifiés parmi les cris variables. Clark (1982, 1983) a remarqué que les appels émis par les baleines franches australes (*Eubalaena australis*) pour établir et maintenir le contact entre elles ont une structure stéréotypée, tandis que ceux émis par des individus interagissant activement sont en général plus variables.

 Chez les orques, les changements liés au contexte dans l’émission des signaux stéréotypés et variables sont les mêmes que ceux observés chez d’autres mammifères. Les vocalisations enregistrées chez des pods en déplacement ou à la recherche de nourriture consistaient principalement en des appels stéréotypés répétitifs. Dans ces situations, les différents membres sont en principe dispersés et hors de vue les uns des autres. Le regroupement des animaux et les interactions physiques s’accompagnent d’une augmentation des appels variables, des appels aberrants et des sifflements. L’émission de ces types de cris est habituellement corrélée au niveau d’activité de socialisation au sein du pod.

 Certains éléments de la structure des appels stéréotypés et le contexte d’émission indiqueraient qu’ils servent de cris de contact entre les membres du pod. Ils auraient donc probablement un rôle dans la cohésion du pod et la coordination spatiale et comportementale des différents membres. Ils contiennent la plupart du temps des composantes stridentes aux variations de fréquence brutales, et leur énergie est répartie sur une large bande de fréquences ; grâce à ces deux éléments, les appels se démarquent mieux des bruits environnants, sont perceptibles sur de plus longues distances et sont localisables plus précisément (Brown 1982). À l’instar des cris de contact chez les primates sociaux et d’autres mammifères terrestres, les appels stéréotypés sont fréquents durant les périodes d’activité des pods, et se propagent d’individu en individu après l’émission spontanée de l’appel par un membre du groupe.

 Les activités de socialisation et la lithofriction chez les orques ressemblent aux activités de socialisation au sein d’un groupe chez les espèces terrestres. Les orques passent du temps à circuler ou à se reposer ensemble, et les interactions physiques et sexuelles sont nombreuses. La communication se ferrait simultanément par voie visuelle, tactile et auditive, ce qui permettrait d’exprimer de subtiles variations dans les intentions ou d’autres éléments liés aux interactions. Lorsque les différents individus du groupe sont physiquement proches, la production d’appels variables, d’appels aberrants et de sifflements augmente nettement par rapport aux périodes de recherche de nourriture ou de voyage. Les appels de faible activité, ou de repos, fréquents durant les périodes de repos, de socialisation ou de lithofriction (ex. : appel N3, voir plus haut) du groupe ressemblent aux cris de faible intensité émis durant les jeux ou les interactions familières chez certains primates (Smith et al. 1982).L’émission de sifflements relativement aigus dans ces contextes fait également écho à la tendance à la hausse chez de nombreux oiseaux et mammifères de l’utilisation de hautes fréquences et de sons « purs » dans des circonstances « amicales » (Morton 1977).

 Bien que les cris de contact de longue distance des mammifères terrestres aient en principe une structure stéréotypée, il est en réalité rare qu’ils soient parfaitement identiques. Ces cris contiennent de légères variations, vectrices d’informations soit sur l’identité de l’émetteur (Theberge et Falls 1967 ; Marler et Hobbett 1975 ; Waser 977, 1982 ; Snowdon et Cleveland 1980 ; Cheney et Seyfarth 1982 ; Harrington et Mech 1983), soit sur son niveau d’activité et sur ses intentions (Lehner 1978 ; Brady 1981 ; Byrne 1982), soit les deux. Chez les orques, les appels stéréotypés de la plupart des catégories sont sujets à des variations structurelles à la fois de la fréquence et de la durée, variations qui transmettent assurément les informations évoquées ci-dessus.

 Les signaux répétitifs observés chez différentes espèces de cétacés pourraient être une signature acoustique, unique pour chaque individu (Caldwell et Caldwell 1977 ; Watkins et Schevill 1977 ; Ford et Fisher 1978 ; Taruski 1979 ; Clark 1982 ; Tyack 1986). L’hypothèse selon laquelle une partie des variations des appels stéréotypés des orques indique l’identité de l’émetteur n’est pas encore avérée, mais probable. Une étude de Dahlheim et Albrey (1982), menée sur des orques en captivité, décrit des différences manifestes liées au sexe et à l’individu dans de larges catégories de cris. Les sujets de l’étude étaient cependant issus de différents lieux et différents pods, ce qui impliquait des dissemblances compliquant l’analyse (Ford, voir note 2). Hoelzel et Osborne (1986) ont observé des différences dans la manière dont trois membres du pod J de la communauté résidente du Sud émettaient un même appel, ce qui pourrait constituer une signature. Un échantillon plus large, issu de différentes rencontres, est nécessaire pour exclure d’autres facteurs pouvant altérer la structure des appels, comme le niveau d’excitation.

 Des changements dans l’état émotionnel de l’individu se répercutent nettement sur la structure des vocalisations. Par exemple, les appels émis dans un contexte d’excitation sociale sont en moyenne plus courts et plus aigus qu’en conditions normales, ce qui a été démontré grâce aux mesures de l’appel N2 des pods A (voir tableau 4).

 Bien que les appels stéréotypés soient importants pour garder le contact au sein du groupe, cela n’explique pas la taille conséquente du répertoire d’appels. Cette fonction devrait pouvoir être remplie par un ou deux appels, comme c’est le cas, par exemple, chez de nombreux primates (Gautier et Gautier 1977 ; Byrne 1981 ; Robinson 1982). Les pods résidents, cependant, ont un répertoire d’entre 7 et 17 appels, avec une moyenne de 10,7. Les appels stéréotypés ont donc probablement d’autres rôles que le simple contact entre les membres.

 Les différents appels du répertoire pourraient ainsi traduire certaines activités ou bien être liés à des éléments particuliers de l’environnement (comme chez certains primates ; voir Marler 1983, Dittus 1984). La présente étude n’a cependant pas été en mesure de relever des circonstances exclusivement associées à l’émission d’un appel stéréotypé en particulier. La comparaison des vocalisations des pods résidents A1, A4 et A5 lors des activités de recherche de nourriture, de voyage, de lithofriction et de socialisation a mis au jour de nombreuses différences significatives dans l’utilisation de chacun des appels, mais tous étaient présents lors de toutes les activités.

 On pourrait considérer que les catégories d’activités décrites ci-dessus sont trop larges pour permettre de repérer un lien entre des comportements précis et un type d’appels. Il existe cependant d’autres preuves de la faible dépendance au contexte de nombreux types d’appels stéréotypés. Des orques en captivité détenues dans un environnement physique et social stable produisent en général la totalité ou presque des appels émis communément en liberté par leur pod d’origine, et ce dans des proportions similaires. Un exemple représentatif est celui de Namu, une orque mâle capturée en 1965 à Namu, en Colombie-Britannique, et gardée seule dans un enclos pendant plusieurs mois avant qu’une autre orque ne la rejoigne (Griffin 1966 ; Bigg et Wolman 1975 ; Bigg 1982). En l’absence d’interactions sociales et d’un environnement normal, Namu a émis sept des neuf appels stéréotypés de son groupe d’origine, le pod C de la communauté résidente du Nord. Non seulement les appels avaient la même structure, mais ils étaient émis dans des proportions similaires à celles des enregistrements de 1964, vraisemblablement faits en présence du pod C, et des enregistrements effectués récemment pour la présente étude (voir Ford, note 2). Les deux appels absents chez Namu ne représentaient que 2,2 % des appels enregistrés chez le pod C de 1978 à 1980.

 Même si nombre d’appels sont probablement peu dépendants du contexte, le répertoire global peut être important dans l’établissement et le maintien de l’organisation sociale du pod et de sa communauté. En effet, des variations structurelles durables des appels, ou dialectes, apparaissent entre les répertoires de différents pods. La différenciation se fait graduellement entre des pods apparentés, qui descendent d’un pod commun s’étant divisé en différents groupes matrilinéaires (Ford et Fisher 1982 ; Bigg 1982). Plusieurs lignées sont observables dans cette population d’orques résidentes ; chacune d’elles a un éventail complexe de dialectes, spécifiques à chaque pod, mais ayant des points communs (Ford 1984, 1987, note 2).

 Je suggère que les répertoires aux multiples appels stéréotypés sont un fruit de l’évolution qui permet une communication plus fiable et performante, ainsi que le maintien de l’intégrité des pods. Les dialectes améliorent l’efficacité des systèmes de communication acoustique, même si ce n’est peut-être pas la raison pour laquelle ils ont évolué ainsi.

 L’acquisition du répertoire d’appels n’est sans doute pas génétique, les veaux l’apprendraient de leur pod. L’apprentissage du langage serait aussi la cause de la constitution de différents dialectes entre les pods apparentés. Bien qu’un tel apprentissage soit rare chez les mammifères, il est courant chez les delphinidés (Ehret 1980 ; Herman 1980 ; Richards et al. 1984). L’apprentissage du langage a ainsi libéré la communication acoustique des contraintes génétiques (Green 1975b), ce qui permet une meilleure adaptation de la structure des appels aux changements de l’environnement physique et social des animaux, et ce dans les moindres détails. Selon l’hypothèse d’Andrew (1962) sur l’évolution du mimétisme chez les dauphins et les premiers êtres humains, ce processus aurait également conduit à l’établissement de répertoires de cris de contact et à la convergence des structures de ces cris entre les individus d’un groupe. Des signaux spécifiques au groupe seraient plus adaptés pour garder le contact au sein du pod, car ils permettent aux individus de différencier les appels de leur groupe de ceux des autres groupes aux alentours.

 Cette différenciation vocale entre les pods serait également un marqueur d’identité important pour maintenir durablement l’intégrité de l’unité sociale. Un vaste répertoire d’appels spécifiques au groupe permettrait l’encodage d’informations détaillées sur l’appartenance à un pod. Les individus subiraient une pression sélective pour imiter les vocalisations du pod dans lequel ils sont nés : ce comportement assurerait l’acceptation par le groupe et offrirait un accès permanent aux bénéfices de la vie en communauté et des pratiques traditionnelles établies dans le lignage. Les différences dans les répertoires de pods apparentés proviennent probablement d’une accumulation d’erreur dans la reproduction des appels au fil des générations et de l’idiosyncrasie vocale des individus. Une fois en place, le dialecte d’un groupe est conservé sur une longue période par de solides liens sociaux et des pratiques culturelles, ainsi que par la stabilité du groupe.

 La singularité de chaque dialecte réside non seulement dans la structure des appels, mais également dans leur utilisation. Par exemple, la propension à utiliser l’appel N1, forte pour le pod A1, faible pour le pod A4 et absente pour le pod A5 (Ford 1984), pourrait participer à caractériser l’identité acoustique de chaque pod. Le même phénomène serait présent pour certains motifs de séquences sonores. Pour aller plus loin sur l’évolution des traditions vocales et des dialectes, voir Ford (voir note 2).

 Une étude approfondie du comportement et des vocalisations des dauphins à long bec a permis à Brownlee (1983) et Norris et al. (1985) de proposer une hypothèse : les sifflements émis au sein des bancs dans un contexte d’activité auraient une fonction de « système de communication phatique », comme définie par Jakobson (1960). Dans ce système, des sifflements sont fréquemment échangés entre les membres dispersés du banc pour maintenir ouvert un canal de communication. La forme de base du sifflement est unique pour chaque individu et transmet donc des informations sur l’identité de l’individu ainsi que sa localisation. Des modulations de ce sifflement fondamental unique sont porteuses d’informations supplémentaires sur l’état émotionnel de l’individu, sa vigilance et sa disposition à entreprendre différentes activités.

 Selon moi, les appels stéréotypés des orques forment un système similaire, mais avec une différence majeure. En plus de permettre l’identification et la localisation de l’individu émetteur, la forme de base des appels stéréotypés transmet des informations sur l’appartenance à un pod. Les répertoires d’appels constitueraient un « badge » de l’identité du groupe plus fiable ou plus détaillé qu’un appel unique spécifique au pod. Comme chez les dauphins à long bec, les modulations de ces formes de base ainsi que leur réitération plus ou moins fréquente communiquent des informations propres au contexte et servent à synchroniser le comportement des membres du pod et à coordonner leurs activités. L’instabilité manifeste des associations chez les dauphins à long bec et d’autres petits delphinidés (Wiirsig 1978 ; Wells et al.1980 ; Norris et al. 1985) peut expliquer des systèmes acoustiques basés sur une identification individuelle plutôt que collective.

 Chez les orques, les pods passent beaucoup de temps en association avec d’autres pods de leur communauté, dont certains ont un répertoire d’appels complètement différent. Ces groupes ont des interactions sociales fréquentes et recherchent de la nourriture ensemble, la communication intergroupe est donc sans aucun doute présente. Je présume que les orques sont capables de reconnaître différents individus et leur appartenance à un pod grâce à l’émission d’appels propres à leur groupe, et que cela influence les relations sociales dans la communauté. De plus, ces appels transmettent probablement des informations propres au contexte à la fois au sein du pod et entre les pods. Des changements dans l’état émotionnel ou la vigilance ont des répercussions communes sur la structure des appels de tous les répertoires, malgré des différences majeures dans la structure fondamentale de ces appels. Par exemple, un cri sous sa forme excitée est généralement plus court et plus aigu que sous sa forme stéréotypée et sera répété rapidement, et ce quel que soit le pod. De même, les comportements de socialisation s’accompagnent invariablement d’une augmentation du nombre d’appels aberrants, à nouveau, quel que soit le répertoire en question. Mon hypothèse est que des lois communes à l’ensemble des orques guident les modulations propres au contexte de la structure des appels stéréotypés et que, dans l’appel d’une orque, ces modulations sont reconnaissables par les autres, même celles qui utilisent un répertoire différent.