



PERFORMANCES DES SONARS BIOLOGIQUES ET PROBLÈMES CONNEXES

par

Albin DZIEDZIC *

I. INTRODUCTION.

Dans le cadre d'un colloque dont le sujet majeur traite des systèmes de détection et de localisation en distance, il est normal que les systèmes biologiques sonar et radar soient également évoqués. On exposera ici brièvement les caractéristiques et les performances des systèmes de détection du type sonar utilisés par différentes espèces animales, en particulier les Chauves-souris et les Delphinidae, ainsi que les problèmes principaux qu'ils posent pour la compréhension de leur fonctionnement.

Les expériences ont montré clairement qu'à courte distance, la sensibilité et le pouvoir de résolution des systèmes d'écholocation des animaux sont supérieurs à ceux des appareils les plus élaborés créés par l'homme et que même, dans certains cas, les performances semblent surpasser ce que la théorie de l'information la plus optimiste peut laisser prévoir. Comme il est évident que les lois de la physique doivent, au moins en grande partie, régir le fonctionnement de ces systèmes biologiques, la connaissance de leur fonctionnement et leur application dans le cadre de la bionique, peut certainement apporter des informations et des suggestions intéressantes aux spécialistes des systèmes de détection.

Bref rappel historique

L'orientation acoustique des animaux n'est pas un phénomène découvert récemment ; en effet, c'est au XVIII^e siècle que l'italien Lazzaro Spallanzani fit les premières observations sur les Chauves-souris et montra qu'elles étaient perturbées dans leur vol quand on obturait leurs oreilles. Ces travaux furent repris et confirmés à la même époque par l'entomologiste suisse Jurine ; mais cela n'empêcha pas le grand Cuvier de les ridiculiser, de sorte qu'ils tombèrent rapidement dans l'oubli. Dès lors, il fallut attendre la fin de la première Guerre Mondiale pour que l'anglais Hartridge, qui avait probablement connaissance des travaux de Langevin sur la détection sous-marine à l'aide d'ultrasons, reprenne les idées de Spallanzani et suggère que les Chauves-souris s'orientent acoustiquement. Mais ce n'est qu'à partir de 1938 que le biologiste américain D. R. Griffin, disposant d'un appareillage approprié, put en apporter une vérification rigoureuse [5].

Depuis lors, l'écholocation a été trouvée chez un grand nombre d'espèces animales, aussi bien aériennes comme le *Steatornis* ou le *Collocalia*, qui sont des oiseaux, que terrestres comme la Musaraigne ou le Tenrec, ou encore aquatiques comme les Cétacés Odontocètes. Si certains de ces animaux utilisent l'écholocation complémentirement à la vision, comme les Chauves-souris du genre *Roussetus* ou la Musaraigne par exemple, beaucoup d'autres, par ce seul moyen d'information, atteignent des performances analogues à celles de la vision. Tel est le cas, en particulier, de certaines espèces de Chauves-souris ou des Delphinidae.

II. PERFORMANCES DES SONARS BIOLOGIQUES.

Certaines Chauves-souris insectivores, comme *Myotis lucifugus* de la famille des Vespertilionidae, détectent et capturent des proies minuscules posées sur des feuilles ou des surfaces réverbérantes qui renvoient des échos infiniment plus intenses que ceux de ces proies. Ces mêmes Chauves-souris détectent et évitent des obstacles filiformes dont le diamètre est de 0,07 mm alors qu'elles utilisent des signaux dont la longueur d'onde est environ 100 fois supérieure. Une autre espèce de Chauves-souris, *Noctilio leporinus*, peut, au moyen de son seul système d'écholocation, découvrir et capturer de petits poissons situés à quelques centimètres sous la surface de l'eau.

Des Cétacés Odontocètes, temporairement aveuglés, font une discrimination certaine entre une proie réelle et une proie fictive de même forme géométrique ou entre deux proies réelles, dont l'une a la préférence de l'animal ; et ceci aussi bien que s'ils utilisaient la vision [12]. En dehors de ces résultats de pure observation, des expériences souvent très laborieuses ont été réalisées et ont permis de donner des renseignements quantitatifs, en particulier sur l'acuité de détection, la résistance au masquage et le pouvoir de discrimination des cibles.

1) Acuité de détection.

La Chauve-souris *Myotis lucifugus* émet des signaux ultrasonores, modulés linéairement en fréquence sur une largeur d'une octave (entre 80 et 40 kHz en moyenne) et d'une durée comprise entre

* Laboratoire de Physiologie Acoustique — I.N.R.A. 78-Jouy-en-Josas, France. Directeur : R.-G. BUSNEL, Équipe de Recherche Associée n° 38, C.N.R.S.

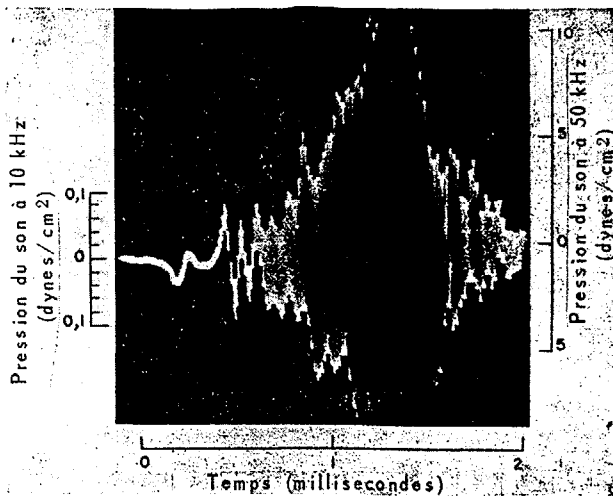


FIG. 1. — Clic d'écholocation modulé en fréquence de la Chauve-souris *M. lucifugus* (d'après D. R. GRIFFIN [5]).

1 et 4 ms (Fig. 1). L'emploi de ces signaux lui permet d'éviter des fils métalliques de 0,4 mm de diamètre, disposés verticalement à 31 cm les uns des autres, avec un taux de réussite de 75 %. Le seuil théorique de détection à 50 % d'erreur est atteint avec des fils d'un diamètre de 0,26 mm, soit environ 20 fois moins que la longueur d'onde la plus faible du signal utilisé [5].

Récemment, le biologiste allemand Möhres [10] expérimentant sur la Chauve-souris des Indes *Megaderma lyra* de la famille des Phyllostomatidae, a montré que cet animal trouve son passage au moyen de l'écholocation, au travers des mailles d'un filet métallique dont les dimensions ne sont que légèrement supérieures à l'envergure de l'animal et dont les fils n'ont qu'un diamètre de 60 μ . Cet animal émet des signaux d'une durée moyenne de 0,67 ms, d'une bande de fréquence de 20 kHz centrée autour de 68,5 kHz, et d'une intensité d'environ 80 dB réf. $2 \cdot 10^{-4}$ dyne/cm². Dans ce cas, le rapport entre le diamètre du fil et la longueur d'onde maximale est de 1,3 centième.

Nous avons montré [1] que chez le Marsouin *Phocaena phocaena* le seuil de détection des fils métalliques, dont la masse spécifique est de 7,7 g/cm³, est atteint pour un diamètre de 0,2 mm. Pour la détection, l'animal utilise des signaux à spectre de bruit dont la composante dominante se trouve localisée vers 2 kHz, et dont la durée est comprise entre 1,2 et 3 ms. Toutefois, ce seuil dépend de la forme géométrique et de la nature spécifique des obstacles. Il passe, en effet, à 1 mm pour des fils de nylon monobrin dont la densité est voisine de celle de l'eau, et redescend à 0,8 mm pour des fils de même nature, mais torsadés 3 brins. Si l'on s'en tient à la composante dominante de 2 kHz, le diamètre détecté serait alors plus de 2 500 fois inférieur à la longueur d'onde. En supposant même que la bande de fréquence couverte par les signaux de cette espèce soit du même ordre de grandeur que celle du Dauphin américain *Tursiops truncatus*, c'est-à-dire 200 kHz,

le diamètre du fil détecté serait encore 25 fois inférieur à la longueur d'onde de la composante la plus élevée. En supposant qu'il en est bien ainsi, comment l'animal parvient-il à faire la discrimination entre les échos de faible intensité et ceux des surfaces réfléchissantes plus importantes, renvoyés par les parois ou la surface du bassin, reste encore à expliquer.

2) Résistance au masquage

A ce jour, aucun résultat quantitatif n'a été donné de l'action que peut avoir un bruit de masquage sur les performances de l'écholocation chez les Delphinidae. Par contre, Griffin et son école [6] ont obtenu des résultats très intéressants dans ce domaine avec certaines Chauves-souris. Ils ont montré, en particulier, que deux espèces du même genre zoologique *Plecotus auritus* et *P. townsendii*, qui utilisent les signaux modulés en fréquence, semblables à ceux de *Myotis lucifugus*, mais dans une bande de fréquence plus basse (entre 45 et 25 kHz), où se situe leur maximum d'audibilité, évitent des fils métalliques de 0,54 mm de diamètre, lorsque le rapport signal sur bruit dans la bande totale du signal est de — 35 dB. Or, la théorie du détecteur idéal implique que pour une probabilité de détection de 50 % et un taux de fausse alarme de 0,1 %, ce rapport doit être de + 10 dB, performances qui sont dépassées par les Chauves-souris, puisqu'elles détectent plus de 90 % des obstacles et que leur taux de fausse alarme ne semble pas être supérieur à la valeur théorique citée.

3) Pouvoir de discrimination.

En vue de déterminer l'importance de l'intensité des échos dans l'écholocation, Griffin a réalisé, avec les Chauves-souris, une expérience sur le pouvoir de discrimination de ces animaux, entre cibles alimentaires et des leurres [7]. Les cibles alimentaires étaient des vers de farine, tandis que les cibles-pièges étaient des disques métalliques de diamètre convenable, qui réfléchissaient des échos différents suivant leur orientation par rapport à la source sonore, mais jamais plus intenses que ceux des vers. Cette expérience a montré que lorsque ces objets étaient projetés en grande quantité dans l'espace, les Chauves-souris capturaient, invariablement, 98 % des insectes, alors qu'elles n'étaient trompées que dans 2 % des cas par les leurres.

III. PROBLÈMES DE LA SUPERPOSITION DES ÉCHOS AVEC LES SIGNAUX.

A partir de l'instant où la distance de l'animal à la cible réfléchissante devient égale à la demi-distance parcourue par la partie frontale du signal, une superposition partielle, inversement proportionnelle à la distance de la cible, se produit entre le signal et son écho. Dans les sonars technologiques à impulsions, qui utilisent le même transducteur pour l'émission



et la réception, un dispositif automatique découple le récepteur durant l'émission et inversement. Or, certaines espèces animales continuent encore à émettre alors que l'écho commence déjà à parvenir sur leurs organes auditifs. Comme l'intensité des échos est généralement infiniment plus faible que le signal à l'émission, et que tout système nerveux est inhibé pendant un temps plus ou moins long, qui dépend de l'intensité de la stimulation, il semblerait très probable que, dans ce cas, l'animal ne doive pas bénéficier de la totalité de l'écho. Ce phénomène de superposition a d'abord été observé chez certaines Chauves-souris. Il a permis [14] d'établir une théorie du fonctionnement du système d'écholocation dans le cas de signaux modulés en fréquence, analogues à ceux de *Myotis lucifugus*. Cette théorie suggère que, non seulement ces animaux ne seraient pas gênés pour la réception des échos durant l'émission, mais encore qu'ils tireraient profit du battement qui se produit lors de la superposition du signal avec l'écho. En effet, par suite de la modulation linéaire de fréquence, la note de battement qui résulte de cette superposition est fonction linéaire de l'instant où elle se produit, c'est-à-dire de la distance animal-cible. Donc, la perception d'une distance, plus ou moins grande par écholocation, se ferait par l'appréciation de la valeur absolue de la fréquence de battement. Or, d'une part, la sensibilité auditive de ces Chauves-souris est maximale vers 50 kHz (25 baryes réf. $2 \cdot 10^{-4}$ dyne/cm²) et diminue dans des proportions considérables aux basses fréquences (elle est en effet de 50 dB à 10 kHz). D'autre part, la différence des niveaux impliquerait de toute manière une atténuation importante du signal d'émission, et enfin, il semblerait, d'après de récentes recherches, que la superposition, même à courte distance, n'est pas toujours réalisée, l'animal diminuant parfois la durée de ses émissions, de sorte que cette théorie est controversée.

Il n'en demeure pas moins que chez d'autres espèces de Chauves-souris, ainsi que chez les Delphinidae, l'émission durant la réception est un fait démontré.

Les Chauves-souris de la famille des Rhinolophidae émettent des cris ultrasonores de relativement longue durée et de fréquence constante (20 ms et 60 kHz pour *R. rouxi rouxi* par exemple, [13]) (Fig. 2), qui habituellement, à courte distance, se

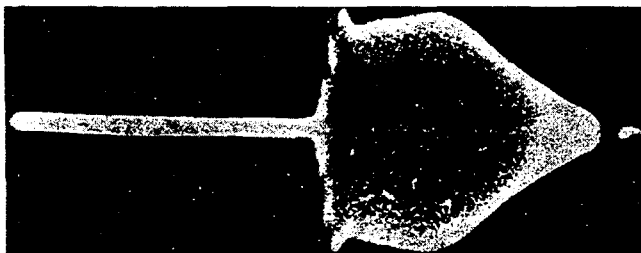


FIG. 2. — Clic d'écholocation de fréquence constante de la Chauve-souris *Rhinolophus rouxi rouxi* (durée 23 ms.) (d'après Novick A. [12]).

superposent avec les échos. Du fait de la constance de la fréquence des signaux, aucun battement ne peut se produire si ce n'est celui dû à un effet Doppler, ce qui impliquerait que la mobilité des cibles soit un facteur déterminant du système d'écholocation de ces animaux, ce qui n'a pu être mis en évidence.

Il en est de même du sonar du Dauphin. Comme les Chauves-souris, les Delphinidae augmentent la cadence de leur émission, à partir d'une certaine distance des cibles, ceci d'une façon très caractéristique. Nous avons pu observer [1, 3] que cette cadence d'émission chez le Marsouin *Phocaena phocaena*, s'approchant d'une cible alimentaire, semble suivre une loi exponentielle du temps ou de la distance, lorsque l'approche se fait à vitesse constante (Fig. 3).

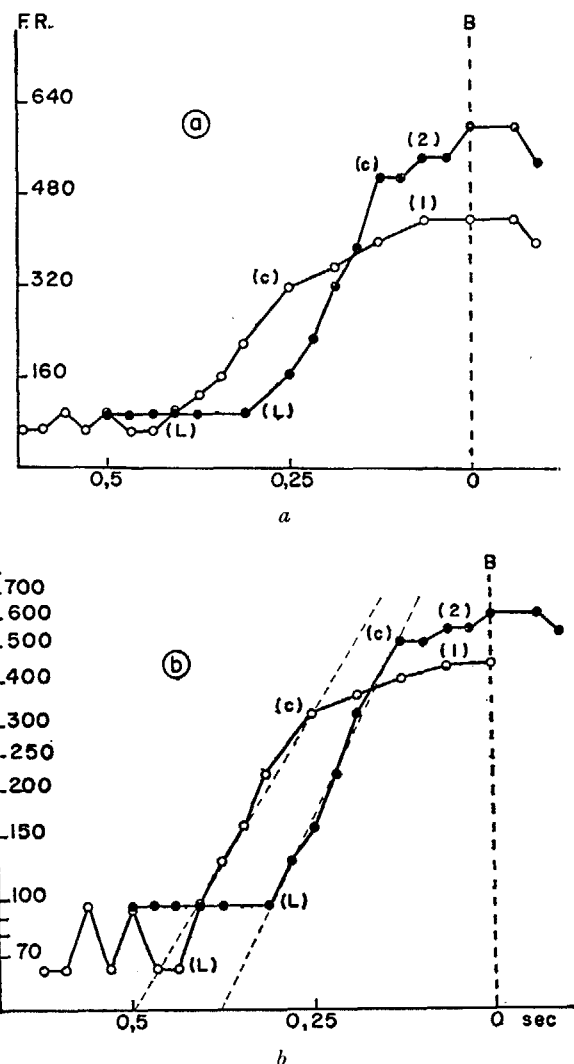


FIG. 3. — Distribution de la fréquence de répétition des impulsions d'écholocation (F. R.) émises par le Marsouin *Ph. phocaena* en fonction du temps précédant la capture. (a) coordonnées linéaires ; (b) coordonnées semi-logarithmiques.

On a d'ailleurs fait des constatations analogues (5) avec les Chauves-souris (Fig. 4), bien que les expérimentateurs n'aient pas toujours pu contrôler la nature de l'approche. Cette augmentation de cadence, qui entraîne une augmentation de la quan-

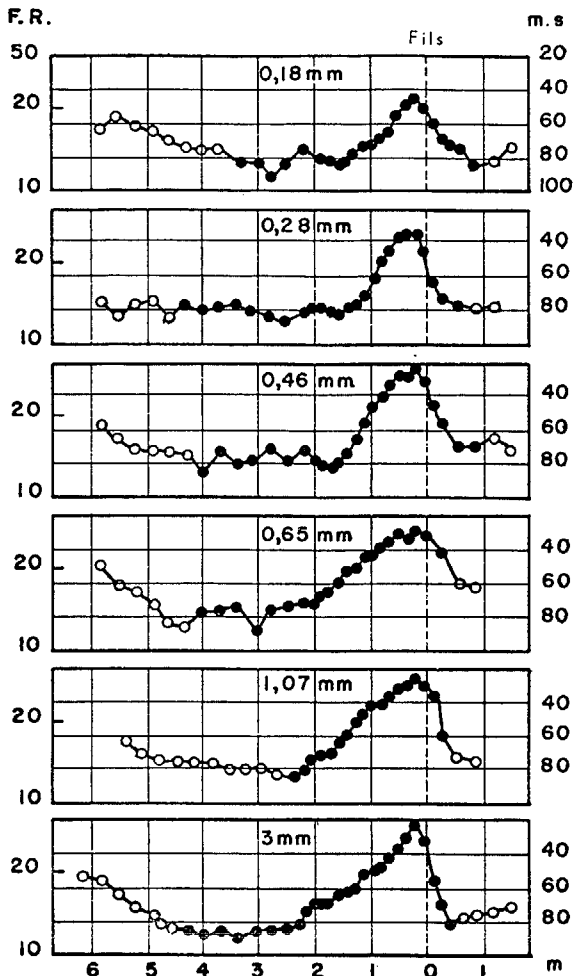


FIG. 4. — Distribution de la fréquence de répétition des impulsions d'écholocalisation de *M. lucifugus* lors de l'évitement des obstacles filiformes de différents diamètres. (D'après GRIFFIN D. R. et GRINNELL A. D.).

tité d'information, pose de manière encore plus aiguë le problème de la superposition des échos avec les émissions. Dans le cas du *P. phocaena*, la durée des signaux demeure pratiquement constante (environ 1,2 ms) durant toute cette phase de l'approche, et la superposition commence à se produire à partir de 90 cm de la cible, mais comme à cette distance, la durée d'émission est plus longue (3 ms), la superposition se produit déjà avant l'augmentation de la cadence d'émission.

La fréquence maximale de répétition chez le Dauphin est, dans certain cas, plus de 10 fois supérieure à celle des Chauves-souris, (le maximum observé chez *P. phocaena* étant de l'ordre de 700 imp./s) et aucun système musculaire connu ne peut se contracter à une telle cadence. Ainsi a-t-on supposé (8), dans le cas des Chauves-souris qui émettent à un rythme peu élevé, qu'une contraction musculaire a lieu au niveau de l'oreille moyenne, pour diminuer la sensibilité auditive durant l'émission ; toutefois, un tel mécanisme est hautement improbable chez *P. phocaena*.

Néanmoins, ainsi que nous l'avons proposé ailleurs [3] et conformément à certains travaux, il semblerait que les Odontocètes soient totalement insensibles à leurs émissions. En effet, du point de

vue anatomique, l'oreille moyenne de ces animaux est parfaitement isolée acoustiquement dans la cavité crânienne, à laquelle elle est rattachée seulement par une suspension ligamenteuse et où elle baigne dans un mucus à forte concentration de bulles d'air [4, 15]. Ainsi, la conduction tissulaire ou osseuse entre les organes d'émission et de réception serait impossible. D'autre part, d'après de récents résultats obtenus sur *T. truncatus*, l'émission acoustique de ces animaux est très directive ; cette directivité, qui est de l'ordre de 60° à 20 kHz, augmente rapidement avec la fréquence [11] et laisse les organes auditifs externes dans la zone d'ombre sonore. Par conséquent, il se pourrait que ces animaux ne perçoivent pas acoustiquement leurs propres émissions, dont ils pourraient néanmoins avoir une connaissance proprioceptive, liée à la vibration des organes émetteurs par exemple. Pour l'instant, cette hypothèse qui laisse présumer une indépendance totale, acoustiquement parlant, entre l'émetteur et le récepteur du système sonar, comme c'est le cas de nombreux dispositifs technologiques, reste encore à vérifier.

Possible signification de l'accroissement exponentiel de la fréquence de répétition des impulsions lors de l'approche des cibles.

En se reportant aux résultats de la variation de la fréquence de répétition observés chez *P. phocaena*, et en supposant avec Hartridge [9] que l'animal perçoit individuellement chaque écho, on est amené à penser que chaque émission peut être déclenchée par l'écho précédent. Ce processus de commande se ferait à un niveau supérieur, probablement dans le cortex. Dans ces conditions, la distribution des intervalles entre impulsions successives pourrait être liée, d'une part, au temps de propagation des signaux dans le milieu extérieur, et d'autre part, aux caractéristiques temporelles de transfert des échos dans le récepteur lui-même, depuis l'organe périphérique jusqu'au système nerveux central. Mais lorsque l'approche est rectiligne et uniforme, ce qui était généralement le cas dans nos expériences, la variation du temps de propagation dans le milieu ambiant est une droite qui, comme le montrent les résultats, reste bien en-dessous de la courbe de distribution des intervalles de temps entre émissions successives (Fig. 5). On peut donc penser que la forme de cette courbe dépend alors, en premier lieu, des propriétés neuro-physiologiques temporelles du système auditif de l'animal, devant lesquelles le temps de propagation dans le milieu extérieur peut être considéré comme étant d'importance secondaire.

Cette distribution exponentielle de la fréquence de répétition durant la majeure partie de l'approche des cibles, pourrait d'ailleurs être une conséquence de la loi de Weber-Fechner. En effet, si l'information relative à la distance d'une cible réside bien dans la cadence de réception des échos au niveau supérieur, une distribution exponentielle conduirait, par suite

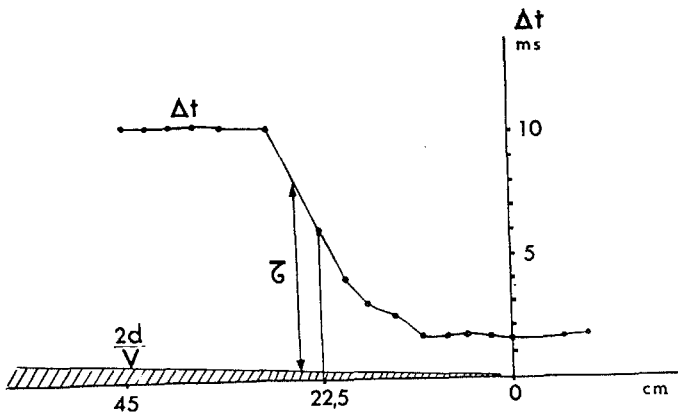


FIG. 5. — Importance du temps de propagation des impulsions d'écholocation ($\frac{2d}{V}$) et du facteur neuro-physiologique temporel dans la distribution des intervalles de temps t entre impulsions successives lors de l'approche d'une proie par le Marsouin *Ph. phocaena*.

du caractère logarithmique de cette loi, à une perception linéaire, et dans ce cas, proximité de la cible et cadence perçue seraient directement proportionnelles.

IV. CONCLUSION.

Cet exposé rapporte brièvement des résultats expérimentaux qui mettent en évidence certains problèmes fondamentaux que pose l'étude des systèmes sonars biologiques, et qui concernent des domaines variés de la biologie, en particulier, la neuro-physiologie des organes émetteurs et récepteurs, leur anatomie fonctionnelle, ainsi que la psychophysiologie qui est si importante dans la perception sensorielle ; mais ils concernent aussi grandement le domaine de la physique.

L'écholocation, dans le règne animal, ne peut donc être considérée d'un point de vue unique, mais dans l'ensemble de toutes ces disciplines. On ne peut pas plus l'expliquer par une étude purement théorique des signaux, comme celle de Cahlander [2] par exemple, que par les seules propriétés neuro-physiologiques des systèmes auditifs. Une collaboration étroite entre les chercheurs des différentes disciplines touchées par ces problèmes peut seule conduire à dévoiler la manière de procéder de la Nature et nous permettre de nous inspirer des réalisations qu'elle n'a de cesse de perfectionner depuis des millénaires.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BUSNEL (R.-G.), DZIEDZIC (A.), ANDERSEN (S.). Seuils de perception du système sonar du Marsouin *Phocaena phocaena* en fonction du diamètre d'un obstacle filiforme. *C. R. Acad. Sci.*, (1965), **260**, pp. 195-297.
- [2] CAHLANDER (D. A.). Echolocation with wide-band waveforms : bat sonar signals. *Tech. rep.*, **271**, (1964), Lincoln Lab. M.I.T.
- [3] DZIEDZIC (A.). Interprétation théorique de certaines données expérimentales sur l'écholocation. Symposium sur les systèmes sonars animaux, (sept. 1966), Frascati, R.-G. Busnel.
- [4] FRASER (P. E.). Anatomy and physiology of the outer and middle ear in cetaceans. Whales, Dolphins and Porpoises. *Univ. of Calif. Press*, (1966), K. S. Norris.
- [5] GRIFFIN (D. R.). Listening in the dark. *Yale Univ. Press* (1958).
- [6] GRIFFIN (D. R.), McCUE (J. J. G.), GRINNELL (A. D.). The resistance of bats to jamming. *J. Exp. Zool.*, **152**, n° 3, (1963).
- [7] GRIFFIN (D. R.), FRIEND (J. H.), WEBSTER (F. A.). Target discrimination by the echolocation of bats., *J. Exp. Zool.*, **158**, n° 2, (1965).
- [8] GRINNELL (A. D.). The neurophysiology of audition in bats : directional localisation and binaural interaction. *J. Physiol.*, **167**, (1963).
- [9] HARTRIDGE (H.). Acoustic control in the flight of bats. *Nature*, **156**, 490-494, (1945).
- [10] MÖHRES (F. P.). Ultrasonic orientation in *Megaderma lyra*. Symposium sur les systèmes sonars animaux. Frascati, (sept. 1966), R.-G. Busnel, France.
- [11] NORRIS (K. S.), EVANS (E.). Variations in porpoise echolocation signals. Symposium on marine bio-acoustics, (April 1966), W. N. Tavalga (à paraître).
- [12] NORRIS (K. S.), PRESCOTT (J. H.), ASA DORIAN (P. V.), PERKINS (P.). An experimental demonstration of echolocation behaviour in the porpoise *Tursiops truncatus* (Montagu). *Biol. Bull.*, **120**, 2, (1961).
- [13] NOVICK (A.). Orientation in paleotropical bats. I. *Microchiroptera*. *J. Exp. Zool.*, **138**, n° 1, (1958).
- [14] PYE (J. D.). A theory of echolocation by bats. *J. Laryng.*, **74**, (1960), pp. 718-729.
- [15] REYSENBACH DE HAAN (F. W.). Listening underwater : thoughts on sound on cetacean hearing. Whales, Dolphins and Porpoises. *Univ. of Calif. Press*, (1966), K. S. Norris.