

Prédiction de résonances de conduits vocaux chez les daims : est-ce que les grognements sont nasalisés ?

J. Gilbert^a, J.-P. Dalmont^a, D. Reby^b, M. Wyman^b et R. Frey^c

^aUniversité Du Maine - LAUM CNRS, Avenue Olivier Messiaen, 72085 Le Mans, France

^bSchool of Psychology, University of Sussex, Sussex House, BN1 9RH Brighton, UK

^cLeibniz Institute for Zoo and Wildlife Research (IZW), Alfred-Kowalke-Straße, 17 10315 Berlin, Allemagne

joel.gilbert@univ-lemans.fr

Les mâles de plusieurs espèces de cerfs polygynes, y compris le cerf élaphe et le daim, ont un larynx descendu, ce qui leur donne un conduit vocal (CV) inhabituellement long. Ils peuvent étendre leur CV en abaissant encore davantage leur larynx qui est mobile lors de la production de leurs brames ou raires. Les fréquences des résonances du CV (ou formants) sont abaissées lorsque que le CV est étendu. Les fréquences des formants n'obéissent pas à une série mathématique simple, ce qui suggère que la forme du CV est assez complexe. Afin de mieux comprendre la relation entre la géométrie du CV de ces espèces, et l'acoustique des vocalisations qu'elles produisent, nous avons effectué des CT-scans de CV de deux mâles de daims adultes en posture de vocalisation, et mesuré la section transverse du CV (nasopharynx, oropharynx, cavités buccale et nasale). Nous avons utilisé ces données pour modéliser les résonances produites par ces CV, en intégrant ou non les voies orale et nasale. Nous avons constaté que la configuration combinant voies orale et nasale produit une série de fréquences de formants qui correspond assez bien à la série extraite par analyse de signal de brames de daims enregistrés. Ces observations suggèrent qu'il est important de prendre en compte la possibilité que les cris forts produits par les mammifères terrestres sont à la fois oralisés et nasalisés lors de l'analyse et de l'interprétation de leur structure acoustique.

1 Introduction

Un des objectifs de la recherche en communication animale est de comprendre comment les signaux sont produits. La variabilité des sons produits est la conséquence de contraintes morphologiques, physiologiques et comportementales. Alors que le lien entre la production de la parole et des attributs des signaux acoustiques correspondants est maintenant bien connu, ce n'est pas le cas pour la vocalisation des mammifères terrestres.

L'adaptation de modélisation de la parole humaine (modèle source-filtre par exemple) à la modélisation de la vocalisation animale a permis des progrès significatifs dans la compréhension de cette dernière (voir par exemple la revue [1] de Taylor et Reby, 2010). Ainsi la vocalisation est la conséquence de deux choses : le signal source (onde glottique) est généré au niveau du larynx par la vibration des cordes vocales qui module le débit d'air expulsé des poumons à sa fréquence d'oscillation F_0 . Cette onde glottique est alors filtrée par le résonateur acoustique qu'est le conduit vocal (incluant le nasopharynx). Le contenu fréquentiel est alors caractérisé, entre autre, par des plages de fréquences privilégiées appelées « formants » correspondants aux résonances du conduit vocal. F_0 et les formants sont contrôlés quasi indépendamment par les cordes vocales d'une part, le conduit vocal d'autre part.

La fonction des formants des mammifères terrestres a été largement étudiée, en particulier pour trouver une corrélation entre la longueur du conduit vocal et la taille du mammifère (voir par exemple [2] et [3]).

Une première approximation est d'assimiler le conduit vocal à un conduit cylindrique. Cette approximation grossière a déjà permis d'extraire des dimensions réalistes de conduit vocal à partir de brames du cerf élaphe *Cervus elaphus* [3] et de raires de daim *Dama dama* [4]. Si le conduit vocal était cylindrique, les formants seraient fréquemment régulièrement espacés, ce qui n'est bien sûr pas le cas (voir Figure 1). L'objectif de l'étude est d'affiner la modélisation et en particulier de voir s'il est important de prendre en compte le nasopharynx dans la modélisation des raires de daims. Autrement-dit, est-ce que les raires de daims sont nasalisés ?

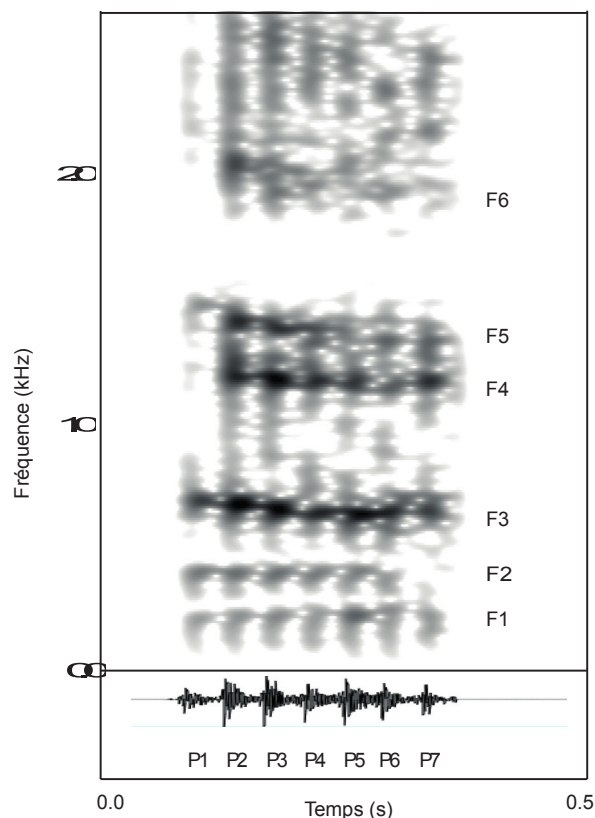


Figure 1: spectrogramme d'un raire de daim, illustrant l'espacement irrégulier des fréquences de résonances (ou « formants », F1 à F6).

2 Géométrie de conduits vocaux de daims

Les formants correspondent aux fréquences de résonances du conduit vocal. Les fréquences de résonances sont obtenues à partir du calcul de l'impédance d'entrée du conduit vocal. Pour cela il est seulement nécessaire de connaître sa géométrie interne. La méthode de calcul a été

éprouvée depuis longtemps sur tout type de résonateurs, et en particulier en acoustique des instruments de musique à vent (voir par exemple [5]). La difficulté ici est d'obtenir une géométrie réaliste de conduits vocaux à partir d'animaux morts.

Deux spécimens adultes de daims males composés de l'ensemble « tête plus cou » ont été prélevés (au court de battues administratives, aucun animal n'ayant été sacrifié pour le besoin de l'étude), et ont été conservés à -20°C . L'anatomie du tractus vocal a été documentée à l'aide d'imagerie IRM, TDM et de dissections réalisées par Dr Reby (en collaboration avec M. Wyman, Sussex et R. Frey, Berlin) à l'Université du Sussex. L'imagerie TDM s'est avérée être la plus utile (forte résolution/ large couverture) pour la modélisation tridimensionnelle du conduit vocal, et est réalisée au centre d'imagerie clinique de l'Université du Sussex. Les scans sont réalisés avec le larynx en position haute (repos), puis basse (larynx abaissé à proximité du sternum, correspondant à l'extension maximale du tractus vocal atteinte pendant la phonation), et intermédiaires. Les images (voir Figure 2) ont été analysées à l'aide du logiciel OSIRIX64. Les reconstructions 3D du volume du conduit vocal (incluant le conduit nasal) sont produites en utilisant la fonction « région d'intérêt » (ROI) dans les représentations multiplanaires tridimensionnelles (3D MPR).

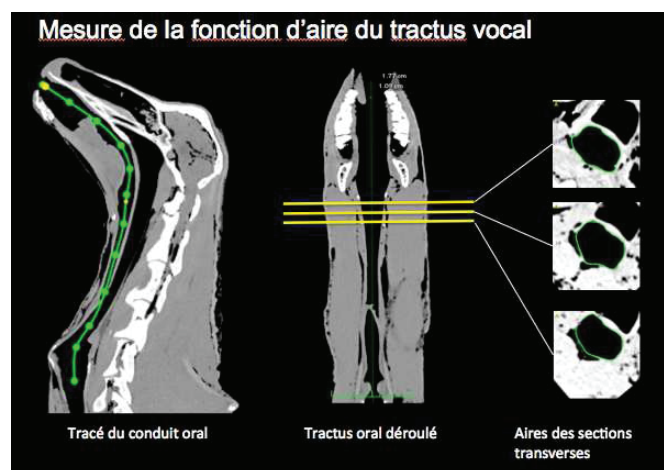


Figure 2: Coupe sagittale réalisée à partir d'un scan de tête de daim, représentant le tracé du conduit nasal et les sections transverses utilisées pour mesurer la fonction d'aire.

Les sections obtenues avec un pas de 1cm le long du conduit vocal sont ensuite transformées en portions de cylindre pour constituer un conduit vocal « équivalent » complet (voir un exemple Figure 3 ci-après).

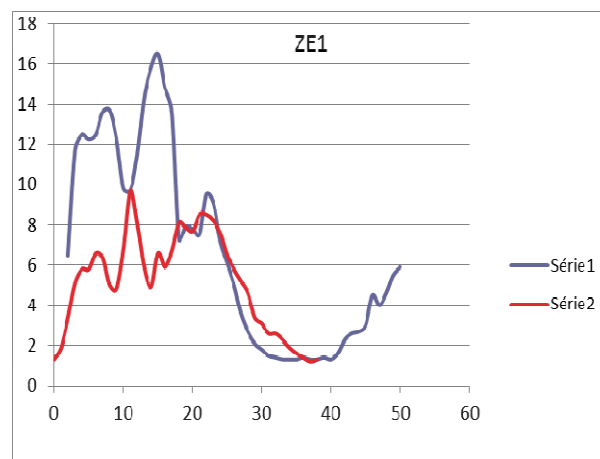


Figure 3: un conduit vocal « équivalent » de daim. Section (en cm^2) en fonction de la position (en cm) du conduit vocal (série 1) et nasal (série 2). La « section d'entrée » est positionnée au niveau de la glotte (en $x=50$ sur la figure).

3 Modélisation des formants par calcul d'impédance d'entrée et comparaison expérimentale, conclusions préliminaires

Le calcul de l'impédance d'entrée du conduit vocal repose sur une méthode classiquement utilisée pour les instruments de musique à vent. La méthode, dite des matrices de transfert, s'appuie sur la description approchée axisymétrique de la géométrie étudiée, cette dernière étant décrite par une succession d'éléments simples, en pratique des troncs de cône (voir par exemple [6]). La complexité de la géométrie, en particulier le conduit nasal branché sur le conduit vocal, les pertes aux parois, le rayonnement aux extrémités ouvertes, est intégrée dans le calcul sous l'hypothèse de la propagation en ondes planes. Les parois sont supposées rigides, ce qui est évidemment une approximation grossière pour les parois de conduits vocaux. Néanmoins cela n'est pas critique pour l'estimation des fréquences de résonances.

La première partie de l'étude a consisté à évaluer l'influence de la prise ne compte du nasopharynx branché en dérivation sur le conduit vocal. Il suffit d'observer les différences d'aspect entre les impédances calculées (voir Figure 4), et les écarts entre les fréquences de résonance, dans les deux cas de figure (avec ou sans nasopharynx).

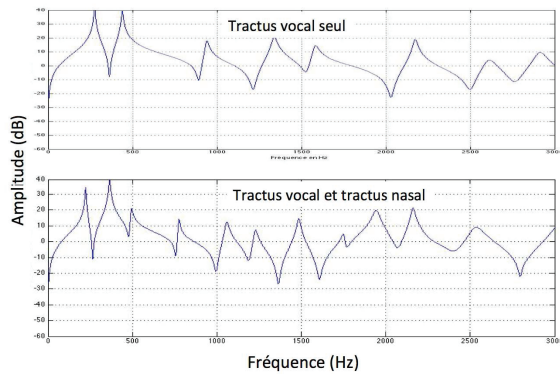


Figure 4: module de l'impédance calculée d'un conduit vocal « équivalent » de daim (exemplaire ZE1, géométrie décrite Figure 2). Calcul avec prise en compte (bas), ou non (haut), du nasopharynx en dérivation).

Nous avons constaté que la configuration combinant voies orale et nasale produit une série de fréquences de formants qui correspond assez bien à la série extraite par analyse de signal de brames de daims enregistrés (voir Figure 5). Ces observations suggèrent qu'il est important de prendre en compte la possibilité que les cris forts produits par les mammifères terrestres sont à la fois oralisés et nasalisés.

Remerciements

Nous remercions Malcolm Johnston, Janice Bush, ainsi que tout le personnel du CISC (Université du Sussex) pour la réalisation des scans.

Références

- [1] Taylor AM, Reby D (2010) The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research. *J Zool* 280: 221-236.
- [2] Charlton BD, Ellis WA, McKinnon AJ, Cowin GJ, Brumm J, et al. (2011) Cues to body size in the formant spacing of male koala (*Phascolarctos cinereus*) bellows: honesty in an exaggerated trait. *J Exp Biol* 214: 3414-3422.
- [3] Reby D, McComb K. (2003) Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Anim. Behav.* **65**(3), 519-530. (doi:10.1006/anbe.2003.2078).
- [4] McElligott AG, Birrer M, Vannoni E (2006) Retraction of the mobile descended larynx during groaning enables fallow bucks (*Dama dama*) to lower their formant frequencies. *Journal of Zoology* 270: 340-345.
- [5] A. Chaigne, J.Kergomard, *Acoustique des instruments de musique*, Belin, Paris (2008).
- [6] P. Eveno, J-P. Dalmont, R. Caussé, J. Gilbert (2012) Wave Propagation and Radiation in a Horn: Comparisons Between Models and Measurements, *Acta Acustica united with Acustica* **98**, 158-165.

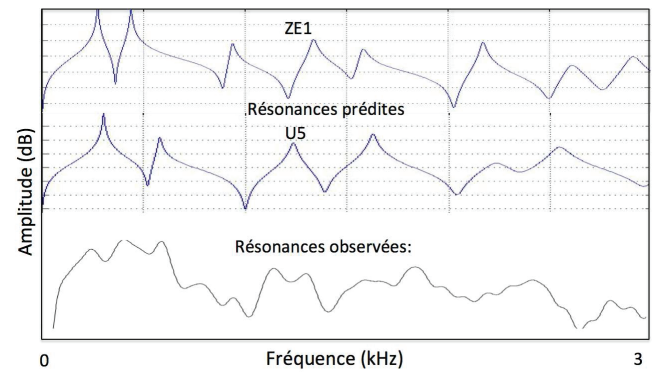


Figure 5: module de l'impédance calculée de conduit vocal « équivalent » de 2 daims (exemplaires ZE1 et U5 ; 2 courbes du haut), calcul avec prise en compte du nasopharynx en dérivation). Spectre typique (courbe du bas) de raie de daim illustrant la distribution des formants.