

COMPARATIVE ANATOMY OF THE VOCAL SYSTEM OF PINNIPEDS WITH
EMPHASIS ON THE BEARDED SEAL (*Erignathus barbatus*)

by

Catherine Choquette

A thesis submitted to the Faculty of Graduate Studies and Research of
McGill University in partial fulfillment of the requirements for the degree of
Master of Science

Wildlife Biology
Department of Renewable Resources
Macdonald College of McGill University
Montréal, Québec

August 1992

Short thesis title: Comparative anatomy of the vocal system
of pinnipeds



2.4	Discussion	24
2.5	Bibliographie	28
3	Comparative study of the vocal system of pinnipeds	55
3.1	Introduction	55
3.2	Material and Methods	55
3.3	Results	57
3.4	Discussion	59
3.5	References	60
4	Note: External structure of the lungs of the harp seal (<i>Phoca groen-</i> <i>landica</i>)	77
4.1	Introduction	77
4.2	Materials and Methods	77
4.3	Results	77
4.4	Discussion	78
4.5	References	79
5	Conclusion	84
5.1	Bibliographie	86
	Annexe	87

ABSTRACT

During the breeding season, the bearded seal produces a long, underwater, frequency-modulated whistle. Even if this distinctive call has often been described in the literature, there has been no report on the anatomy of the vocal system of the bearded seal. The first paper of the thesis describes the laryngeal anatomy of the bearded seal, and subsidiarily, that of the harp seal. The main goal of this paper was to determine if differentiation of individuals by sex was possible using only the frequency bands of their underwater vocalizations. Our results show that there is no sexual dimorphism in larynx of the bearded seal, and therefore discrimination among male and female is likely to be impossible using frequency band analysis. In the harp seal, even if there is sexual dimorphism in the larynx, it is not pronounced enough to allow easy discrimination of individuals by sex.

The goal of the second paper was to establish the phylogenetic affinities of the larynx of the bearded seal and to study the general evolution of the vocal system in pinnipeds. The comparative study includes eight species: the bearded seal, the harp seal, the ringed seal, the grey seal, the hooded seal, the Weddell seal, the Ross seal, and the leopard seal. Our results show that the larynx of the bearded seal looks more like the larynx of antarctic seals than those of seals from the northern hemisphere. These results then support the thesis that establishes the bearded seal as the most primitive among all arctic seals. Moreover, the laryngeal anatomy of the Phocidae, except for the bearded seal, does not seem to have evolved with the social or vocal behaviour but rather follows the phylogenetic classification.

RÉSUMÉ

Le phoque barbu émet sous l'eau, durant sa période de reproduction, un long sifflement à fréquences modulées. Bien que ce sifflement fut souvent décrit dans la littérature, aucune étude ne s'était encore penchée sur l'anatomie du système vocal du phoque barbu. Le premier article de cette thèse décrit donc l'anatomie du larynx du phoque barbu, et subsidiairement, celui du phoque du Groenland. Le but principal de cette étude était de déterminer si l'on pouvait différencier les individus selon leur sexe en se basant seulement sur les fréquences de leurs vocalisations sous-marines. Nos résultats suggèrent qu'il serait impossible de distinguer un mâle d'une femelle phoque barbu par l'analyse des bandes de fréquences sur lesquelles ils émettent leurs sons étant donné l'absence de dimorphisme sexuel au niveau du larynx. Quant au phoque du Groenland, même si la présence d'un dimorphisme sexuel rend théoriquement possible la différenciation des sexes sur la base des fréquences d'émission des sons, elle serait, en pratique, difficile à réaliser compte tenu que le dimorphisme sexuel est, somme toute, peu prononcé.

Le second objectif de ce travail était de retracer les affinités phylogénétiques du phoque barbu au niveau laryngien et d'étudier l'évolution générale du système vocal des pinnipèdes en comparant l'anatomie du larynx de diverses espèces des deux hémisphères. Les espèces étudiées incluent: le phoque barbu, le phoque du Groenland, le phoque annelé, le phoque gris, le phoque à capuchon, le phoque de Weddell, le phoque de Ross et le phoque léopard. Nos résultats appuient la théorie voulant que le phoque barbu soit le plus primitif des phoques arctiques. Le larynx du phoque barbu ressemble plus, en effet, au larynx des phoques de l'Antarctique qu'à celui des phoques de l'hémisphère nord. Par ailleurs, la morphologie du larynx des Phocidae ne semble pas liée au comportement social ou vocal des espèces mais correspond plutôt à la classification phylogénétique.

REMERCIEMENTS

Je remercie sincèrement mes directeurs de thèse, Dr. Christiane Hudon de Pêches et Océans Canada, Dr. Jean Piérard du département d'anatomie de la faculté de médecine vétérinaire de l'Université de Montréal et Dr. Fred Whoriskey du département des ressources renouvelables de l'Université McGill, pour leur support et leurs judicieux conseils tout au long de cette étude.

Je remercie Pêches et Océans Canada (Station de biologie arctique) et le Centre for Northern Studies and Research de l'Université McGill pour leur soutien financier et logistique.

Je tiens à exprimer ma gratitude à toutes les personnes qui, d'une façon ou d'une autre, ont contribué à cette thèse: Harold Wright, Gregor Beck, Mike Hammill, Claude Brazeau, Richard Bourassa, George Horonowitsch, Dr. A.G. Lewis, Danielle Gravel, Bill Doidge, Denise et Claude Choquette, Grace et Jim Brough, Colette Ruel et Ann Delaney.

Je remercie tout spécialement les Inuit de Salluit et de Holman, particulièrement Noah Isaac et sa famille, Jimmy Memogana, son épouse et ses enfants Roger, Roberta, Beverley, Wilma et Mary Okheena pour leur exceptionnelle amabilité et leur accueil chaleureux et inoubliable.

Finalement, je remercie Michel Poitevin pour son support et son aide inestimable, particulièrement en statistiques, et Kimbé pour son inlassable présence à mes côtés.

List of Figures

1	Introduction	1
1	Relation entre les bandes de fréquences utilisées par les individus selon leur sexe et le dimorphisme sexuel au niveau du système vocal	5
2	Anatomie comparée du larynx du phoque barbu (<i>Erignathus barbatus</i>) et du phoque du Groenland (<i>Phoca groenlandica</i>)	6
1	Représentation schématique de certaines variables anatomiques	35
2A	Cartilages chez <i>Phoca groenlandica</i> adulte	37
2B	Muscles chez <i>Phoca groenlandica</i> adulte	38
2C	Section sagittale du larynx de <i>Phoca groenlandica</i>	39
3A	Cartilages chez <i>Erignathus barbatus</i> adulte	40
3B	Muscles chez <i>Erignathus barbatus</i> adulte	41
3C	Section sagittale du larynx d' <i>Erignathus barbatus</i>	42
4	Représentation graphique des variables L4, L8, PVOCLN et PTO-MUSC en fonction de la longueur de l'animal chez le phoque barbu .	43
5	Représentation graphique des variables L4, L8, PVOCLN et PTO-MUSC en fonction a) de la longueur de l'animal et b) de l'âge de l'animal chez le phoque du Groenland	44
3	Comparative study of the vocal system of pinnipeds	55
1	Classification of pinnipeds	63
2	Principal component ordination of 67 specimens based on the analysis of 39 morphological variables	69

3	Principal component ordination of 70 specimens based on the analysis of 13 morphological variables	71
4	Projection of the 66 individuals of 4 species based on the analysis of 39 morphological variables	73
5	Cluster analysis of 39 morphological characters for 5 northern species, showing the laryngeal affinities	74
6	Cluster analysis of 13 morphological characters for 8 species, showing the laryngeal affinities	75
7	Communication system of pinnipeds	76
4	Note: External structure of the lungs of the harp seal (<i>Phoca groenlandica</i>)	77
1	Number of lung lobes in harp seal	81
2	Lung structure of the harp seal according to previous studies and the current study	82
3	External lung structure of marine mammals according to previous studies	83

List of Tables

2	Anatomie comparée du larynx du phoque barbu (<i>Erignathus barbatus</i>) et du phoque du Groenland (<i>Phoca groenlandica</i>)	6
1	Liste des mesures anatomiques du larynx	32
2	Variables à développement tardif	46
3	Approximation du stade adulte des variables à développement tardif par rapport à la taille de l'animal chez le phoque barbu	47
4	Poids relatif des muscles intrinsèques du larynx chez le phoque barbu et le phoque du Groenland adultes	49
5	Dimorphisme sexuel chez le phoque du Groenland adulte	50
6	Dimorphisme sexuel chez le phoque barbu adulte	52
7	Angle des plis vocaux des pinnipèdes par rapport à l'axe longitudinal du larynx	53
3	Comparative study of the vocal system of pinnipeds	55
1	Social behaviour and vocal repertoire of some Phocid seals	64
2	List of laryngeal measurements	65
3	Eigenvalues of the first ten principal component analysis for the bearded seal, harp seal, grey seal, hooded seal, and ringed seal based on 39 characters	67
4	Eigenvectors of the first four principal component analysis for the bearded seal, harp seal, grey seal, hooded seal, and ringed seal based on 39 characters	68

5	Eigenvectors of the first seven principal component analysis for all species based on 13 characters	70
6	Standardized discriminant function coefficients for the three discriminant functions calculated from 39 morphological variables	72

THESIS OFFICE STATEMENT

The Candidate has the option, subject to the approval of the Department, of including as part of the thesis the text of an original paper, or papers, suitable for submission to learned journals for publication. In this case the thesis must still conform to all other requirements explained in this document, and additional material (e.g. experimental data, details of equipment and experimental design) may need to be provided. In any case abstract, full introduction and conclusion must be included, and where more than one manuscript appears, connecting texts and common abstract introduction and conclusion are required. A mere collection of manuscripts is not acceptable; nor can reprints of published papers be accepted.

While the inclusion of manuscripts co-authored by the Candidate and others is not prohibited for a test period, the Candidate is warned to make an explicit statement on who contributed to such work and to what extent, and supervisors and others will have to bear witness to the accuracy of such claims before the Oral Committee. It should also be noted that the task of the External Examiner is much more difficult in such cases.

1 Introduction

Les pinnipèdes qui vivent dans l'Arctique sont difficiles à recenser. Étant des animaux essentiellement marins, ils passent la majorité de leur temps sous l'eau ou loin des côtes ce qui rend leur recensement impossible de la terre ferme. L'été arctique ne dure généralement que quelques mois. Le reste de l'année, l'océan est recouvert d'une épaisse couche de glace presque dans sa totalité. Les études sur la distribution et l'abondance des espèces doivent donc se limiter aux périodes où les phoques s'ébattent sur la banquise pour la mue ou pour l'allaitement des petits. Toutefois, la mauvaise température et la noirceur durant l'hiver rendent difficiles toutes techniques de recensement, dont notamment, les survols aériens. Stirling *et al.* (1983) ont proposé une nouvelle méthode de recensement basée plutôt sur l'utilisation des sons, émis sous l'eau par les phoques, afin d'estimer leur distribution et leur abondance. Cependant, l'application de cette technique requiert, au préalable, une connaissance minimale du comportement vocal des pinnipèdes sous investigation.

Le phoque barbu (*Erignathus barbatus*) est le moins connu de tous les pinnipèdes de l'Arctique. Très peu d'information existe actuellement sur son comportement social ou vocal et aucune estimation de sa population n'a encore été établie avec précision. Les problèmes de recensement sont particulièrement nombreux pour le phoque barbu. En plus des contraintes inhérentes au milieu arctique, le comportement solitaire et la distribution éparse à faible densité du phoque barbu à travers l'Arctique, ajoutent d'importantes embûches au recensement de sa population.

Le phoque barbu devient toutefois hautement vocal durant sa période de reproduction qui s'étend de la fin mars à la fin juin (Ray *et al.*, 1969; Burns, 1981; Stirling *et al.*, 1983; Cleator, 1987; Cleator *et al.*, 1989). Il émet alors des vocalisations à fréquences modulées facilement identifiables, pouvant être perçues sous l'eau à plus de 20 km (Cleator, 1987). Cleator (1987) et Cleator *et al.* (1989) ont tenté d'évaluer la distribution et la densité du phoque barbu à l'aide d'enregistrements sonores. La nouvelle technique de recensement, quoique prometteuse, se révéla peu efficace pour déterminer la population de phoques barbues puisqu'il fut impossible, en fait, de déterminer si les vocalisations sous-marines provenaient de tous les phoques barbues présents, sexes confondus, ou si elles n'émanaient que des individus d'un sexe en particulier, soit les mâles ou les femelles.

Selon Ray *et al.* (1969), seuls les mâles vocalisent pour signifier leur condition sexuelle et/ou établir leur territoire. Cependant, Burns (1981) et plusieurs Inuit

croient plutôt que les individus des deux sexes vocalisent. Il n'y a toutefois aucune preuve tangible appuyant l'une ou l'autre des thèses puisque le phoque barbu vocalise habituellement sous la banquise à l'abri des regards et que, même si observé sous l'eau, il est impossible de déterminer *de visu* le sexe des individus étant donné l'absence de dimorphisme sexuel. De plus, il n'y a eu, à ce jour, aucun phoque barbu ayant vécu en captivité assez longtemps pour corroborer une thèse en particulier.

Il existe, chez plusieurs espèces animales, un dimorphisme sexuel au niveau du larynx qui engendre l'émission de sons sur des bandes de fréquences différentes (figure 1). Les distinctions morphologiques au niveau du larynx découlent souvent d'un facteur de grandeur lorsqu'il y a également dimorphisme sexuel au niveau de la taille des individus. Des plis vocaux plus courts ou une cavité buccale plus restreinte, par exemple, contribuent à l'émission de fréquences plus élevées (Hall, 1980). Les lions de mer et les éléphants de mer illustrent bien le phénomène, les femelles vocalisant à des fréquences beaucoup plus élevées que les mâles (Ridgway, 1972). Toutefois, des différences structurelles importantes au niveau du larynx peuvent également influencer les fréquences de vocalisations. Chez l'humain, l'épaisseur des plis vocaux ainsi que la forme générale de la cavité glottique diffèrent selon le sexe des individus (Fink, 1975; Bateman et Mason, 1984; Tucker, 1987). Par exemple, le cartilage thyroïdien communément appelé la "pomme d'Adam", est généralement beaucoup plus développé chez l'homme que chez la femme.

Le but principal du présent travail est donc de découvrir s'il existe un dimorphisme sexuel au niveau du larynx des phoques barbus assez important pour permettre la différenciation des individus selon leur sexe sur la seule base de leurs fréquences de vocalisations. Cette information pourrait alors servir lors des recensements vocaux pour déterminer s'il y a présence d'individus des deux sexes sur les enregistrements sonores (figure 1, zone de discrimination) et donner ainsi une image plus précise de la population recensée.

Par ailleurs, les affinités phylogénétiques du phoque barbu demeurent toujours controversées. Il est considéré comme primitif parmi les phoques de l'hémisphère nord car, sous certains aspects, il ressemble plus aux phoques de l'hémisphère sud (King, 1966, 1983; Fay *et al.*, 1967; Burns et Fay, 1970; Kelly, 1988; Quakenbush, 1989).

Le second objectif de ce travail est donc de retracer les affinités phylogénétiques du phoque barbu au niveau laryngien et d'étudier l'évolution générale du système vocal des pinnipèdes en comparant l'anatomie du larynx de diverses espèces des deux hé-

misphères. Les espèces répertoriées incluent: le phoque barbu *Erignathus barbatus*, le phoque du Groenland *Phoca groenlandica*, le phoque annelé *Phoca hispida*, le phoque gris *Halichoerus grypus*, le phoque à capuchon *Cystophora cristata*, le phoque de Weddell *Leptonychotes weddelli*, le phoque de Ross *Ommatophoca rossi* et le phoque léopard *Hydrurga leptonyx*.

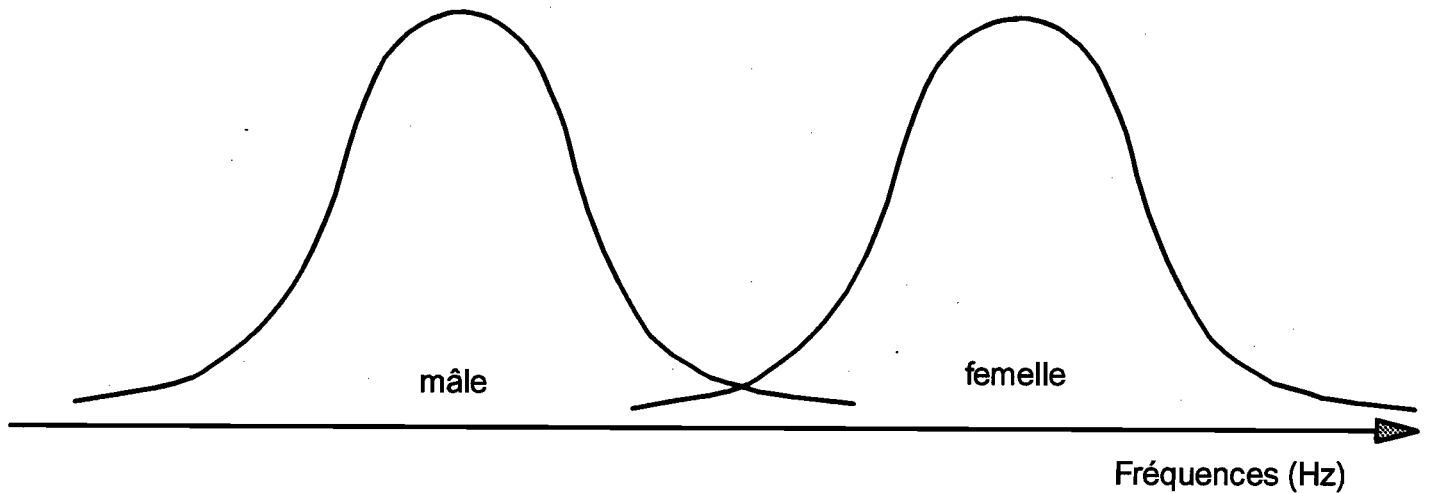
1.1 Bibliographie

- BATEMAN, H.E. ET R.M. MASON. 1984. *Applied anatomy and physiology of the speech and hearing mechanism*. Charles C. Thomas Publisher, Springfield, IL. 636 pp.
- BURNS, J.J. 1981. Bearded seal, *Erignathus barbatus* Erxleben, 1777. In *Handbook of marine mammals*, vol.2: *Seals* edited by S.H. Ridgway and R.J. Harrison. Academic Press, London. 145-170.
- BURNS J.J. ET F.H. FAY. 1970. Comparative morphology of the skull of the ribbon seal, *Histiophoca fasciata*, with remarks on systematics of Phocidae. *J. Zool. London* **161**: 363-394.
- CLEATOR, H.J. 1987. Underwater vocalizations of the Bearded seal *Erignathus barbatus*. Unpublished MSc thesis. University of Alberta, Edmonton. 92pp.
- CLEATOR, H.J., I. STIRLING ET T.G. SMITH. 1989. Underwater vocalizations of the bearded seal (*Erignathus barbatus*). *Can. J. Zool.* **67**: 1900-1910.
- FAY, F.H., V.R. RAUSCH ET E.T. FELTZ 1967. Cytogenetic comparison of some pinnipeds (Mammalia: Eutheria). *Can. J. Zool.* **45**: 773-778.
- FINK, B.R. 1975. *The human larynx. A functional study*. Raven Press, New York. 16-146.
- HALL, D.E. 1980. *Musical Acoustics*. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California. 512 pp.
- KELLY, B.P. 1988. Bearded Seal (*Erignathus barbatus*). In *Selected Marine Mammals of Alaska* edited by J.W. Lentfer. Marine Mammal Commission, Washington, D.C. 77-94.
- KING, J.E. 1966. Relationships of the hooded and elephant seals (genera *Cystophora* and *Mirounga*). *J. Zool. London* **148**: 385-398.
- KING, J.E. 1983. *Seals of the world*. Oxford University Press. 240 pp.

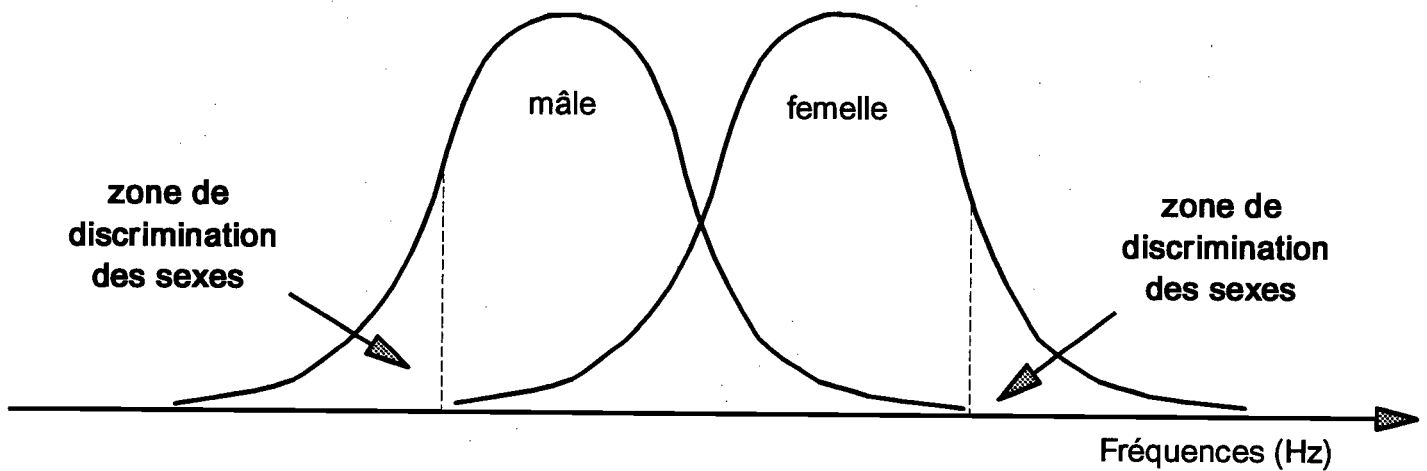
- QUAKENBUSH, L.T. 1989. Forelimb myology as evidence of the primitive status of *Erignathus barbatus*. Abstracts. 8th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals. Pacific Grove, California, Dec. 7-11, 1989.
- RAY, C., W.A. WATKINS ET J.J. BURNS. 1969. The underwater song of *Erignathus* (Bearded seal). *Zoologica* **54**: 79-83.
- RIDGWAY, S.H. 1972. Homeostasis in the aquatic environment. In *Mammals of the sea: Biology and medicine* edited by S.H. Ridgway. Charles C. Thomas, Springfield, Ill. 590-747.
- STIRLING, I., W. CALVERT ET H. CLEATOR. 1983. Underwater vocalizations as a tool for studying the distribution and relative abundance of wintering pinnipeds in the high arctic. *Arctic* **36**: 262-274.
- TUCKER, H.M. 1987. *The larynx*. Thieme Medical Publishers, Inc., New York. 1-32.

FIGURE 1: Relation entre les bandes de fréquences utilisées par les individus selon leur sexe et le dimorphisme sexuel au niveau du système vocal

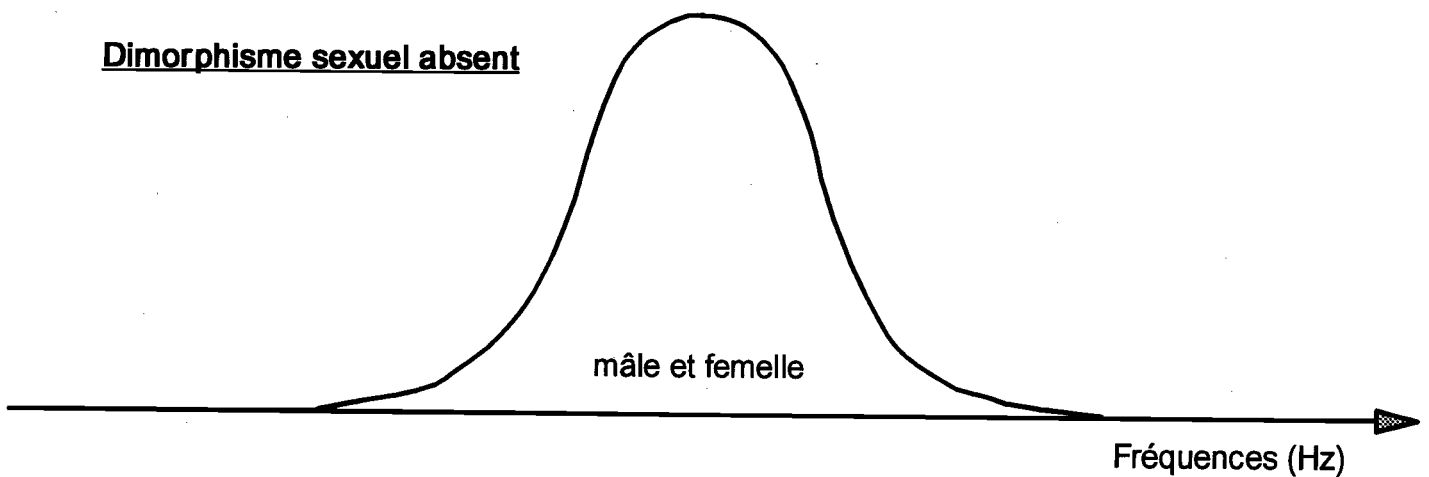
Dimorphisme sexuel très prononcé



Dimorphisme sexuel présent



Dimorphisme sexuel absent



2 Anatomie comparée du larynx du phoque barbu (*Erignathus barbatus*) et du phoque du Groenland (*Phoca groenlandica*)

2.1 Introduction

Depuis fort longtemps, les pinnipèdes sont connus pour leurs talents vocaux mais ce n'est que depuis environ 30 ans que des chercheurs se sont intéressés à l'anatomie de leur système vocal. Negus (1962) publia une étude comparative de l'évolution du larynx dans laquelle figurent quelques commentaires sur le larynx des pinnipèdes. Toutefois, la première étude majeure sur l'anatomie du larynx des pinnipèdes fut réalisée par Schneider (1962, 1963). Il décrivit le larynx du phoque commun (*Phoca vitulina*), du phoque annelé (*Phoca hispida sibirica*), du phoque gris (*Halichoerus grypus*), de l'éléphant de mer (*Mirounga angustirostris*) et du phoque à capuchon (*Cystophora cristata*).

D'autres espèces furent également étudiées telles le phoque de Weddell (*Leptonychotes weddelli*) (Piérard, 1969), le phoque de Ross (*Ommatophoca rossi*) et le phoque léopard (*Hydrurga leptonyx*) (King, 1969, 1972), ainsi que le lion de mer californien (*Zalophus californianus*) (Odend'hal, 1966).

Dans le but de compléter les connaissances actuelles sur le système vocal des pinnipèdes, la présente étude décrit l'anatomie du larynx du phoque barbu (*Erignathus barbatus*) ainsi que du phoque du Groenland (*Phoca groenlandica*).

2.2 Matériel et méthode

Collecte des données

Au printemps 1989, quarante-quatre phoques du Groenland et six phoques barbus furent capturés respectivement aux Escoumins, Québec, et à Holman sur l'île Victoria dans les Territoires du Nord Ouest. Durant l'été 1989, six autres phoques barbus furent capturés à Salluit au Nunavik. Puis, au printemps 1990, trois phoques du Groenland furent également capturés aux Iles-de-la-Madeleine, Québec. Les larynx, préalablement congelés, furent fixés dans du formol 10% puis transférés dans une solution 95% d'acide isopropylique (50%) et 5% de glycérine.

Le tableau 1 et la figure 1 décrivent les mesures anatomiques effectuées sur les larynx des 47 phoques du Groenland et des 12 phoques barbus. Le choix de ces

mesures fut basé en partie sur des travaux antérieurs réalisés sur divers pinnipèdes (Piérard, 1969; Odend'hal, 1966; Schneider, 1962; King, 1969). Toutes les mesures anatomiques furent prises sur les larynx à l'aide d'une règle à coulisse, 0,05 mm de précision. La majorité des phoques furent tués par balles au niveau de la tête et du cou ce qui entraîna l'infiltration de différentes quantités de sang dans les muscles des larynx. Chacun des muscles fut donc individuellement séché dans un four à 80°C jusqu'à ce que trois poids similaires soient enregistrés. Toutes les dissections et les mesures furent faites par la même personne pour uniformiser les données. De plus, plusieurs dissections furent réalisées préalablement sur des chiens pour maîtriser la technique de dissection et connaître l'anatomie de base du larynx pour éviter ainsi que les données soient biaisées par un développement progressif de l'habilité à disséquer.

L'âge des phoques du Groenland fut déterminé à l'aide des dents selon la méthode utilisée par Bowen *et al.* (1983). La moyenne de quatre lectures consécutives fut enregistrée. Les dents des phoques barbus ne furent malheureusement pas disponibles.

Analyse statistique des données

La normalité des variables et l'homogénéité des variances furent respectivement testées à l'aide du test de Shapiro-Wilk (procédure UNIVARIATE, PC-SAS) et du test non-paramétrique Kruskal-Wallis (procédure NPAR1WAY, PC-SAS).

Des tests de Student (procédure TTEST, PC-SAS), sur les variables de distribution normale, et de Wilcoxon (procédure NPAR1WAY, PC-SAS), sur les autres variables, furent effectués pour déterminer si la croissance maximale du larynx était atteinte au moment de la maturité sexuelle. Les phoques furent divisés en deux catégories, soit les adultes et les immatures en se basant sur la longueur des individus de chaque sexe à maturité sexuelle. Un test unilatéral fut effectué étant donné que les valeurs des différentes mesures anatomiques du larynx étaient toujours supérieures chez les adultes comparativement aux immatures. Selon la littérature, *Phoca groenlandica*, mâle ou femelle, atteint sa maturité sexuelle à une longueur moyenne de 160 cm (King, 1983). *Erignathus barbatus* atteint plutôt sa taille adulte vers la longueur de 210 cm (Kelly, 1988). Il n'y a pas de dimorphisme sexuel apparent au niveau de la taille chez *Phoca groenlandica* ni chez *Erignathus barbatus*. Dans certaines régions, cependant, les femelles *Erignathus barbatus* sont sensiblement plus longues que les mâles, mais les différences ne sont pas statistiquement significatives (Chapskii, 1938; Benjaminsen, 1973; Burns, 1981).

Le dimorphisme sexuel au niveau du larynx fut testé chez les deux espèces de phoque à l'aide de régressions sur une variable muette représentée par le sexe de

l'animal (procédure REG, PC-SAS). Le modèle général utilisé fut:

$$\text{Variable dépendante} = \beta_0 + \beta_1 BL + \beta_2 D + \beta_3 BL * D$$

où BL représente la longueur de l'animal et D , une variable muette égalant 1 pour les mâles et 0 pour les femelles. Dans cette régression, la variable dépendante est supposée être une fonction de la longueur de l'animal. L'inclusion d'une variable muette D permet de tester le dimorphisme sexuel. Spécifiquement, la variable D permet de tester le dimorphisme sexuel au niveau de la constante de la régression, c'est-à-dire, si β_2 est significatif, alors les mâles et les femelles ont une constante différente; la variable $BL * D$ permet de tester les différences dans la variable dépendante dans sa relation avec la longueur, c'est-à-dire, si β_3 est significatif, alors la variable dépendante testée varie différemment avec la longueur de l'animal pour les mâles et les femelles. Le modèle proposé équivaut à une analyse de covariance puisqu'il permet de tester les changements au niveau de la constante et de la pente. Il est donc plus puissant qu'un simple test de Student: un test de Student serait équivalent ici à poser $\beta_1 = \beta_3 = 0$ et vérifier si β_2 est significatif. Le modèle proposé permet donc d'isoler le dimorphisme sexuel en tenant compte du fait que la taille des mâles peut être différente de celle des femelles.

Le but de l'exercice est de tester la présence de dimorphisme sexuel sans réellement se préoccuper de savoir si ce dimorphisme est dû à un changement dans la constante ou dans la pente. Pour ainsi faire, un test conjoint de Fisher fut effectué sur les coefficients des deux variables muettes D et $BL * D$. Si l'hypothèse nulle ($\beta_2 = \beta_3 = 0$) est rejetée, alors ces deux coefficients ne peuvent être simultanément égaux à zéro et il y a donc présence de dimorphisme sexuel au niveau de la variable dépendante. La représentation graphique des résidus pour chaque variable indépendante fut analysée pour vérifier la linéarité et l'égalité des variances (Scherrer, 1984).

2.3 Résultats

La terminologie employée dans les descriptions anatomiques qui suivent est conforme à la *Nomina Anatomica Veterinaria* (1983).

2.3.1 Anatomie du larynx du phoque du Groenland (*Phoca groenlandica*) (Figure 2)

Description des cartilages

CARTILAGE CRICOÏDIEN

Le cartilage cricoïdien est un anneau complet de forme pyramidale à sommet caudal. L'angle formé entre les sections sagittales de la lamina et de l'arcus est très prononcé soit environ 50°. Les autres Phocidae, à l'exception de *Leptonychotes weddelli* (Piérard, 1969), possèdent plutôt des cartilages cricoïdiens de forme annulaire non évasée. La partie rostrale est fortement aplatie latéralement tandis que la partie caudale est définitivement comprimée dorso-ventralement. La crête médiane est très prononcée dans les 9/10 rostraux du cartilage. La lame est caudalement entaillée d'une échancrure médiane. La paroi du cartilage, à cet endroit, est très mince. La partie dorsale du cartilage surplombe rostralement sa partie ventrale. Le cartilage cricoïdien est aplati latéralement à sa mi-longueur et s'élargit de nouveau au niveau des facettes articulaires concaves qui répondent aux cornes caudales du cartilage thyroïdien.

L'arc du cartilage se révèle légèrement convexe en vue latérale. L'extrémité rostrale du cartilage est plutôt mince dorsalement, s'élargissant ensuite latéralement pour atteindre son maximum de chaque côté où il porte une petite facette qui reçoit l'articulation du cartilage aryténoïde correspondant. Le cartilage est fusionné, partiellement dorsalement et en totalité ventralement, avec le premier anneau de la trachée.

CARTILAGE THYROÏDIEN

Les deux lames du cartilage thyroïdien sont fusionnées donnant au cartilage une forme de fer à cheval. L'incisure thyroïdienne caudale est plus ou moins profonde et généralement très évasée. Il n'y a pas ou peu d'incisure rostrale chez la plupart des spécimens. La proéminence laryngée se prolonge ventro-caudalement par un mince voile de cartilage en forme de diamant. La partie rostrale et évasée de ce diamant soutient quelques faisceaux du muscle thyro-aryténoïdien tandis que sa partie caudale et effilée sépare les 2 muscles homologues thyro-aryténoïdien à leur point d'origine.

Chez certains adultes, il y a début de calcification sur la face externe de la proéminence laryngée. La lame du cartilage thyroïdien est plutôt large et ne rétrécit qu'au niveau de l'incisure caudale. La ligne oblique n'est pas apparente. Toutefois un proéminent tubercule servant à l'insertion des muscles crico-pharyngien, crico-thyroïdien et sterno-thyroïdien se trouve ventralement à la base de la corne caudale.

La corne rostrale, qui n'est pas fusionnée avec l'extrémité du thyro-hyoïdien, est représentée par un faible rebondissement de la lame du cartilage. Chez certains spécimens une échancrure thyroïdienne, fermée par un ligament, est présente rostralement permettant le passage du nerf laryngé crânial. Chez d'autres, l'échancrure thyroïdienne se transforme en foramen thyroïdien. La corne caudale est longue et large. Elle n'est pas très bien définie à sa base. La corne caudale se recourbe légèrement en direction ventrale suivant les contours du cartilage cricoïdien. Elle se termine par une face articulaire qui répond à la surface similaire de la lame du cartilage cricoïdien.

CARTILAGES ARYTÉNOÏDIENS

Le cartilage aryténoïdien est irrégulièrement pyramidal. La face latérale du cartilage aryténoïdien est parcourue par une crête arquée fort saillante surtout au niveau du processus musculaire. La face médiale est lisse, presque plane.

Le processus vocal est triangulaire à base très élargie. Quoique généralement hyalin et lisse chez la plupart des individus, le processus vocal est parfois terminé par une partie élastique laissant alors la base hyaline fortement dentelée. De petits filaments relient la partie élastique aux concavités de la partie hyaline. Le processus vocal est placé juste rostralement au cartilage cricoïdien. Il ne dépasse pas caudalement le processus musculaire. La courbe évasée que dessine l'angle dorsal avec le processus corniculé offre un espace lisse et spacieux pour le passage du muscle aryténoïdien transverse et du cartilage sésamoïdien qui le termine.

Le processus corniculé, relativement petit, s'érige en pointe effilée perpendiculairement à l'axe du larynx ou, parfois, légèrement recourbée caudalement. Il est avec le processus cunéiforme généralement élastique. Le processus corniculé forme souvent l'apex du cartilage aryténoïdien ou du moins s'élève dorsalement au même niveau que l'angle dorsal. Le processus cunéiforme est fusionné à l'extrémité ventrale du processus corniculé et n'est représenté que par une toute petite pointe visant ventralement. Il est beaucoup moins important que chez *Erignathus barbatus*.

L'angle dorsal est très développé et de forme plutôt carrée. Il s'oriente vers la partie rostrale de la lame du cricoïde. L'angle dorsal n'est pas fusionné avec son

homologue de l'autre côté mais y est lié très intimement par le ligament aryténoïdien transverse. La face interne de l'angle dorsal est concave caudo-médialement. Son côté caudal épouse parfaitement le contour du cartilage cricoïdien, l'extrémité de l'angle dorsal y est même parfois fusionnée. Il y a présence d'un foramen à la base de l'angle dorsal du côté du processus musculaire.

Quoique le cartilage inter-aryténoïdien n'ait jamais été décrit chez les pinnipèdes, il pourrait, chez *Phoca groenlandica*, être fusionné à l'angle dorsal. Ce type de fusion a également été proposé pour *Callorhinus ursinus* (Piérard, 1963).

CARTILAGES SÉSAMOÏDIENS

Le cartilage sésamoïdien n'est pas en contact direct avec le cartilage aryténoïdien. Il est très petit, prenant la forme d'un rectangle aux longs côtés arrondis. Contrairement à la double structure que l'on retrouve chez la plupart des phoques (Piérard, 1963), les deux homologues sont complètement fusionnés, donnant lieu à une structure simple.

ÉPIGLOTTE

Le cartilage épiglottique est très large et obstrue complètement l'entrée du larynx. Un épais coussin adipeux tapisse sa face linguale. l'apex de l'épiglotte est plus arrondi que chez *Erignathus barbatus* et est très fortement recourbé ventralement. La base se termine par un pétiole simple situé dorsalement et même dorso-caudalement au cartilage thyroïdien.

Description des muscles intrinsèques

MUSCLE CRICO-THYROÏDIEN

Chez *Phoca groenlandica* le muscle crico-thyroïdien est très volumineux. Les deux muscles pairs se côtoient intimement sur le tiers caudal du muscle. Le crico-thyroïdien est nettement divisé en deux parties, l'une externe, l'autre interne.

La portion externe est très étendue. Elle se subdivise également en deux parties superposées. La partie supérieure (pars recta) est représentée par un étroit groupement de filaments déposé en une mince couche sur une portion du plan inférieur. Les faisceaux légèrement obliques sont orientés vers l'extérieur en direction caudo-rostrale et prennent origine de part et d'autre de la crête médiane, sur la moitié supérieure du cartilage cricoïdien. Les faisceaux se terminent sur le bord rostral de la lame du cartilage thyroïdien, où ils entourent une partie infime du thyro-hyoïdien. Les deux muscles ne sont séparés que par un mince filet de fibres conjonctives.

La partie inférieure (pars obliqua) ressemble à un éventail ayant pivot sur la face latérale de la crête médiane. Les faisceaux, obliques vers l'extérieur en direction caudo-rostrale, s'étalent sur une très large portion de la face caudale et intérieure de la lame du cartilage thyroïdien. Le muscle recouvre une grande partie de la cavité glottique ainsi que toute la partie rostrale du cartilage cricoïdien. Les fibres les plus caudales de cette partie sont adjacentes et parallèles aux fibres du muscle crico-pharyngien.

La deuxième partie du muscle crico-thyroïdien, la portion interne (pars obliqua), est plus épaisse, plus massive et beaucoup plus petite que la portion externe. Elle se retrouve complètement cachée sous l'extrémité caudale du plan externe. Ses faisceaux, obliques vers l'intérieur en direction caudo-rostrale, prennent origine dans le creux de la lame du cricoïdien juste latéralement à la crête médiane du cartilage. Ils rejoignent ensuite la face intérieure de la corne du cartilage thyroïdien jusqu'à l'articulation thyro-cricoïdienne.

MUSCLE INTER-THYROÏDIEN

Ce muscle est représenté par seulement quelques faisceaux courant perpendiculairement au plan du larynx. La mince couche de muscle repose sur la membrane crico-thyroïdienne. Les portions latérales du muscle sont généralement recouvertes par le muscle crico-thyroïdien. Quoique très rarement présent chez les pinnipèdes, le muscle inter-thyroïdien a été décelé chez *Phoca hispida* (Schneider, 1962), chez *Phoca vitulina* (Furbringer, 1875) ainsi que chez *Ommatophoca rossi* (King, 1969). Dans ce dernier cas, il est décrit comme étant un puissant muscle pouvant rapprocher les tubercules thyroïdiens lorsque contracté. Il semble évident que l'inter-thyroïdien chez *Phoca groenlandica* ne représente qu'un vestige de ce muscle et, par conséquent, ne peut remplir la même fonction que chez *Ommatophoca rossi*.

MUSCLE CRICO-ARYTÉNOÏDIEN DORSAL

Le crico-aryténoïdien dorsal est plutôt mince et allongé. Les deux muscles pairs se voient étroitement sur la lamina du cricoïdien et ne divergent que dans leur huitième le plus rostral. Il n'y a pas de chevauchement entre les deux muscles pairs, ils sont séparés sur toute leur longueur par la crête médiane. Les faisceaux, obliques vers l'extérieur en direction caudo-rostrale, prennent origine tout le long de la crête médiane ainsi que sur la partie caudale du cartilage cricoïdien à la jonction de la trachée. Le crico-aryténoïdien dorsal se termine par des faisceaux tendineux convergents sur la portion caudale du processus musculaire du cartilage arytenoïdien. Le muscle crico-aryténoïdien dorsal se situe en moyenne 0,78 cm plus caudalement que le muscle crico-thyroïdien.

MUSCLE CRICO-ARYTÉNOÏDIEN LATÉRAL

Ce muscle est allongé en forme de cigare et son l'extrémité cricoïdienne est mêlée de fibres tendineuses. Les faisceaux du crico-aryténoïdien latéral partent du bord rostro-latéral du cartilage cricoïdien et longent la crête arquée du cartilage avant de s'attacher à la base et à l'aspect ventral du processus musculaire de l'aryténoïdien, latéralement et rostralement au muscle précédent. Le crico-aryténoïdien latéral est totalement séparé du muscle thyro-aryténoïdien.

MUSCLE THYRO-ARYTÉNOÏDIEN

C'est un muscle massif et allongé, ayant la majorité de ses faisceaux orientés perpendiculairement à l'axe du larynx. Le thyro-aryténoïdien se fond intimement avec la partie intérieure du cartilage thyroïdien qu'il recouvre presque sur tout son trajet. La mince couche de cartilage qui prolonge caudalement la proéminence laryngée cache l'extrémité du muscle à son origine. Le muscle est divisé en deux plans parallèles.

Les fibres musculaires du plan externe partent massivement de la fusion des laminae du thyroïdien de part et d'autre de la proéminence laryngée puis se dirigent vers le processus musculaire du cartilage aryténoïdien où elles s'insèrent rostralement au crico-aryténoïdien latéral. Le plan externe d'apparence plutôt mince possède toutefois une large surface d'insertion. Quelques fibres musculaires quittent le thyro-aryténoïdien et passent par-dessus le prolongement caudal de la proéminence laryngée du cartilage thyroïdien, pour se fusionner ensuite au muscle homologue de l'autre coté du larynx.

Le plan interne du thyro-aryténoïdien n'est pas aussi compact que les autres muscles puisque beaucoup de tissu conjonctif entoure les fibres musculaires. Cette partie du muscle prend son origine sur la membrane crico-thyroïdienne tout le long de l'axe médian recouvrant ainsi une large étendue. Le plan interne du muscle se dirige ensuite vers le cartilage aryténoïdien pour se fixer également à la membrane crico-thyroïdienne à cette hauteur. Les plans externe et interne se fusionnent tout de suite après leur point d'insertion respectif.

MUSCLE ARYTÉNOÏDIEN TRANSVERSE

L'aryténoïdien transverse est un muscle pair, court mais globuleux et massif. Il côtoie intimement le coté rostral du cartilage aryténoïdien allant de l'angle dorsal au processus musculaire. Les faisceaux, obliques vers l'intérieur en direction caudo-rostral, partent du cartilage sésamoïdien et se terminent sur la base du processus musculaire du cartilage aryténoïdien. Contrairement à plusieurs espèces de pinnipèdes,

le muscle aryténoïdien transverse n'a qu'un seul plan, tout comme chez *Erignathus barbatulus*.

Cavité du larynx

VESTIBULE

Le vestibule est très restreinte. Il représente environ le 1/7 de la longueur totale de la cavité glottique. L'entrée du larynx est bordée rostro-ventralement par l'épiglotte et dorso-caudalement par le cartilage aryténoïdien de chaque côté d'un étroit sillon. Les plis ary-épiglottiques de chaque côté du vestibule du larynx sont courts et minces laissant peu d'amplitude pour l'ouverture du larynx. Le ventricule du larynx n'est représenté que par une très faible dépression. Le pli vestibulaire est indiscernable.

GLOTTE

Le pli vocal s'étend du processus vocal du cartilage aryténoïdien jusqu'au cartilage thyroïdien où il s'unit à son homologue. La longueur moyenne du pli vocal chez l'adulte est d'environ 2,60 cm.

Les deux plis vocaux s'attachent caudalement au cartilage thyroïdien par l'intermédiaire du renflement caudal de la proéminence laryngée de ce dernier. Le pli vocal se prolonge loin caudalement par un renflement de la muqueuse donnant un aspect coussiné aux parois latérales du larynx. Ce prolongement se poursuit jusqu'au milieu de la partie infraglottique. L'angle du pli vocal par rapport à l'axe longitudinale du larynx est d'environ 30°. La fente de la glotte est en moyenne de 2,8 cm et la partie intermembraneuse est généralement plus courte que la partie intercartilagineuse de 0,6 cm en moyenne.

PARTIE INFRAGLOTTIQUE

La partie infraglottique est délimitée rostralement et caudalement par le cartilage cricoïdien. Sa forme est donc largement pyramidale étant donné l'angle prononcé entre l'arc et la lame du cartilage cricoïdien. La cavité est également très longue et renferme l'imposant prolongement caudal du pli vocal. La partie infraglottique représente environ le 2/3 de la longueur totale de la cavité glottique.

Articulations du larynx

UNION DES CARTILAGES CRICOÏDIEN ET THYROÏDIEN

Contrairement à *Erignathus barbatus* l'articulation crico-thyroïdienne est représentée par une diarthrose pourvue d'une synoviale et soutenue par une mince capsule articulaire, plus forte du côté dorsal et latéral. L'articulation permet de très amples mouvements entre ces deux pièces.

UNION INTER-ARYTÉNOÏDIENNE

Le ligament aryténoïdien transverse unit les deux angles dorsaux au niveau de leur face dorsale. Quelquefois le ligament est également présent au niveau du cricoïdien mais généralement l'angle dorsal est fusionné au cartilage cricoïdien. Il n'y a pas de cartilage inter-aryténoïdien caché dans le ligament mais il pourrait être fusionné entre l'angle dorsal et le cartilage cricoïdien.

UNION DES CARTILAGES ARYTÉNOÏDIEN ET CRICOÏDIEN

L'articulation crico-aryténoïdienne est très souple et est semblable à son homologue chez *Erignathus barbatus*. Elle constitue, en effet, une diarthrose soutenue par une capsule articulaire et par un ligament crico-aryténoïdien dorsal. Toutefois, l'union crico-aryténoïdienne au niveau de l'angle dorsal limite l'amplitude des mouvements du cartilage aryténoïdien étant donné le peu de flexibilité retrouvé à cet endroit. L'angle dorsal est, en effet, souvent soudé au bord rostral du cartilage cricoïdien ou très intimement lié chez d'autres individus.

UNION DES CARTILAGES ARYTÉNOÏDIEN ET THYROÏDIEN

L'union entre le prolongement caudal du cartilage thyroïdien et le processus vocal du cartilage aryténoïdien se fait indirectement par les plis vocaux.

UNION DE L'ÉPIGLOTTE AU CARTILAGE THYROÏDIEN

L'épiglotte est fixée non pas directement au cartilage thyroïdien mais plutôt au renflement caudal de la proéminence laryngée.

UNION DU CARTILAGE THYROÏDIEN À L'OS HYOÏDIEN

Étant donné l'absence de la corne rostrale du cartilage thyroïdien proprement dite chez *Phoca groenlandica*, l'union thyro-hyoïdienne se fait de façon indirecte. Cette union permet une ampleur de mouvements considérable. Une épaisse membrane thyro-hyoïdienne, très élastique, relie la concavité de l'arc formé par le corps et les grandes cornes de l'os hyoïdien au bord rostral du cartilage thyroïdien jusqu'à l'articulation crico-thyroïdienne. Contrairement à *Erignathus barbatus* l'appareil hyoïdien se positionne non pas ventralement au cartilage thyroïdien mais plutôt rostralement, augmentant ainsi la liberté de mouvements du larynx et de l'appareil hyoïdien.

UNION DU CARTILAGE CRICOÏDIEN À LA TRACHÉE

L'union est assurée, outre la continuité de la muqueuse interne, par une fusion entre le cartilage cricoïdien et le premier anneau de la trachée. L'union est partielle dorsalement et totale ventralement.

2.3.2 Anatomie du larynx du phoque barbu (*Erignathus barbatus*) (Figure 3)

Description des cartilages

CARTILAGE CRICOÏDIEN

Comme chez la majorité des phocidae, le cartilage cricoïdien est de forme plutôt tubulaire (Piérard, 1963), se rétrécissant toutefois légèrement caudalement. L'angle formé entre les sections sagittales de la lamina et de l'arcus est cependant si faible qu'il rend les sections quasi-parallèles. La partie dorsale du cartilage est beaucoup plus longue rostro-caudalement que la partie ventrale. De plus, le bord caudal de la lamina dépasse caudalement celui de l'arcus d'environ 1,3 cm. Le cartilage cricoïdien est fusionné, partiellement ventralement et presque totalement dorsalement, avec les trois premiers anneaux de la trachée. Un foramen est situé centralement sur la partie ventrale du cartilage au niveau de la jonction du cartilage et du premier anneau de la trachée. Ce foramen est totalement obstrué par la muqueuse qui tapisse la surface interne de la trachée et du cartilage cricoïdien.

La crête médiane est peu prononcée, la lame du cartilage étant presque parfaitement convexe, sans surfaces excavées. Les saillies concaves répondant à la corne caudale du cartilage thyroïdien de chaque côté de l'arc sont larges et profondes. L'arc en sa partie ventrale est très étroit rostro-caudalement, soit environ 1 cm. Il est bordé rostralement par une petite échancrure crâniale et caudalement par le foramen créé

par la fusion du cartilage cricoïdien et de la trachée.

CARTILAGE THYROÏDIEN

Les deux lames du cartilage thyroïdien sont reliées par une proéminence laryngée large et imposante coupée rostralement et caudalement par des incisures. L'incisure rostrale est plutôt discrète tandis que l'incisure caudale est très développée laissant apparaître une échancrure profonde aux extrémités presque contiguës. La partie centrale de la proéminence laryngée en forme de cercle semble s'ossifier chez certains individus. La lame du cartilage thyroïdien est large et ne se rétrécit qu'au niveau de l'échancrure thyroïdienne. La lame du cartilage s'amincit en direction caudo-rostrale pour ne devenir qu'un mince tranchant. La protubérance où s'attachent les différents muscles crico-thyroïdien, etc. est beaucoup moins imposante que chez *Phoca groenlandica*.

La corne rostrale est bien développée. Sa base est large et sa pointe est liée de façon directe à l'extrémité du thyro-hyoïdien, tout comme chez *Leptonychotes weddelli* (Piérard, 1969) et *Hydrurga leptonyx* (King, 1972). Elle délimite par son côté rostral une fissure thyroïdienne particulièrement profonde, bordée par un réseau fibreux, qui laisse passer le nerf laryngé crânial.

La corne caudale est également large à sa base mais, plus courte que la corne rostrale. Elle se termine par la facette articulaire qui fixe le cartilage thyroïdien au cartilage cricoïdien.

CARTILAGES ARYTÉNOÏDIENS

Le cartilage aryténoïdien est intimement associé au bord rostral du cartilage cricoïdien. Sa forme rappelle vaguement un losange. Sa face médiale est plutôt plane et lisse. La crête arquée qui parcourt son côté latéral est prononcée mais se termine par un processus musculaire moins imposant que chez *Phoca groenlandica*.

L'angle dorsal fléchit médialement vers la lame du cartilage cricoïdien. Il représente l'apex du cartilage aryténoïdien. L'espace creusé entre l'angle dorsal et le processus corniculé est très restreint pour l'insertion du cartilage sésamoïdien. Il n'y a pas de foramen à la base de l'angle dorsal contrairement au *Phoca groenlandica*.

Le processus corniculé se dresse perpendiculairement à l'axe du larynx. Il est court, trapu à sa base et ne dépasse pas dorsalement l'angle dorsal. Le cartilage corniculé est, du moins chez l'adulte, en grande partie hyalin.

Le processus cunéiforme est, par contre, assez développé. Il se trouve au sommet

rostral du losange. Totalement élastique, il se divise en deux pointes: l'une se projète rostralement, l'autre, plus petite, se dirige ventralement. Cette flèche semi-fourchue est unie et fixée au reste du cartilage par une base large et solide. La partie rostrale du processus cunéiforme se retrouse fermement vers l'extérieur, fuyant la cavité glottique. Un fort ligament cunéothyroïdien vient s'attacher à sa pointe ventrale.

Le processus vocal est plutôt carré. Ses arêtes sont lisses et non dentelées comme chez *Phoca groenlandica*.

CARTILAGES SÉSAMOÏDIENS

Les cartilages sésamoïdiens sont en forme de gouttelettes. La structure paire est reliée par un fin ligament en sa partie globuleuse. Épousant intimement le pourtour des angles dorsaux des cartilages aryténoïdiens, les cartilages sésamoïdiens sont en forme de fer à cheval évasé. Les deux cartilages sésamoïdiens sont asymétriques, le droit étant légèrement plus gros que le gauche.

ÉPIGLOTTE

Le cartilage épiglottique est représenté par une structure large et élastique, terminée par un apex pointu. La face linguale de l'épiglotte est intimement liée à un large coussin adipeux. La base du cartilage, située juste dorsalement au cartilage thyroïdien, est large et terminée par deux petits pétioles symétriques à équidistance du centre. La forme de l'épiglotte permet une occlusion très hermétique avec les cartilages aryténoïdiens adjacents.

Description des muscles intrinsèques

MUSCLE CRICO-THYROÏDIEN

Le crico-thyroïdien est un muscle court et massif. Il est plutôt mince ventralement en s'élargissant progressivement latéralement. Les deux muscles pairs se côtoient étroitement à la crête médiane du cartilage cricoïdien (il y a même parfois enchevêtrement dans la partie la plus caudale) et ne divergent que dans leur septième le plus rostral.

Le crico-thyroïdien est divisé en deux plans superposés. Les faisceaux du plan externe se dirigent légèrement vers l'extérieur en direction caudo-rostrale (pars recta). Le muscle prend origine tout le long de l'arc du cartilage cricoïdien rostralement à la trachée et se termine sur le bord caudal et intérieur de la lame du cartilage thyroïdien. À l'intérieur du muscle s'insèrent de nombreuses fibres tendineuses. Contrairement à *Phoca groenlandica*, il n'y a pas dans le plan externe de pars obliqua.

Le plan interne est beaucoup plus petit et totalement recouvert par le plan ex-

terne. Il se moule au fond de la convexité latérale du cartilage cricoïdien et rejoint le cartilage thyroïdien au niveau de l'aspect interne de la corne caudale. Ses faisceaux sont perpendiculaires au plan du larynx (pars obliqua).

Le muscle crico-thyroïdien recouvre quelquefois une partie de la base du muscle crico-pharyngien. Il n'y a cependant aucune fusion des fibres seulement un chevauchement. Le crico-thyroïdien est beaucoup moins long rostro-caudalement que le crico-aryténoïdien dorsal. Il se termine, en effet, à la mi-hauteur du muscle crico-aryténoïdien.

MUSCLE CRICO-ARYTÉNOÏDIEN DORSAL

Le crico-aryténoïdien dorsal est mince et allongé. Ses faisceaux sont obliques vers l'extérieur en direction caudo-rostrale dessinant avec son homologue un V sur la face dorsale de l'organe. Les deux muscles pairs voisinent sur les 2/3 caudaux de la lamina cricoïdienne n'étant séparés que par la crête médiane de la lame du cricoïdien.

Le crico-aryténoïdien dorsal prend origine sur la large surface excavée qui s'étend tout le long de la crête médiane de la lame du cartilage cricoïdien ainsi que sur le bord caudal du cartilage cricoïdien à la limite de la trachée. Il se termine par des faisceaux tendineux convergents tout autour du processus musculaire du cartilage aryténoïdien.

Quelques fibres du crico-aryténoïdien dorsal poursuivent leur chemin du côté latéral du cartilage aryténoïdien pour se fusionner au thyro-aryténoïdien comme chez *Callorhinus ursinus* (Piérard, 1963). Le muscle crico-aryténoïdien dorsal descend caudalement beaucoup plus bas que le muscle crico-thyroïdien.

MUSCLE CRICO-ARYTÉNOÏDIEN LATÉRAL

Beaucoup plus petit que chez *Phoca groenlandica*, ce muscle est caché par la lame du cartilage thyroïde et par le muscle crico-thyroïdien.

Ses faisceaux partent du bord rostral de l'arc cricoïdien. Le point d'origine du crico-aryténoïdien latéral est très large couvrant jusqu'aux 7/8 du rebord de la crête arquée de l'arc du cricoïde. Le muscle se fixe ensuite sur la base et sur la partie latérale du processus musculaire de l'aryténoïdien, rostro-latéralement et plus en profondeur que le muscle précédent. À son point d'insertion le crico-aryténoïdien latéral est recouvert en partie par le thyro-aryténoïdien ainsi que par le crico-aryténoïdien dorsal. De plus, le crico-aryténoïdien latéral est intimement lié au thyro-aryténoïdien sur presque toute sa longueur, surtout dans la partie dorsale du crico-aryténoïdien latéral.

MUSCLE THYRO-ARYTÉNOÏDIEN

Le muscle thyro-aryténoïdien est complètement caché sous la lame du cartilage thyroïdien. Le muscle, plutôt tubulaire, est formé de faisceaux orientés presque perpendiculairement à l'axe du larynx. Le thyro-aryténoïdien n'est pas aussi compact que les autres muscles puisque beaucoup de tissu conjonctif entoure les fibres musculaires.

Le muscle est séparé en deux plans superposés aux fibres parallèles. Les faisceaux musculaires du plan externe prennent origine à la fusion des laminae du thyroïdien de part et d'autre de la proéminence laryngée et autour du renflement du cartilage corniculé. Le muscle se dirige ensuite vers la partie latérale du processus musculaire du cartilage aryténoïdien. Quelques fibres musculaires du plan externe sont fusionnées à l'aryténoïdien transverse tandis que d'autres se dirigent vers le crico-aryténoïdien dorsal.

Le plan interne, plus court que le précédent, s'étale cependant beaucoup plus en profondeur. Ses fibres partent de la membrane crico-thyroïdienne sous la proéminence laryngée. Les faisceaux se fixent par la suite à la membrane crico-thyroïdienne rostralement au crico-aryténoïdien latéral et sur la partie profonde du processus musculaire. Le plan interne est fusionné en grande partie au plan externe sauf au niveau de l'insertion sur le cartilage aryténoïdien.

MUSCLE ARYTÉNOÏDIEN TRANSVERSE

Le muscle aryténoïdien transverse est très petit, globuleux et n'a qu'un seul plan. Il s'étale rostralement à la lame du cartilage cricoïdien. Les fibres musculaires prennent origine sur le cartilage sésamoïdien et se terminent sur la base du processus musculaire. Les faisceaux sont obliques vers l'intérieur en direction caudo-rostrale. Le muscle aryténoïdien transverse s'enchevêtre légèrement rostro-latéralement avec le plan interne du thyro-aryténoïdien.

Cavité du larynx

VESTIBULE

Le vestibule est encore plus restreint chez *Erignathus barbatus* que chez *Phoca groenlandica*. Il constitue environ le 1/9 de la longueur totale de la cavité glottique. Le vestibule est bordé rostro-ventralement par l'épiglotte et dorso-caudalement par le cartilage aryténoïdien. Le ventricule du larynx est soit complètement absent ou représenté par une très faible dépression. Le pli vestibulaire est donc absent. Le pli aryépiglottique est, par ailleurs, très court et soutenu, très légèrement, par la pointe rostrale du cartilage cunéiforme.

GLOTTE

Le pli vocal s'attache d'une part à la partie interne du cartilage thyroïdien au niveau de la proéminence laryngée et d'autre part au processus vocal du cartilage aryténoïdien.

Contrairement à *Phoca groenlandica*, l'attache du pli vocal au cartilage thyroïdien se fait d'une façon presque directe comme chez la plupart des mammifères (Barone, 1976). Latéralement, le pli vocal est soutenu par le thyro-aryténoïdien. La longueur moyenne du pli vocal est, chez l'adulte, d'environ 1,6 cm et son angle de 60°. La fente de la glotte (*Rima glottidis*) est étroite et très courte caudo-rostralement. La partie intermembraneuse de la fente est plus courte que la partie intercartilagineuse dans une proportion d'environ 1:2.

PARTIE INFRAGLOTTIQUE

La limite rostrale de la partie infraglottique se situe caudalement au cartilage cricoïdien contrairement à *Phoca groenlandica*. La partie infraglottique est très longue soit plus du 3/4 de la longueur totale de la cavité glottique et a une forme cylindrique à diamètre presque constant jusqu'à la trachée. Les parois de la partie infraglottique sont recouvertes d'une muqueuse lisse. Il n'y a pas de prolongement du pli vocal comme chez *Phoca groenlandica*.

Articulations du larynx

UNION DES CARTILAGES CRICOÏDIEN ET THYROÏDIEN

L'articulation crico-thyroïdienne est représentée par une syndesmose, comme chez le boeuf (Barone, 1976), qui unit l'extrémité de la corne caudale du cartilage thyroïdien à la facette correspondante de la lame du cartilage cricoïdien. Beaucoup moins flexible que chez *Phoca groenlandica*, l'union des deux cartilages est très ferme et ne permet que peu de mouvement.

UNION INTER-ARYTÉNOÏDIENNE

Chez *Erignathus barbatus* il y a un ligament aryténoïdien transverse entre les angles dorsaux au niveau de leur face dorsale, ainsi qu'au niveau du cartilage cricoïdien où l'union est très intime ne permettant que peu de mouvement. Il n'y a pas de cartilage inter-aryténoïdien.

UNION DES CARTILAGES ARYTÉNOÏDIEN ET CRICOÏDIEN

L'articulation crico-aryténoïdienne est par contre très mobile quoique limitée par le peu de flexibilité au niveau de l'angle dorsal. Elle constitue une diarthrose soutenue par une capsule articulaire et par un ligament crico-aryténoïdien dorsal qui va du

bord rostral de la lame du cartilage cricoïdien à la partie dorso-médiale de la base du cartilage aryténoïdien.

UNION DES CARTILAGES ARYTÉNOÏDIEN ET THYROÏDIEN

L'union se fait d'une façon indirecte par les plis vocaux et par le ligament cunéo-thyroïdien.

UNION DE L'ÉPIGLOTTE AU CARTILAGE THYROÏDIEN

La base de l'épiglotte est fixée directement au bord rostral du cartilage thyroïdien par un ligament thyro-épiglottique.

UNION DU CARTILAGE THYROÏDIEN À L'OS HYOÏDIEN

L'articulation thyro-hyoïdienne est très peu mobile. Elle est représentée par une syndesmose unissant, à l'aide du ligament thyro-hyoïdien latéral, l'extrémité de la grande corne de l'hyoïde à la corne rostrale de la lame correspondante du cartilage cricoïdien. L'appareil hyoïdien est directement placé ventralement au cartilage thyroïdien et y est uni par une très courte membrane thyro-hyoïdienne.

UNION DU CARTILAGE CRICOÏDIEN À LA TRACHÉE

Le cricoïdien est fusionné aux trois premiers anneaux de la trachée. Le premier anneau est fusionné en totalité sauf pour un petit foramen sur la partie ventrale tandis que les deux anneaux subséquents ne sont liés que dans leur portion dorsale. Il y a, de plus, continuité de la muqueuse interne.

2.3.3 Développement du larynx

Toutes les variables anatomiques du larynx furent analysées en fonction de la longueur standard du corps des animaux (BL) pour évaluer approximativement la courbe de croissance du larynx. Les mesures anatomiques furent également comparées à l'âge des phoques dans le cas de *Phoca groenlandica*. Les figures 4 et 5 représentent quatre variables importantes au niveau de la vocalisation. La longueur du larynx (L4), la longueur de la cavité buccale (L8) et la longueur des plis vocaux (PVOCLN) influencent la fréquence d'émission des sons, tandis que le poids total des muscles intrinsèques (PTOMUSC) détermine le degré de mobilité des différents cartilages du larynx. Seule la longueur de l'animal (BL) fut utilisée pour les analyses subséquentes afin d'uniformiser les résultats avec ceux obtenus pour *Erignathus barbatus*.

Chez *Phoca groenlandica*, seule la longueur de la portion membraneuse de l'es-

pace glottique (GLOTMEMB) s'avéra significativement différente entre les phoques adultes et les immatures ($t=2,34$; $p=0,047$). Le développement du larynx semble donc complété dès l'âge de 3 ans ou dès que le corps de l'animal atteint une longueur de 153 cm. En fait, l'échantillon de *Phoca groenlandica* se composait principalement d'adultes ($N=38$) soit 81% des spécimens. Les phoques plus petits que 160 cm sont donc probablement soit de petits adultes ou des immatures ayant presque atteint la grandeur adulte ($153 \text{ cm} \leq BL_{\text{immature}} < 160 \text{ cm}$ et $160 \text{ cm} \leq BL_{\text{adulte}} \leq 180 \text{ cm}$).

Par contre, l'échantillon d'*Erignathus barbatus* s'étend sur un éventail de tailles beaucoup plus large. La longueur du corps des immatures ($N=6$) varie entre 156 cm et 191 cm tandis que BL chez les adultes ($N=6$) va de 212 cm à 241 cm. Certaines variables se révélèrent significativement différentes entre les adultes et les immatures (tableau 2), dévoilant ainsi un développement plus tardif de ces variables comparativement aux autres caractères étudiés.

Par des régressions sur divers seuils de la longueur du corps, on a tenté d'estimer le point de cassure de la courbe de croissance de ces variables, i.e., d'approximer la longueur du corps à laquelle ces caractères ont vraisemblablement complété leur développement. Les seuils testés furent 210 cm (la taille de la maturité sexuelle), 185 cm et 175 cm (tableau 3). Cette méthode donne une approximation linéaire (avec un bris) de la courbe de croissance des variables concernées. Il existe des méthodes d'estimation non-linéaire d'une telle courbe, mais ces méthodes ne sont pas très efficaces avec un faible nombre d'observations. Parmi ces trois régressions, celle exhibant le coefficient R^2 le plus élevé fut retenue. Ce critère donne la meilleure approximation du stade de maturité, et ce, même si parfois les différences ne sont pas très importantes entre les diverses régressions. Selon ce critère, plus de 46% des variables à développement tardif (tableau 3) ont atteint leur taille maximale à 185 cm. Les variables L7, CRARDOTO, CRITHYTO, CARLATO, CC4, CT1, CT3 demeurent à un stade immature à 185 cm.

Par ailleurs, le tableau 4 montre que les poids relatifs des muscles sont sensiblement les mêmes à l'âge adulte et au stade de fœtus. Ce résultat signifie que le développement de chacun des muscles intrinsèques du larynx par rapport aux autres est constant tout au long de la vie de l'animal.

2.3.4 Dimorphisme sexuel

Seuls les phoques possédant un larynx de taille adulte furent utilisés pour les analyses comparant les sexes. Chez les deux espèces, la longueur standard (BL) ne diffère pas significativement selon le sexe (pour *Phoca groenlandica* $t=0.95$ avec $N_{\text{mâle}}=20$, $N_{\text{femelle}}=23$ et $p=0.35$; pour *Erignathus barbatus* $t=0.54$ avec $N_{\text{mâle}}=5$, $N_{\text{femelle}}=4$ et $p=0.61$). Par contre, selon un test de Fisher (tableau 5), 33 des 47 variables, soit 70% des structures analysées chez *Phoca groenlandica*, sont significativement plus développées chez les mâles que chez les femelles, et ce, même en tenant compte de la taille de chaque individu. Le larynx de *Phoca groenlandica* est donc, pour deux individus de même taille, plus développé chez le mâle que chez la femelle. Toutefois, les proportions de chacun des muscles demeurent constantes malgré le sexe de l'animal (tableau 4).

Chez *Erignathus barbatus*, il ne semble pas y avoir de dimorphisme sexuel au niveau du larynx sauf pour deux variables, soit CT4 et CA3 (tableau 6). Il n'y a pas non plus de différence significative entre le mâle et la femelle dans la répartition de la masse musculaire du larynx (tableau 4). Même si ces résultats ne peuvent prouver la similarité des larynx des deux sexes étant donné le nombre restreint d'observations, ils peuvent toutefois servir d'indicatifs.

2.4 Discussion

Les larynx d'*Erignathus barbatus* et de *Phoca groenlandica* sont considérablement différents tant dans leur forme que dans leur musculature. Chez *Phoca groenlandica*, l'angle prononcé entre la lamina et l'arcus du cartilage cricoïdien permet d'obtenir un espace infraglottique beaucoup plus spacieux que chez *Erignathus barbatus* où la forme tubulaire du cartilage cricoïdien présente plutôt l'espace infraglottique comme une continuité de la trachée. Les pinnipèdes, en général, semblent avoir un cartilage cricoïdien plutôt long et cylindrique (Piérard, 1963) comme *Erignathus barbatus*.

La forme, très particulière, du cartilage thyroïdien chez *Phoca groenlandica* ainsi que le type d'union entre ses cartilages thyroïdien et cricoïdien permettent une plus grande latitude de mouvements que chez *Erignathus barbatus*. En effet, la membrane reliant l'appareil hyoïdien au cartilage thyroïdien au niveau de sa très restreinte corne rostrale ainsi que la position plutôt caudale du larynx par rapport à l'appareil hyoïdien suggèrent une mobilité et une indépendance accrue du larynx vis-à-vis l'appareil hyoïdien. De plus, le fait que l'articulation entre les cartilages cricoïdien et thyroïdien

ne soit pas représentée par une syndesmose comme chez *Erignathus barbatus* permet au cartilage thyroïdien de glisser facilement sur le cartilage cricoïdien. Chez la plupart des pinnipèdes, cette articulation est plutôt représentée par une articulation pourvue d'une synoviale (Piérard, 1963) comme chez *Phoca groenlandica*. Il semble également que même si la corne rostrale soit généralement peu développée chez les phocidae (Piérard, 1963), seul *Phoca groenlandica* montre une absence presque totale de cette structure.

La grande mobilité des cartilages cricoïdien et thyroïdien l'un par rapport à l'autre chez *Phoca groenlandica* se répercute apparemment au niveau de la configuration musculaire du larynx. En effet, la plus grande différence au niveau de la force musculaire des muscles intrinsèques des larynx, des deux espèces de phoque en présence, se situe au niveau du muscle crico-thyroïdien (tableau 4). Seulement 37% de la masse musculaire totale du larynx y a été alloué chez *Phoca groenlandica* comparativement à 47% chez *Erignathus barbatus*. Une force musculaire moins importante semble donc nécessaire à *Phoca groenlandica* pour basculer son cartilage thyroïdien sur le cartilage cricoïdien et par conséquent pour ouvrir sa glotte, tandis qu'*Erignathus barbatus* pour la même action requiert beaucoup plus d'énergie étant donné la rigidité et l'encastrement de son larynx dans l'appareil hyoïdien.

Les différences entre les larynx des deux espèces sont également présentes au niveau du pli vocal qui est beaucoup plus imposant chez *Phoca groenlandica* que chez *Erignathus barbatus*. Il est cependant difficile de préciser la fonction exacte du prolongement caudal du pli vocal que l'on retrouve seulement chez *Phoca groenlandica*. L'angle du pli vocal varie considérablement chez les pinnipèdes comme on peut le constater au tableau 7.

À l'exception de *Phoca vitulina* (Schneider, 1962), d'*Hydrurga leptonyx* et d'*Ommatophoca rossi* (King, 1972), toutes les espèces de phoques possèdent un cartilage cunéiforme bien défini (Schneider, 1962; Piérard, 1968). *Phoca groenlandica* semble être également une exception puisque son cartilage cunéiforme n'est, à proprement parler, qu'un renflement à la base du cartilage corniculé. Selon Piérard (1968), le cartilage aryénoïdien des phocidae est caractérisé par un angle dorsal plutôt réduit ou même absent. L'on retrouve, cependant, chez *Phoca groenlandica* ainsi que chez *Erignathus barbatus*, des angles dorsaux particulièrement bien développés.

Il existe, chez quelques espèces de pinnipèdes comme *Odobenus rosmarus* et *Phoca fasciata* des poches pharyngiennes pouvant servir à amplifier les sons (Sebeok, 1977). Schevill *et al.* (1966) ont suggéré la présence d'une telle structure chez *Erignathus*

barbatus ainsi que chez *Phoca hispida*. Selon nos observations, ni *Erignathus barbatus*, ni *Phoca groenlandica*, et ni *Phoca hispida* ne possèdent de poche pharyngienne ni aucun autre sac d'air secondaire relié au système respiratoire.

Erignathus barbatus et *Phoca groenlandica* sont particulièrement vocaux durant la période de reproduction. Le long cri à fréquences modulées émis généralement par *Erignathus barbatus* est connu des Inuit depuis des temps immémoriaux et a été reporté scientifiquement par de nombreux chercheurs (Freuchen, 1935; Dubrovskii, 1937; Chapskii, 1938; Poulter, 1966; Ray *et al.*, 1969; Burns, 1981; Stirling *et al.*, 1983; Cleator, 1987). Dubrovskii (1933) fut le premier à décrire ce qu'il appella le "chant nuptial" d'*Erignathus barbatus* puisqu'il n'est entendu que pendant la période de reproduction. Ray *et al.* (1969), suggérèrent que ce chant était émis, seulement par les mâles, pour signifier soit leur condition sexuelle et/ou établir leur territoire. Burns (1981) croit cependant que les femelles chantent également dans certaines régions. Le chant est habituellement accompagné par une nage rituelle où le phoque plonge doucement en spirale en exhalant une longue traînée de bulles d'air puis il refait surface à l'endroit même du départ (Riedman, 1990).

Une étude beaucoup plus poussée du répertoire vocal d'*Erignathus barbatus* fut réalisée par Cleator (1987). Deux catégories de sons furent identifiés soit les trilles (trills) et les râles (moans). Les trilles furent subséquemment divisées en six différents types de cris selon la séquence ascendantes ou descendantes des fréquences et l'agencement temporel des séquences. La durée des vocalisations varie entre 0,2 sec. et 176 sec., et les fréquences produites vont de 130 Hz à 10 500 Hz, et ce à l'intérieur d'une même séquence de sons. *Erignathus barbatus* semble donc capable morpho-physiologiquement d'émettre au moins deux catégories de sons soit son "chant" (ou trille), produit soit par séquences intermittantes ou de façon continue, et son râle.

Phoca groenlandica, quant à lui, semble capable de produire une plus grande variété de sons. Møhl *et al.* (1975) ont répertorié seize différentes catégories de vocalisation qu'il décrit comme suit: "sine wave, whistle, morse call, trills, gull's cry, chirps, warbles, dove cooing, frequency shift keying, distressed blackbird, passerine call, tjok sound, squeak, grunt, knocking sounds, clicks". Watkins et Schevill (1979) ont identifié un dix-septième type de sons. La majorité des sons enregistrés sous l'eau n'ont pu être attribuée à un sexe en particulier. Cependant, les deux sexes ont été vus émettant des cris de détresse à l'extérieur de l'eau (Ronald et Healey, 1981). *Phoca groenlandica* vocalise principalement et presque exclusivement durant la période de reproduction (Møhl *et al.*, 1975). Les fréquences qu'il produit varie de 1000 Hz à 10

000 Hz (Møhl *et al.*, 1975; Watkins et Schevill, 1979) et la durée des sons peut aller de 0,1 sec. à plus d'une seconde (Watkins et Schevill, 1979).

Piérard (1969) proposa comme site d'origine des vocalisations de *Leptonychotes weddelli* la jonction membraneuse entre le cartilage cricoïdien et la trachée. Quoique la jonction crico-trachéale soit beaucoup moins flexible chez *Hydrurga leptonyx* que chez *Leptonychotes*, King (1972) suggéra également cette région comme source potentielle de vibrations sonores. Chez *Erignathus barbatus* ainsi que chez *Phoca groenlandica*, le cartilage cricoïdien est littéralement soudé à la trachée ce qui rend tout mouvement ou vibration à cet endroit impossible.

Des expériences de triangulation effectuées sur *Zalophus californianus* suggérèrent les plis vocaux comme lieu d'origine de certains sons émis par l'animal (Poulter, 1965). La structure et l'angle des plis vocaux d'*Erignathus barbatus* et de *Phoca groenlandica* (tableau 7) pourraient vraisemblablement permettre la production de pulsations sonores. De plus, la répartition de la masse musculaire des larynx des deux espèces (tableau 4) pourrait appuyer cette thèse. En effet, l'on a mentionné précédemment qu'*Erignathus barbatus* produit deux types de sons tandis que *Phoca groenlandica* semble en émettre plus de quinze. Par ailleurs, le principal tenseur du pli vocal, le muscle crico-aryténoïdien dorsal ainsi que le crico-thyroïdien, sont plus développés chez *Erignathus barbatus* tandis que les autres muscles intrinsèques, plus d'appoint au niveau de leur action sur le pli vocal, sont plus forts chez *Phoca groenlandica* (tableau 4). La distribution de la masse musculaire autour des plis vocaux pourrait expliquer la différence entre un répertoire peu varié comme chez *Erignathus barbatus* et une gamme élevée de sons comme chez *Phoca groenlandica* où les muscles secondaires seraient mis à contribution pour apporter plus de finesse et de latitude au répertoire. Les sons d'*Erignathus barbatus* pourraient donc être produits au niveau de la glotte par un mouvement simple des plis vocaux ne requérant pas l'action des muscles secondaires, et le déplacement caudo-rostral du larynx dans la gorge de l'animal pourrait faire varier les fréquences des sons en allongeant ou diminuant la longueur de la cavité bucco-pharyngée.

L'absence de dimorphisme sexuel au niveau de la taille (BL) chez *Phoca groenlandica* et chez *Erignathus barbatus* est conforme à la littérature (King, 1983). Par ailleurs, en ce qui a trait au dimorphisme sexuel au niveau du larynx chez les pinnipèdes, il n'a été constaté morphologiquement que chez *Callorhinus ursinus* (Piérard, 1966). Un fort dimorphisme sexuel quant à la taille des individus existe également chez cette espèce. Il en est de même chez l'espèce humaine où l'on peut constater

cependant que la différence entre les larynx des deux sexes n'est pas seulement affecté par la taille mais renferme aussi des différences structurelles importantes telles que la forme de la cavité glottique et l'épaisseur des plis vocaux (Tucker, 1987; Fink, 1975; Bateman, 1984). Barone (1976) rapporta que les différences laryngiennes entre les sexes étaient également nulles chez les mammifères domestiques.

Les femelles *Zalophus californianus*, *Callorhinus ursinus*, *Eumetopias jubatus* ainsi que *Mirounga angustirostris* sont connues pour vocaliser à des fréquences plus élevées que les mâles (Ridgway, 1972) supposant, par ce fait, la présence d'un larynx et d'une cavité buccale (L8) plus petits. Toutes ces espèces sont également connues comme étant hautement dimorphiques au niveau de la taille des individus, le mâle étant considérablement plus imposant que la femelle.

Phoca groenlandica semble donc être le premier mammifère, étudié à ce jour, à révéler un dimorphisme sexuel au niveau du larynx sans qu'il n'existe de différences significatives au niveau de la taille des individus. Les différences laryngiennes qui sont particulièrement évidentes au niveau de la masse musculaire et du pli vocal pourraient se répercuter également par des différences au niveau de la production des sons. Nos résultats indiquent donc que les mâles qui possèdent un appareil vocal plus développé que les femelles devraient théoriquement vocaliser sur des fréquences plus basses que les femelles.

Quant à *Erignathus barbatus*, il est difficile de conclure de façon définitive étant donné le peu d'observations disponibles. Toutefois, nos résultats suggèrent l'absence de dimorphisme sexuel au niveau des larynx ce qui indiquerait que les individus des deux sexes vocalisent sensiblement aux mêmes fréquences. Même si les résultats n'ont pas de valeur probante, ils ont néanmoins une forte valeur indicative vu la grande stabilité des structures anatomiques.

2.5 Bibliographie

- BARONE, R. 1976. *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. Laboratoire d'anatomie. École nationale vétérinaire, Lyon. 653-773.
- BATEMAN, H.E. ET R.M. MASON. 1984. *Applied anatomy and physiology of the speech and hearing mechanism*. Charles C. Thomas Publisher, Springfield, IL. 636 pp.
- BENJAMINSEN, T. 1973. Age determination and the growth and age distribution from cementum growth layers of bearded seals at Svalbard. *Fiskeridir. Skr.*

Ser. Havunders. 16: 159-170.

- BOWEN, W.D., D.E. SERGEANT ET T. ORITSLAND. 1983. Validation of age estimation in the harp seal, *Phoca groenlandica*, using dentinal annuli. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1430-1441.
- BOYD, R.B. 1975. A gross and microscopic study of the respiratory anatomy of the Antarctic weddell seal, *Leptonychotes weddelli*. *J.Morph.* 147: 309-336.
- BURNS, J.J. 1981. Bearded seal, *Erignathus barbatus* Erxleben, 1777. in *Handbook of marine mammals*, vol.2: seals edited by S.H. Ridgway and R.J. Harrison. Academic Press, London. 145-170.
- CHAPSKII, K.K. 1938. The bearded seal (*Erignathus barbatus* Fabr.) of the Kara and Barents Seas. *Trudy Vsesoyuz. Arkt. Inst.* 123: 7-70. (Fish. Mar. Serv., Transl. Ser. No. 3162).
- CLEATOR, H.J. 1987. Underwater vocalizations of the Bearded seal *Erignathus barbatus*. Unpublished MSc thesis. University of Alberta, Edmonton. 92pp.
- CLEATOR, H.J., I. STIRLING AND T.G. SMITH. 1989. Underwater vocalizations of the bearded seal (*Erignathus barbatus*). *Can. J. Zool.* 67: 1900-1910.
- DUBROVSKII, A.N. 1937. On the nuptial cry of the bearded seal *Erignathus barbatus*. *Priroda* 1937: 1-124. (Can. Wildl. Serv. Transl., 1973).
- FINK, B.R. 1975. *The human larynx. A functional study*. Raven Press, New York. 16-146.
- FREUCHEN, P. 1935. *Mammals. Part II. Field notes and biological observations*. Rept. Fifth Thule Exped. 1921-24. Vol.II: 68-278.
- FÜRBRINGER, M. 1875. Beitrag Zur Kenntniss der Kehlkopf muskulatur. Iena, H. Dufft.
- KELLY, B.P. 1988. Bearded Seal (*Erignathus barbatus*). in *Selected Marine Mammals of Alaska* edited by J.W. Lentfer. Marine Mammal Commission, Washington, D.C. 77-94.
- KING, J.E. 1969. Some aspects of the anatomy of the Ross seal, *Ommatophoca rossi* (Pinnipedia: Phocidae). *Brit. Ant. Survey Sci. Rep. No. 63*. 54pp.
- KING, J.E. 1972. On the laryngeal skeletons of the leopard seal, *Hydrurga leptonyx* and the Ross seal, *Ommatophoca rossi*. *Mammalia* 36: 146-156.
- KING, J.E. 1983. *Seals of the world*. Oxford University Press. 240 pp.

- MØHL, B., J.M. TERHUNE ET K. RONALD. 1975. Underwater calls of the harp seal, *Pagophilus groenlandicus*. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* **169**: 533-543.
- NEGUS, V.E. 1962. *The comparative anatomy and physiology of the larynx*. Hafner Publishing Company, New York. 230pp.
- NOMINA ANATOMICA VETERINARIA. 1983. Third edition. World Association of Veterinary Anatomists. Ithaca, New York.
- ODEND'HAL, S. 1966. The anatomy of the larynx of the California sea lion (*Zalophus californianus*). *Proceedings of the third annual conference on biological sonar and diving mammals, 1966*. Stanford Research Institute, Menlo Park, California. p.55-67.
- PIÉRARD, J. 1963. Comparative anatomy of the carnivore larynx (with special reference to the cartilages and muscles of the larynx in the dog). Unpublished thesis. Cornell University, Ithaca. 159 pp.
- PIÉRARD, J. 1966. Sexual dimorphism in laryngeal size of the northern fur seal. *J. Mamm.* **47**: 143-145.
- PIÉRARD, J. 1969. Le larynx du phoque de Weddell (*Leptonychotes weddelli*, Lesson 1826). *Can. J. Zool.* **47**: 77-87.
- POULTER, T.C. 1965. Location of the point of origin of the vocalization of the California sea lion, *Zalophus californianus*. *Proc. 2nd ann. conf. on biol. sonar and diving mammals*. Stanford Res. Inst.: 41-48.
- POULTER, T.C. 1968. Underwater vocalisation and behavior of pinnipeds. in *The behavior and physiology of pinnipeds* edited by R.J. Harrison, R.C. Hubbard, R.S. Peterson, C.E. Rice and R.J. Schusterman. Appleton-Century-Crofts, NY. 69-84.
- RAY, C., W.A. WATKINS ET J.J. BURNS. 1969. The underwater song of *Erigonathus* (Bearded seal). *Zoologica* **54**: 79-83.
- RIDGWAY, S.H. 1972. Homeostasis in the aquatic environment. in *Mammals of the sea: Biology and medicine* edited by S.H. Ridgway. Charles C. Thomas, Springfield, Ill. 590-747.
- RIEDMAN, M. 1990. *The Pinnipeds. Seals, sea lions, and walruses*. University of California Press. Berkeley. 439 pp.

- RONALD, K. ET P.J. HEALEY. 1981. Harp seal *Phoca groenlandica* Erxleben, 1777. in *Handbook of marine mammals*, vol.2: seals edited by S.H. Ridgway and R.J. Harrison. Academic Press, London. 55-87.
- SCHERRER, B. 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin éditeur. 850 pp.
- SCHEVILL, W.E., W.A. WATKINS ET C. RAY 1966. Analysis of underwater *Odobenus* calls with remarks on the development and function of the pharyngeal pouches. *Zoologica Sci. Contr. NY Zool. Soc.* **51**: 103-106.
- SCHNEIDER, R. 1962. Vergleichende untersuchungen am kehlkopf der robben. *Morph. Jb.* **103**: 177-262.
- SCHNEIDER, R. 1963. Morphologische anpassungserscheinungen am kehlkopf einiger aquatiler saugetiere. *Zeit. f. Säugetierk.* **28**: 257-267.
- STIRLING, I., W. CALVERT ET H. CLEATOR. 1983. Underwater vocalizations as a tool for studying the distribution and relative abundance of wintering pinnipeds in the high arctic. *Arctic* **36**: 262-274.
- TUCKER, H.M. 1987. *The larynx*. Thieme Medical Publishers, Inc., New York. 1-32.
- WATKINS, W.A. ET W.E. SCHEVILL. 1979. Distinctive characteristics of underwater calls of the harp seal, *Phoca groenlandica*, during the breeding season. *J. Acoust. Soc. Am.* **66**: 983-988.

TABEAU 1 : Liste des mesures anatomiques du larynx

L4	Longueur dorsale du larynx, du bord crânial du larynx (épiglote exclue) au premier anneau complet de la trachée
L7	Distance perpendiculaire entre le bord rostral du cartilage thyroïdien et la ligne imaginaire reliant les deux angles à la base de la mâchoire
L8	Longueur de la cavité buccale i.e. du bord rostral du cartilage thyroïdien et l'extrémité rostrale de la lèvre inférieure
CRARYDOR	Poids sec du muscle crico-aryténoïdien dorsal droit
CRARDOL	Poids sec du muscle crico-aryténoïdien dorsal gauche
CRITHYR	Poids sec du muscle crico-thyroïdien droit
CRITHYL	Poids sec du muscle crico-thyroïdien gauche
THYRARYR	Poids sec du muscle thyro-aryténoïdien droit
THYARYL	Poids sec du muscle thyro-aryténoïdien gauche
CRARYLAR	Poids sec du muscle crico-aryténoïdien latéral droit
CRARLAL	Poids sec du muscle crico-aryténoïdien latéral gauche
INARYR	Poids sec du muscle inter-aryténoïdien droit
INTARYL	Poids sec du muscle inter-aryténoïdien gauche
CRIPHARR	Poids sec du muscle crico-pharyngien droit
CRIPHAL	Poids sec du muscle crico-pharyngien gauche
CRARYDOL	Longueur moyenne du muscle crico-aryténoïdien dorsal
CRARYDOW	Largeur moyenne du muscle crico-aryténoïdien dorsal
CRARYDOT	Épaisseur moyenne du muscle crico-aryténoïdien dorsal
CRITHYL	Longueur moyenne du muscle crico-thyroïdien
CRITHYW	Largeur moyenne du muscle crico-thyroïdien
CRITHYT	Épaisseur moyenne du muscle crico-thyroïdien
THYRARYL	Longueur moyenne du muscle thyro-aryténoïdien
THYRARYW	Largeur moyenne du muscle thyro-aryténoïdien
THYRARYT	Épaisseur moyenne du muscle thyro-aryténoïdien
CRARYLAL	Longueur moyenne du muscle crico-aryténoïdien latéral
CRARYLAW	Largeur moyenne du muscle crico-aryténoïdien latéral
CRARYLAT	Épaisseur moyenne du muscle crico-aryténoïdien latéral
INARYL	Longueur moyenne du muscle inter-aryténoïdien
INARYW	Largeur moyenne du muscle inter-aryténoïdien
INARYT	Épaisseur moyenne du muscle inter-aryténoïdien
CRIPHARL	Longueur moyenne du muscle crico-pharyngien
CRIPHARW	Largeur moyenne du muscle crico-pharyngien
CRIPHART	Épaisseur moyenne du muscle crico-pharyngien

TABEAU 1 (suite)

CC1	Distance entre les bords caudaux de la lamina et de l'arcus du cartilage cricoïdien intérieurement et centralement
CC2	Distance entre les bords rostraux de la lamina et de l'arcus du cartilage cricoïdien intérieurement et centralement
CC3	Distance maximale entre les bords cranial et caudal du cartilage cricoïdien
CC4	Largeur maximale du cartilage cricoïdien
CC5	Longueur rostro-caudale de la partie dorsale (lamina) du cartilage cricoïdien
CC6	Longueur rostro-caudale de la partie ventrale (arcus) du cartilage cricoïdien
CC7	Distance maximale entre les bords dorsal et ventral du cartilage cricoïdien
CT1	Longueur rostro-caudale maximum du cartilage thyroïdien
CT2	Longueur rostro-caudale de la proéminence laryngée du cartilage thyroïdien
CT3	Longueur dorso-ventrale maximale du cartilage thyroïdien
CT4R	Longueur de la corne caudale droite du cartilage thyroïdien
CT4L	Longueur de la corne caudale gauche du cartilage thyroïdien
CT5R	Longueur de la corne rostrale droite du cartilage thyroïdien
CT5L	Longueur de la corne rostrale gauche du cartilage thyroïdien
CT6R	Largeur de la corne caudale droite du cartilage thyroïdien à sa base
CT6L	Largeur de la corne caudale gauche du cartilage thyroïdien à sa base
CT7R	Largeur de la corne rostrale droite à sa base
CT7L	Largeur de la corne rostrale gauche à sa base
CT8	Largeur maximale de la lamina du cartilage thyroïdien caudo-rostralement
CA1	Distance ventro-dorsale du cartilage aryténoïdien
CA2	Distance rostro-caudale du cartilage aryténoïdien
CA3	Distance latéro-médiale maximale du cartilage aryténoïdien
CORNI1	Hauteur du cartilage corniculé
CORNI2	Largeur rostro-caudale du cartilage corniculé à sa base
CUNLONG	Longueur maximale du cartilage cunéiforme
SESAM1	Longueur rostro-caudale maximale du cartilage sésamoïdien
SESAM2	Largeur ventro-dorsale maximale du cartilage sésamoïdien
E1	Largeur de l'épiglotte
E2	Hauteur de l'épiglotte

TABLEAU 1 (suite)

PVOCLEN	Longueur des plis vocaux
PVOCWID	Largeur des plis vocaux
PVOCTHIC	Épaisseur des plis vocaux
PVOCANGL	Angle des plis vocaux par rapport à l'axe longitudinal du larynx
GLOTCART	Longueur de la portion cartilagineuse de l'espace glottique
GLOTMEMB	Longueur de la portion membraneuse de l'espace glottique
GLOTLEN	Longueur rostro-caudale de la glotte
PLIARY	Longueur du pli ary-épiglottique
INFGLOLE	Longueur rostro-caudale de l'espace infraglottique
SUPGLOLE	Longueur rostro-caudale de l'espace supraglottique
INFGLOWI	Largeur latérale de l'espace infraglottique
<i>Variables additionnelles</i>	
BL	Longueur standard du corps de l'animal
AGE	Âge de l'animal
CRARDOTO	Poids sec total des muscles crico-arytéroïdiens dorsaux
CRITHYTO	Poids sec total des muscles crico-thyroïdiens
THYARYTO	Poids sec total des muscles thyro-arytéroïdiens
CRARLATO	Poids sec total des muscles crico-arytéroïdiens latéraux
INARYTO	Poids sec total des muscles inter-arytéroïdiens
CRIPHATO	Poids sec total des muscles crico-pharyngiens
PTOMUSC	Total de la masse musculaire du larynx, i.e., CRARDOTO + CRITHYTO + THYARYTO + CRARLATO + INARYTO
CT6MOY	Largeur moyenne de la corde caudale du cartilage thyroïdien
CT7MOY	Largeur moyenne de la corde rostrale du cartilage thyroïdien

FIGURE 1: Représentation schématique de certaines variables anatomiques

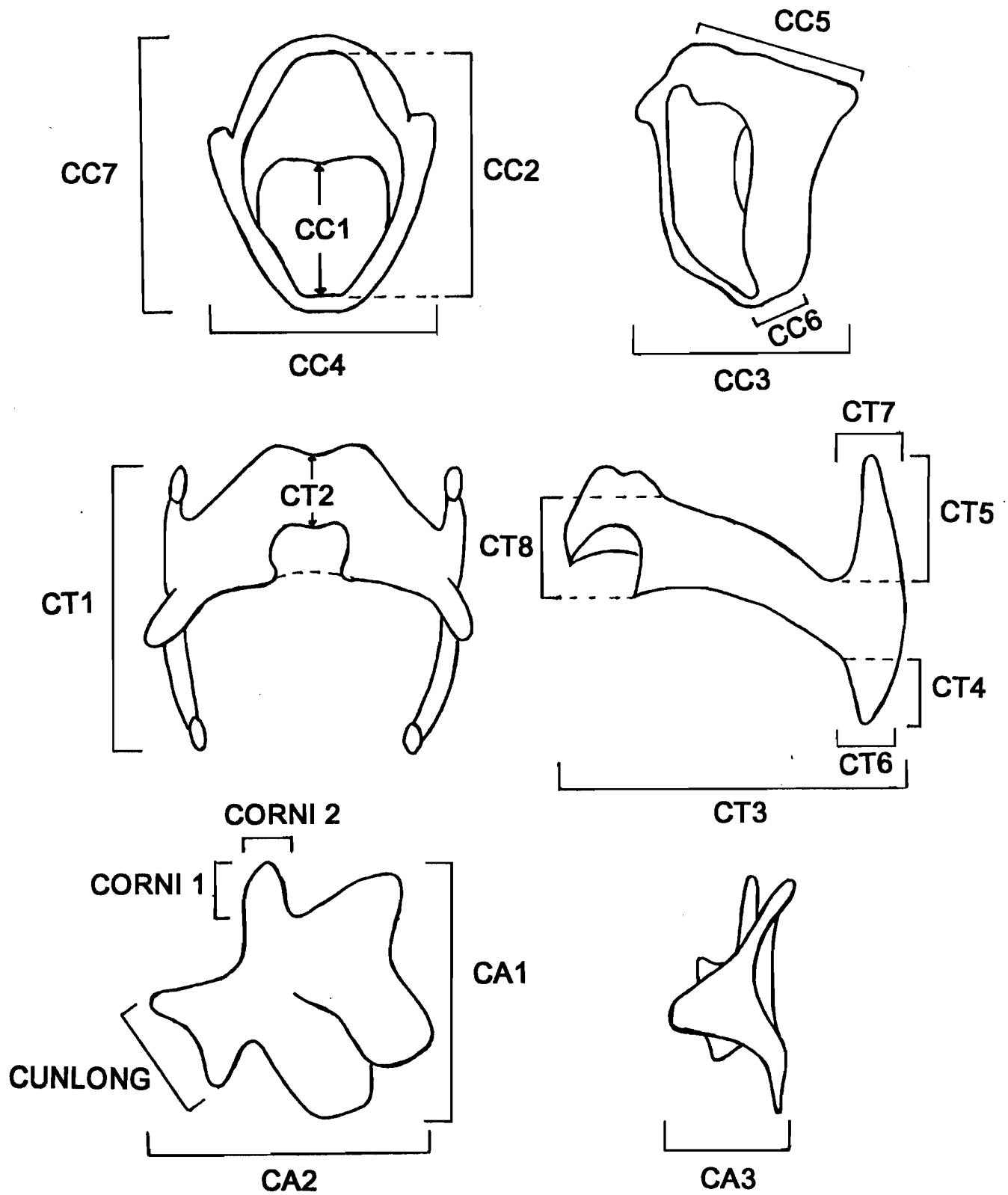
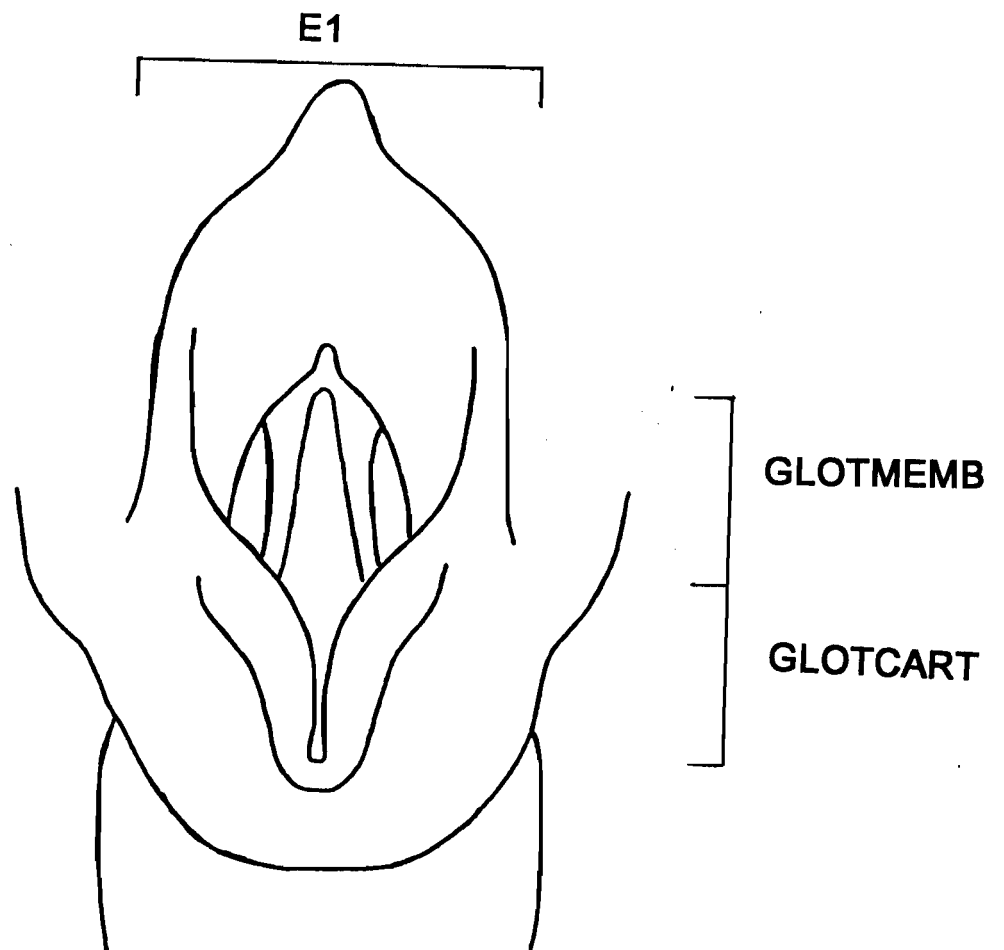
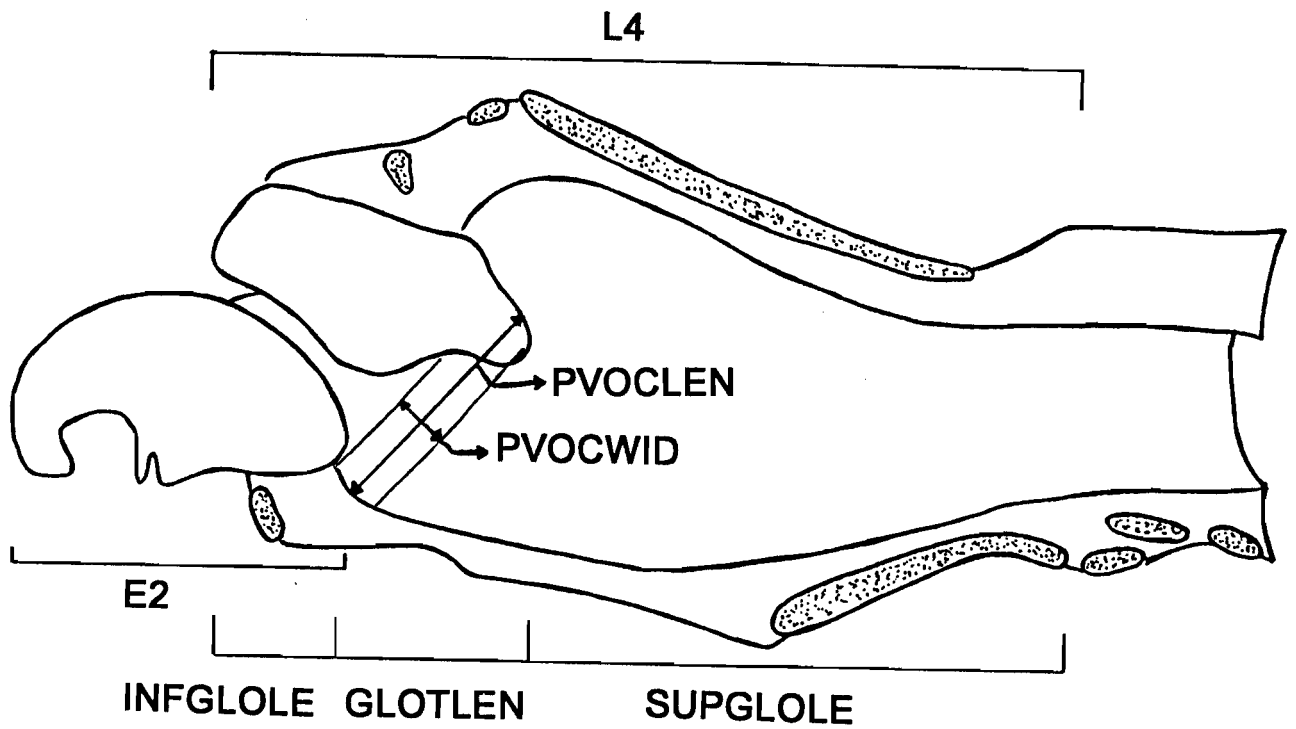


FIGURE 1 (suite)



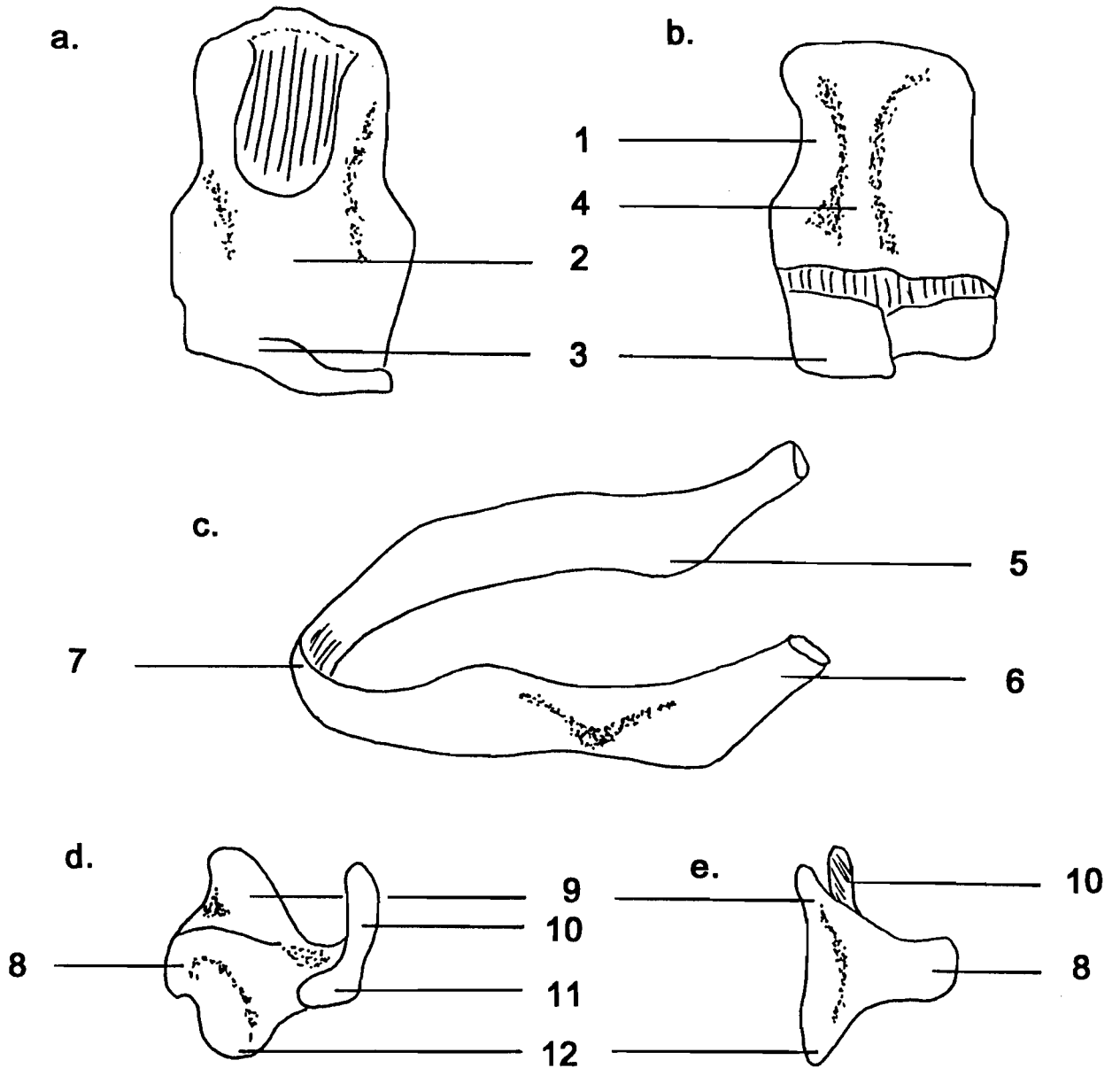


FIGURE 2A: Cartilages chez *Phoca groenlandica* adulte

a. cartilage cricoïdien, vue ventrale

b. cartilage cricoïdien, vue dorsale

c. cartilage thyroïdien, vue latérale

d. cartilage aryténoïdien, vue latérale

e. cartilage aryténoïdien, vue postérieure

1. Lamina

2. Arcus

3. Trachée

4. Crête médiane

5. Corne rostrale

6. Corne caudale

7. Proéminence laryngée

8. Processus musculaire

9. Angle dorsal

10. Cartilage corniculé

11. Cartilage cunéiforme

12. Processus vocal

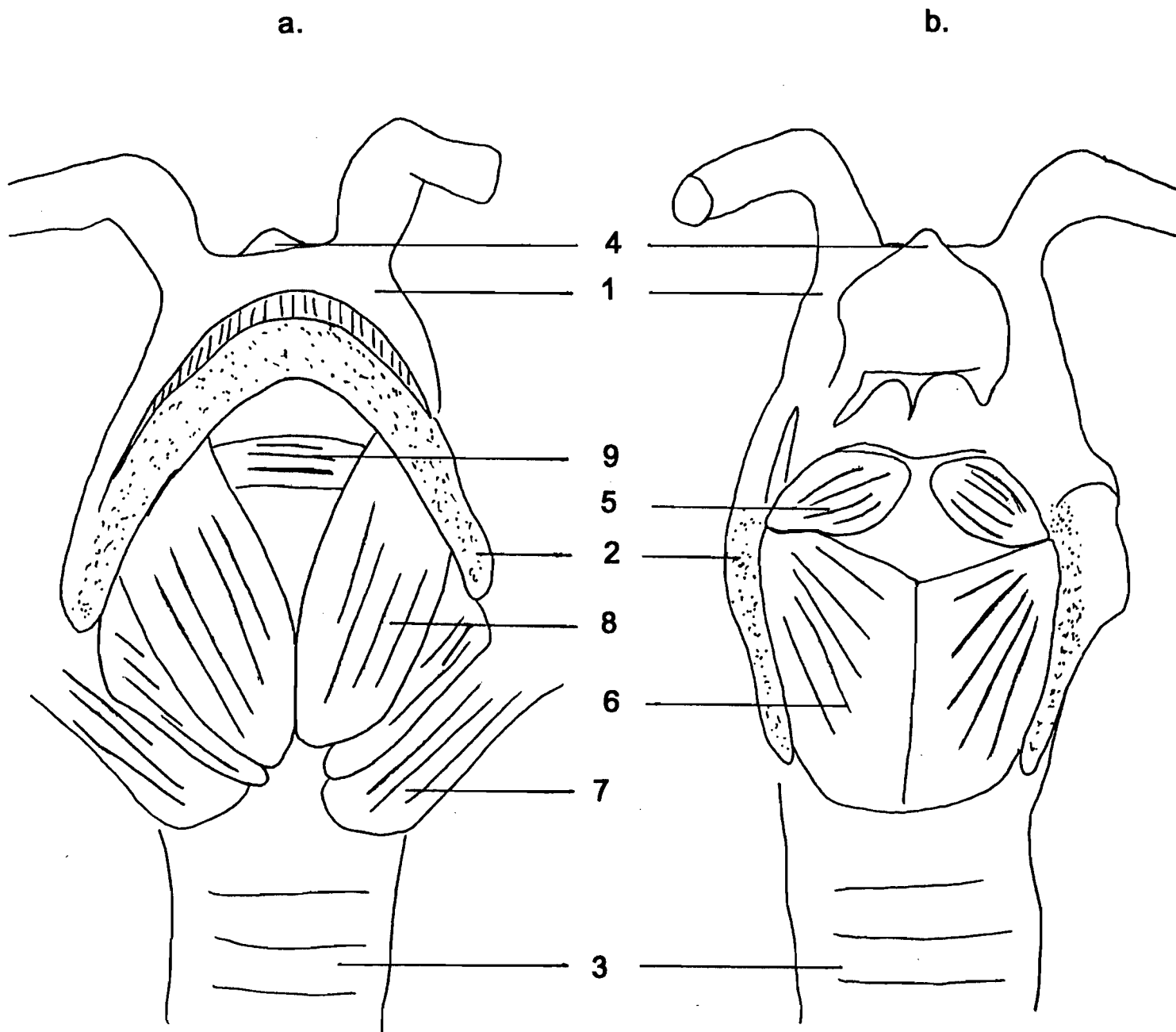


FIGURE 2B: Muscles chez *Phoca groenlandica* adulte

a. vue ventrale

b. vue dorsale

- | | |
|------------------------------|-------------------------------------|
| 1. Appareil hyoïdien | 6. Muscle crico-aryténoïdien dorsal |
| 2. Cartilage thyroïdien | 7. Muscle crico-pharyngien |
| 3. Trachée | 8. Muscle crico-thyroïdien |
| 4. Épiglote | 9. Muscle inter-thyroïdien |
| 5. Muscle inter-aryténoïdien | |

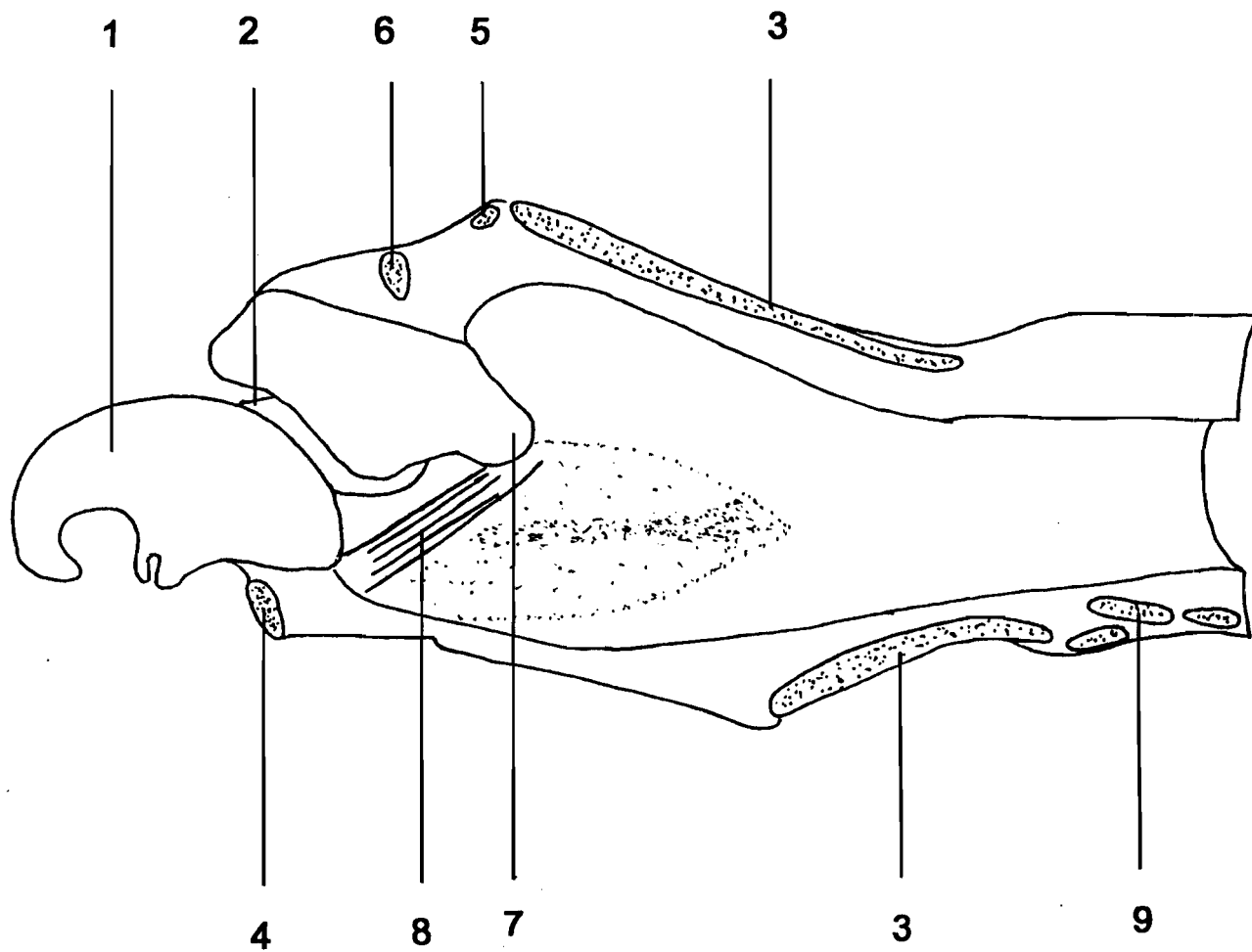


FIGURE 2C: Section sagittale du larynx de *Phoca groenlandica*

- | | |
|---------------------------|--------------------------|
| 1. Épiglote | 6. Cartilage sésamoïdien |
| 2. Pli ary-épiglottique | 7. Processus vocal |
| 3. Cartilage cricoïdien | 8. Pli vocal |
| 4. Cartilage thyroïdien | 9. Trachée |
| 5. Cartilage aryténoïdien | |

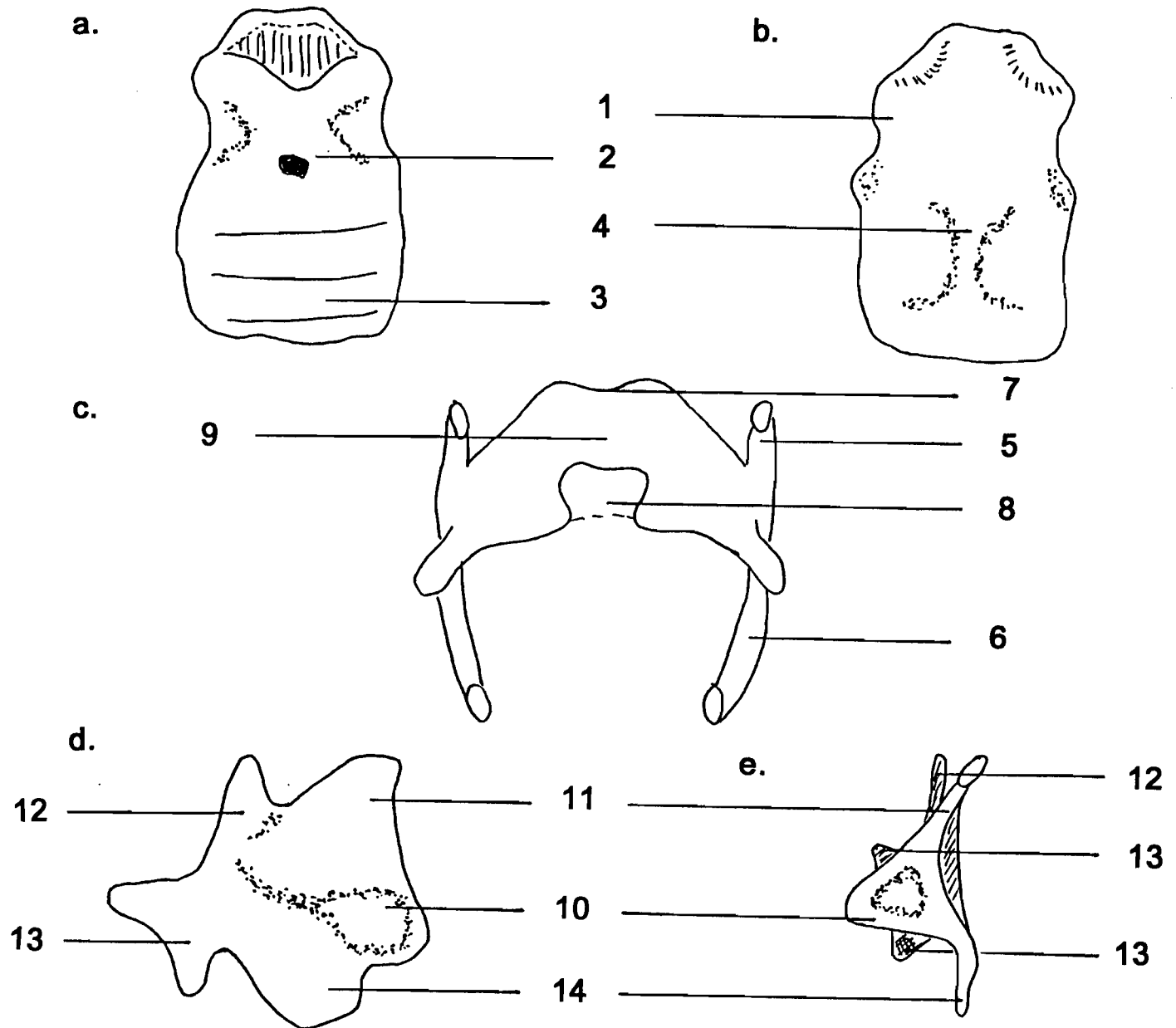


FIGURE 3A: Cartilages chez *Erignathus barbatus* adulte

- a. cartilage cricoïdien, vue ventrale
- b. cartilage cricoïdien, vue dorsale
- c. cartilage thyroïdien, vue latérale
- d. cartilage aryténoïdien, vue latérale
- e. cartilage aryténoïdien, vue postérieure

- | | |
|----------------------|--------------------------|
| 1. Lamina | 8. Incisure caudale |
| 2. Arcus | 9. Proéminence laryngée |
| 3. Trachée | 10. Processus musculaire |
| 4. Crête médiane | 11. Angle dorsal |
| 5. Corne rostrale | 12. Cartilage corniculé |
| 6. Corne caudale | 13. Cartilage cunéiforme |
| 7. Incisure rostrale | 14. Processus vocal |

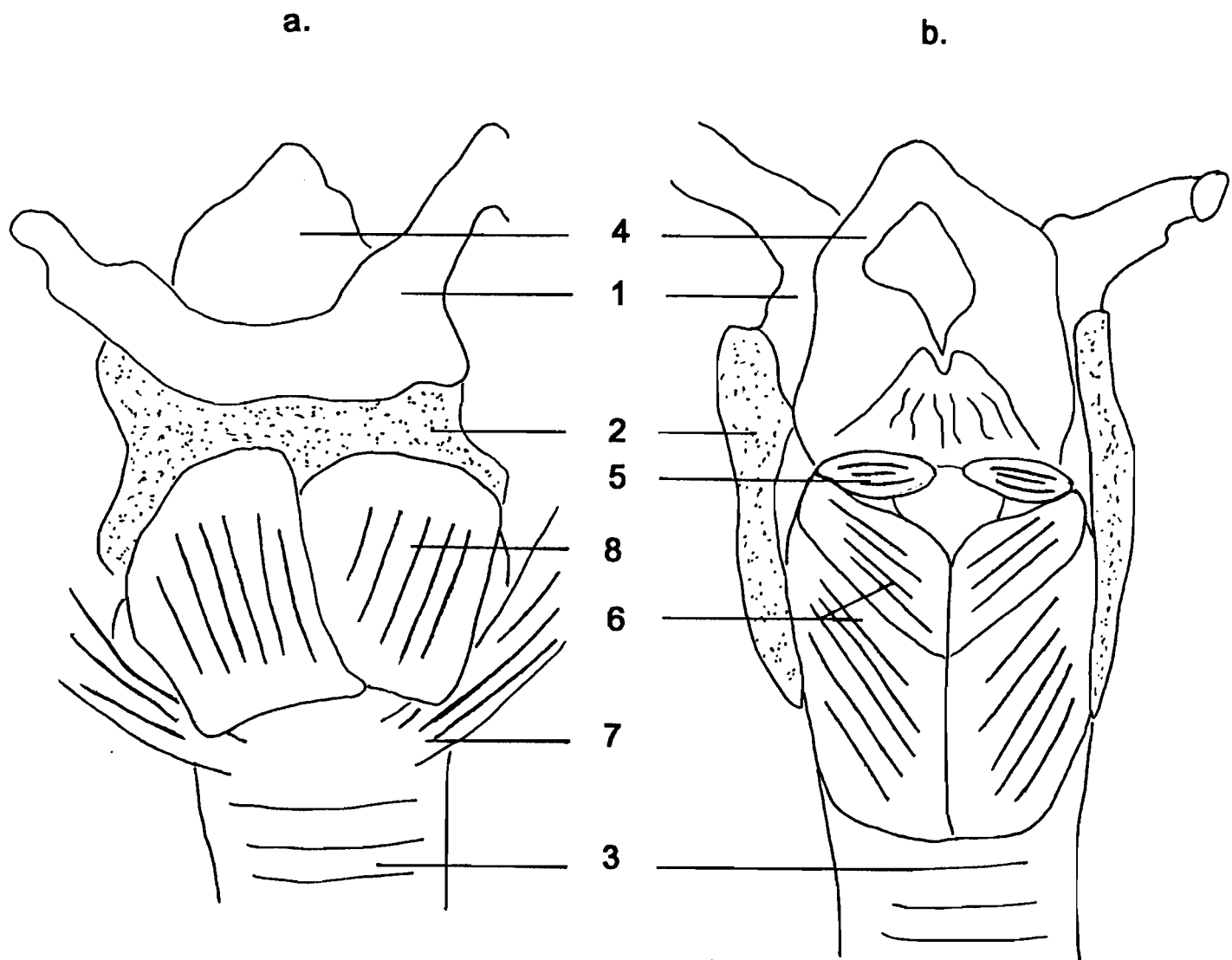


FIGURE 3B: Muscles chez *Erignathus barbatus* adulte

a.vue ventrale

b. vue dorsale

1. Appareil hyoïdien
2. Cartilage thyroïdien
3. Trachée
4. Épiglote

5. Muscle inter-aryténoïdien
6. Muscle crico-aryténoïdien dorsal
7. Muscle crico-pharyngien
8. Muscle crico-thyroïdien

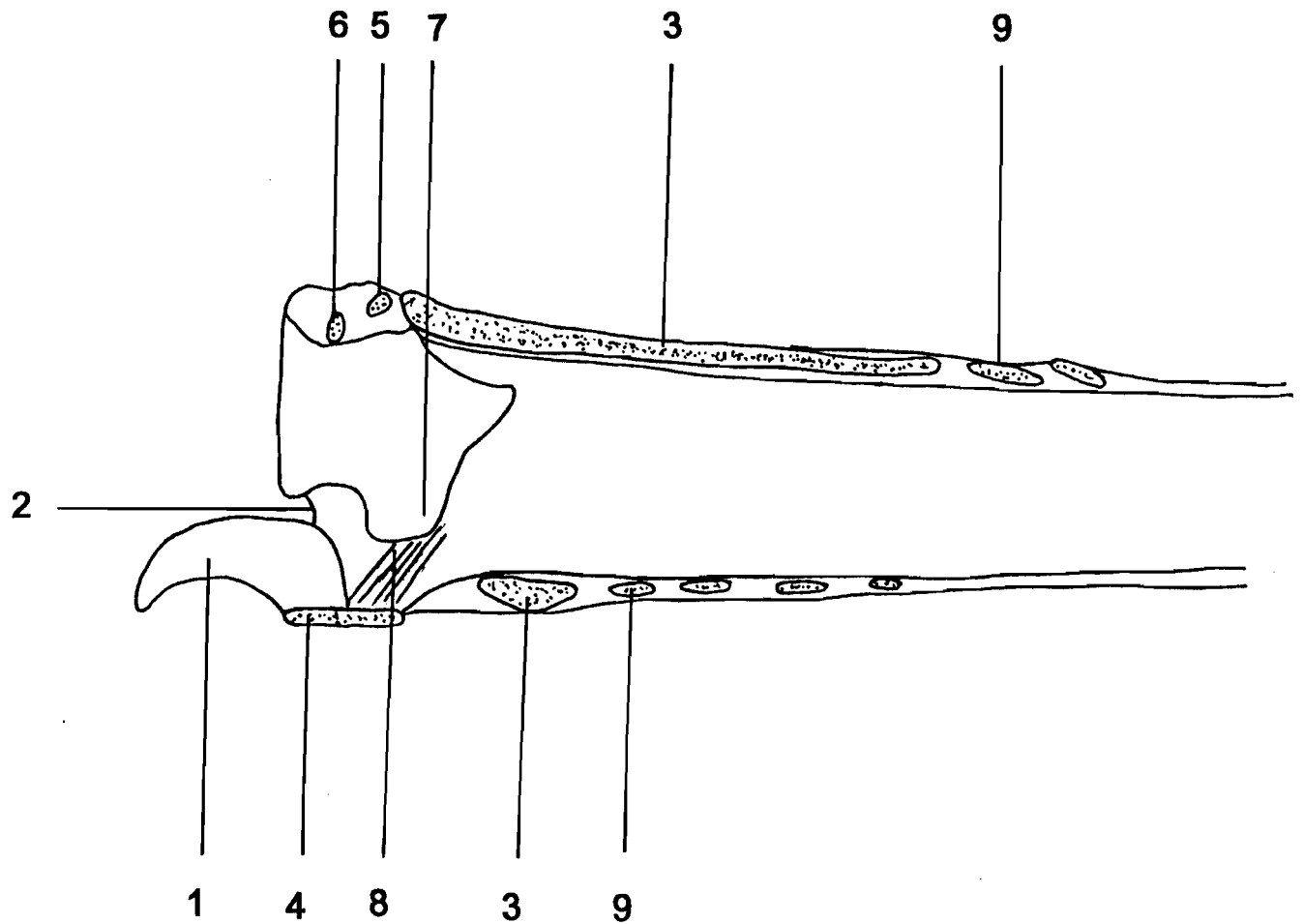
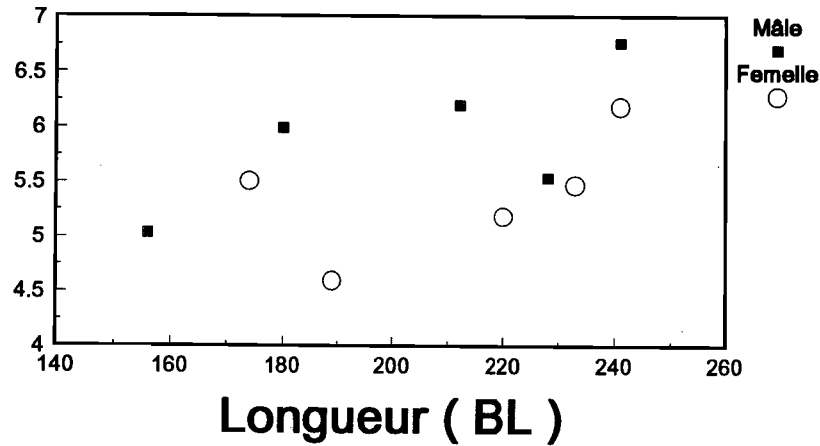


FIGURE 3C: Section sagittale du larynx d' *Erignathus barbatus*

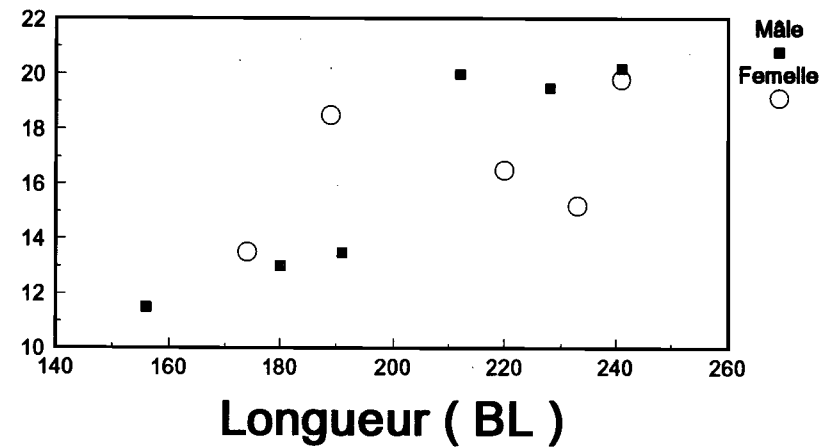
- | | |
|--------------------------|--------------------------|
| 1. Épiglote | 6. Cartilage sésamoïdien |
| 2. Pli ary-épiglottique | 7. Processus vocal |
| 3. Cartilage cricoïdien | 8. Pli vocal |
| 4. Cartilage thyroïdien | 9. Trachée |
| 5. Cartilage aryénoïdien | |

Figure 4: Représentation graphique des variables L4, L8, PVOCLN et PTOMUSC en fonction de la longueur de l'animal chez le phoque barbu

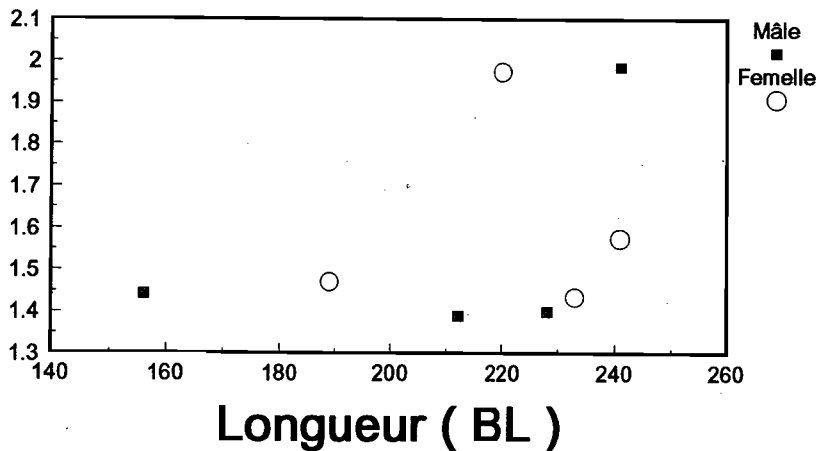
L4



L8



PVOCLN



PTOMUSC

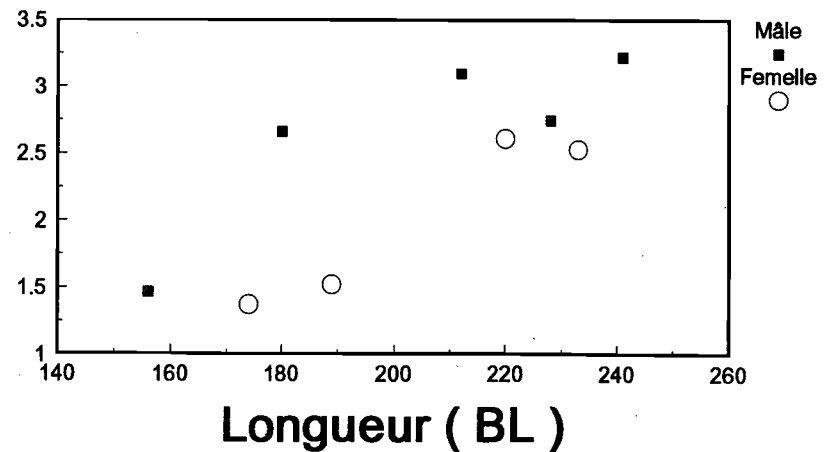
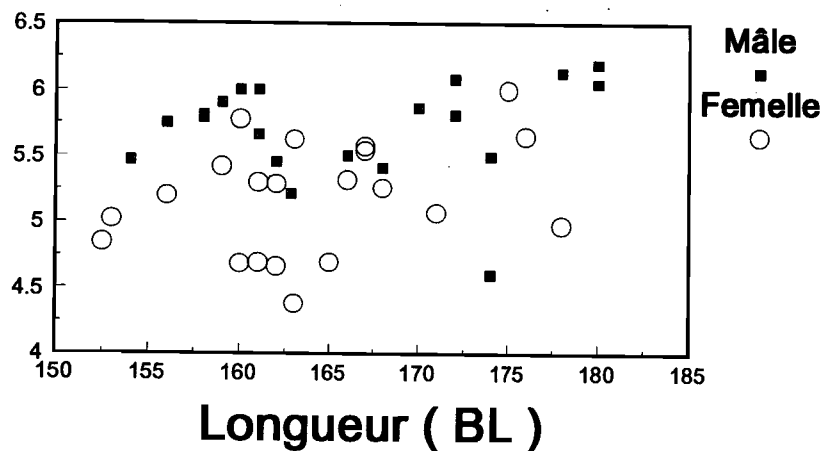


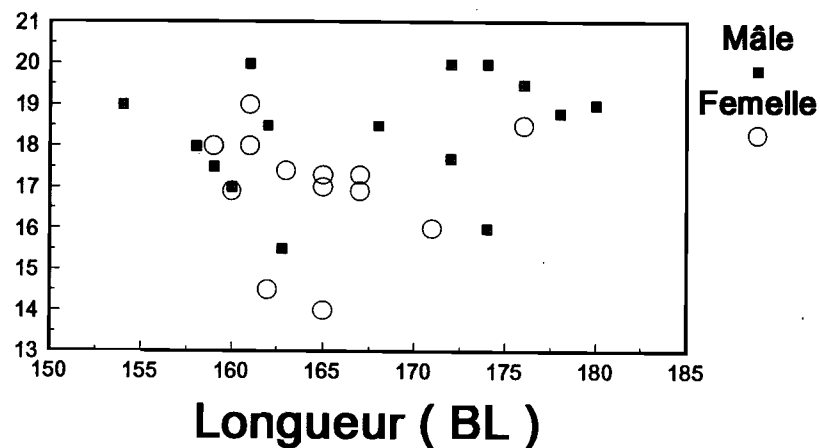
Figure 5: Représentation graphique des variables L4, L8, PVOCLN et PTOMUSC en fonction
a) de la longueur de l'animal et b) de l'âge de l'animal chez le phoque du Groenland

a)

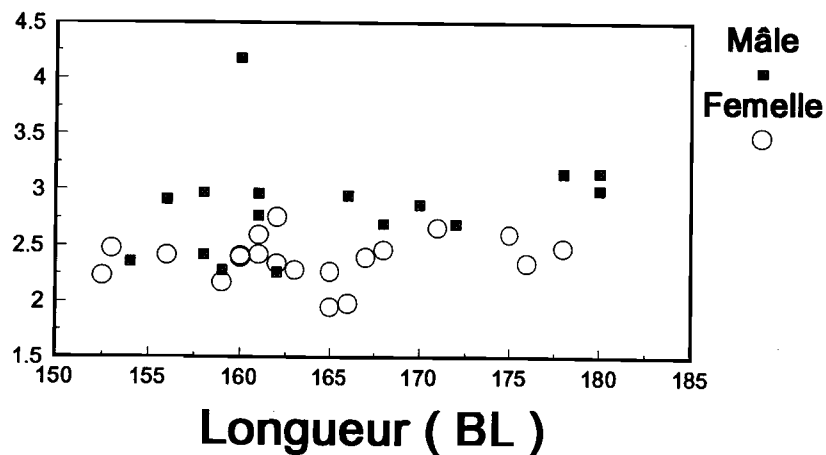
L4



L8



PVOCLN



PTOMUSC

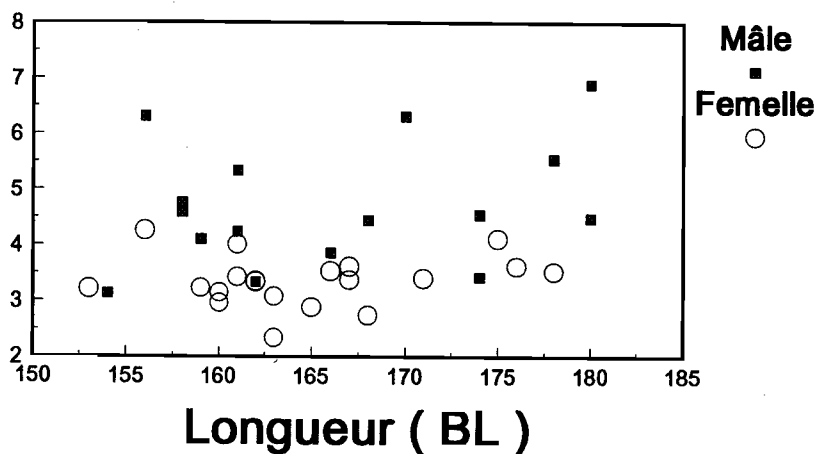
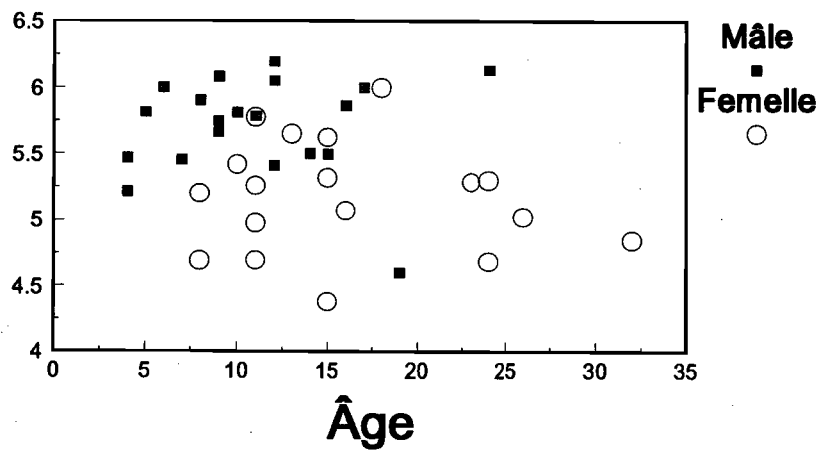
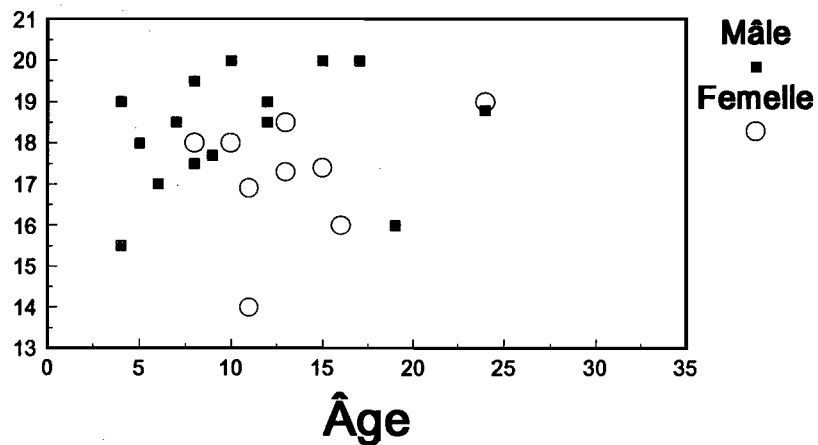


Figure 5: suite

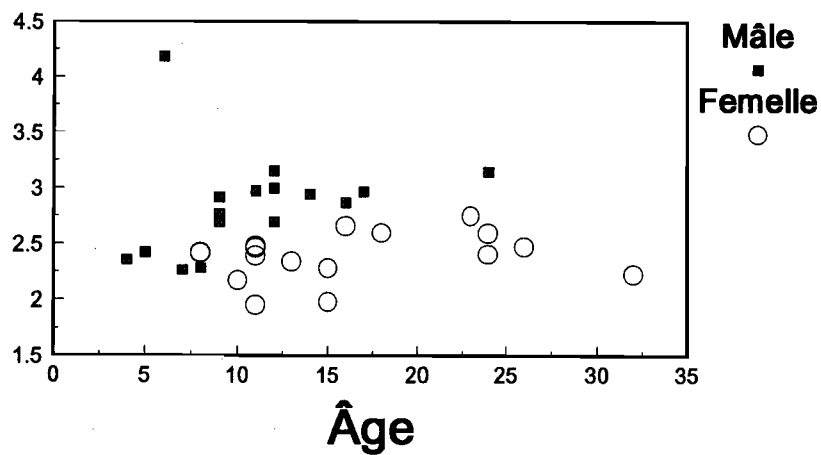
b) L4



L8



PVOCLN



PTOMUSC

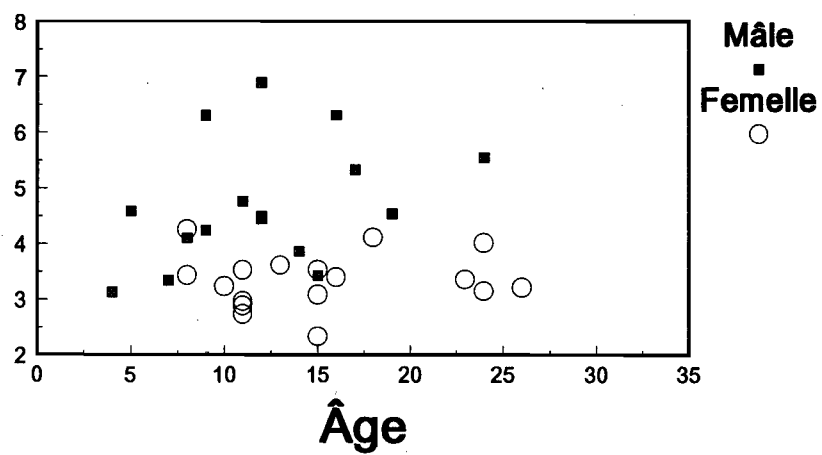


TABLEAU 2 : Variables à développement tardif, i.e., présentant un stade de croissance différent chez les phoques barbus adultes ($BL \geq 210\text{cm}$) et les immatures ($BL < 210\text{cm}$)

Variable	Immatures		Adultes		Test de Student	Test de Wilcoxon
	$\bar{X}$	N	$\bar{X}$	N		
L7	1.53	5	4.34	6	2.52*	-2.29*
L8	14.00	5	18.53	6		
CRARDOTO	0.50	4	0.79	5	6.21***	
CRITHYTO	0.77	4	1.34	5		-2.33*
CRARLATO	0.08	4	0.17	5	2.59*	2.08*
CC1	2.73	5	3.43	5	2.26*	
CC2	2.76	5	3.39	5	2.99**	
CC3	3.38	5	4.26	5		-2.08*
CC4	3.12	4	3.64	5	3.08**	
CC5	3.67	4	4.27	5		
CC7	2.91	5	3.65	5	2.87**	
CT1	3.43	5	4.31	5	4.88***	
CT3	3.61	5	4.79	5	2.55*	
GLOTCART	1.51	2	2.20	6	4.70**	
GLOTLEN	2.54	2	3.18	6	2.47*	
INFGLOLE	3.00	2	3.99	6	3.77**	

* : $p \leq 0.025$; ** : $p \leq 0.005$; *** : $p \leq 0.0005$

TABLEAU 3 : Approximation du stade adulte des variables à développement tardif par rapport à la taille de l'animal chez le phoque barbu

Variable y		β_0	β_1	β_2	β_3	R^2
L7	ℓ_1	5.81	-0.02	-0.53	0.01	0.3262
	ℓ_2	-2.95	0.03	-7.82	0.03	0.2751
	ℓ_3	-0.90	0.02	-5.71	0.03	0.2463
L8	ℓ_1	-17.70	0.18**	3.73	-0.04	0.7386
	ℓ_2	0.13	0.07	14.01	-0.06	0.7658
	ℓ_3	-5.83	0.11	9.02	-0.05	0.6681
CRARDOTO	ℓ_1	0.40	0.001	1.59**	-0.01	0.9142
	ℓ_2	-0.14	0.004	-0.14	0.001	0.6183
	ℓ_3	-0.08	0.003	-0.17	0.001	0.6181
CRITHYTO	ℓ_1	-0.81	0.01	-1.68	0.01	0.8830
	ℓ_2	-0.45	0.01	-1.05	0.01	0.8729
	ℓ_3	0.25	0.01	-1.57	0.01	0.8771
CRARLATO	ℓ_1	0.13	-0.00	0.81	-0.001	0.5891
	ℓ_2	0.06	0.00	-0.08	0.001	0.2532
	ℓ_3	0.05	0.001	-0.15	0.001	0.2395
CC1	ℓ_1	-0.06	0.02	4.05	-0.02	0.3870
	ℓ_2	-3.47	0.04	3.67	-0.02	0.4557
	ℓ_3	-7.09	0.06	7.96	-0.05	0.5066
CC2	ℓ_1	0.18	0.02	2.40	-0.01	0.6082
	ℓ_2	-1.70	0.03*	2.81	-0.02	0.6683
	ℓ_3	-1.93	0.03	3.66	-0.02	0.6456
CC3	ℓ_1	3.96	-0.002	-11.20	0.05	0.6239
	ℓ_2	0.44	0.02	-2.88	0.01	0.7008
	ℓ_3	-0.87	0.03	1.03	-0.01	0.5373

La régression estimée est : $y = \beta_0 + \beta_1 BL + \beta_2 D + \beta_3 BL * D$

où $D = 1$ si $BL \geq \ell_i$ et $D = 0$ sinon, et $\ell_1 = 210\text{cm}$, $\ell_2 = 185\text{cm}$ et $\ell_3 = 175\text{cm}$.

* : $p \leq 0.10$; ** : $p \leq 0.05$; *** : $p \leq 0.01$.

Les variables GLOTCART, GLOTLN, INFGLOLE n'ont pu être estimées faute de données.

Tableau 3 (suite)

Variable y		β_0	β_1	β_2	β_3	R^2
CC4	l_1	1.75*	0.01	-5.31***	0.02**	0.9042
	l_2	0.47	0.02*	-0.40	-0.00	0.8536
	l_3	2.23	0.01	-0.81	0.01	0.7639
CC5	l_1	4.91*	-0.01	-6.97	0.03	0.5239
	l_2	1.96	0.01	-3.19	0.01	0.6268
	l_3	1.06	0.02	-0.28	-0.01	0.4882
CC7	l_1	0.64	0.01	2.66	-0.01	0.4931
	l_2	-1.83	0.03	2.11	-0.01	0.5309
	l_3	-6.51	0.06**	6.98	-0.04	0.6539
CT1	l_1	5.56***	-0.01	-1.44	0.01	0.7922
	l_2	3.60	-0.00	-4.61	0.02	0.7270
	l_3	5.18	-0.01	-5.06	0.03	0.6571
CT3	l_1	8.29*	-0.03	-3.13	0.03	0.5196
	l_2	9.26	-0.03	-11.04	0.06	0.4492
	l_3	15.86	-0.07	-16.49*	0.09*	0.4952

TABLEAU 4 : Poids relatif des muscles intrinsèques du larynx chez le phoque barbu et le phoque du Groenland adultes (pourcentage de la masse musculaire totale du larynx)*

Muscle	Sexe	Phoque du Groenland	Phoque barbu
crico-arytéroïdien dorsal	M	20	27
	F	22 (22)	29 (32)
crico-thyroïdien	M	37	47
	F	37 (39)	47 (47)
thyro-arytéroïdien	M	24	16
	F	22 (24)	15 (15)
crico-arytéroïdien latéral	M	11	7
	F	11 (9)	5 (2)
inter-arytéroïdien	M	8	3
	F	8 (6)	4 (4)

* Les pourcentages entre parenthèses proviennent de foetus (N=1).

TABLEAU 5 : Dimorphisme sexuel chez le phoque du Groenland adulte

Variable	$N_m - N_f$	β_0	β_1	β_2	β_3	F value
L4	20-21	1.82	0.02**	1.60	-0.01	12.18****
L7	15-13	-2.71	0.05	2.03	-0.01	0.31
L8	15-13	14.85	0.01	-2.86	0.03	2.69*
CRARDOTO	16-20	0.07	0.00	-0.86	0.01	9.46***
CRITHYTO	16-20	0.92	0.00	-2.91	0.02	16.67****
THYARYTO	15-19	0.89	-0.00	-2.38	0.02*	12.69****
CRARLATO	16-20	0.14	0.00	-0.02	0.00	5.11**
INARYTO	15-20	-0.21	0.00	0.07	0.00	13.36****
CRIPHATO	11-15	-0.07	0.00	-0.86	0.01	1.88
PTOMUSC	16-20	1.52	0.01	-3.09	0.03	11.89****
CC1	20-21	1.15	0.01	3.28	-0.02	0.75
CC2	20-21	2.09*	0.01	-0.31	0.01	38.97****
CC3	20-21	3.44	0.00	4.36	-0.02	1.96
CC4	20-21	2.47*	0.01	0.06	0.00	17.78****
CC5	20-21	1.27	0.01	1.33	-0.01	11.84****
CC6	20-21	4.47*	-0.01	1.59	-0.01	3.08*
CC7	20-21	2.09*	0.01	0.11	0.01	37.42****
CC8	20-21	-3.20	0.03	-0.27	0.00	0.01
CT1	20-21	1.21	0.01	-1.23	0.01	1.77
CT2	20-21	0.98*	-0.00	-0.65	0.01	10.35***
CT3	20-21	3.54*	0.01	-0.17	0.01	37.76****
CT4	20-21	1.59	-0.00	-2.16	0.01	0.76
CT5	20-21	-0.15	0.00	1.09	-0.01	3.30*
CT6MOY	20-21	0.38	0.00	-0.47	0.00	8.94***
CT7MOY	20-21	2.43*	-0.01	-1.86	0.01	11.51****
CT8	20-21	1.10*	0.00	-0.06	0.00	20.88****
CA1	20-21	1.53	0.00	-0.95	0.01	4.33*
CA2	20-21	0.04	0.01	1.44	-0.01	6.77**
CA3	20-21	-0.20	0.01*	1.60	-0.01	4.64**
CORNI1	19-16	1.12	-0.01	-0.68	0.01	1.40

La régression estimée est : $y = \beta_0 + \beta_1 BL + \beta_2 D + \beta_3 BL * D$

où $D = 1$ pour un mâle et $D = 0$ sinon, et BL représente la longueur de l'animal.

N_m (N_f) représente le nombre de mâles (femelles).

* : $p \leq 0.05$; ** : $p \leq 0.01$; *** : $p \leq 0.001$; **** : $p \leq 0.0001$.

TABLEAU 5 (suite)

Variable	$N_m - N_f$	β_0	β_1	β_2	β_3	F value
CORNI2	19-16	0.82**	-0.01	-1.04**	0.01**	9.04***
CUNLONG	14-14	0.46	0.00	-0.99	0.01	0.92
SESAM1	6-4	5.43	-0.03	-5.55	0.03	2.14
SESAM2	6-4	3.02	-0.02	-2.45	0.02	0.46
E1	16-15	4.60**	-0.02	-2.21	0.02	5.50**
E2	16-15	1.94	0.01	-5.49*	0.04*	6.45**
PVOCLEN	16-20	1.63	0.01	-2.26	0.02	12.20****
PVOCWID	16-20	-0.52	0.01	3.94**	-0.02*	8.06**
PVOCTHIC	16-18	-0.41	0.01	3.11**	-0.02**	8.26**
PVOCANGL	16-20	26.74	-0.02	4.79	-0.03	0.01
GLOTCART	16-20	2.06*	-0.01	-1.77	0.01	8.74***
GLOTMEMB	16-20	0.66	0.00	1.19	-0.01	6.40**
GLOTLEN	16-20	4.71**	-0.01	-2.39	0.02	13.39****
PLIARY	14-15	1.30	-0.00	-0.38	0.01	0.64
INFGLOLE	16-20	3.12	0.00	2.56	-0.02	0.43
SUPGLOLE	16-20	0.99	0.01	-1.28	0.01	7.85**
INFGLOWI	16-20	2.54	-0.01	-5.56*	0.03**	3.72*

TABLEAU 6 : Dimorphisme sexuel chez le phoque barbu adulte

Variable	$N_m - N_f$	β_0	β_1	β_2	β_3	F value
L4	3-4	-0.39	0.03*	2.68	-0.01	0.76
L8	4-4	19.27	-0.01	-28.36	0.13	1.39
INARYTO	3-3	-0.10	0.00	0.90**	-0.01**	6.55
PTOMUSC	3-3	-3.17	0.02*	5.45	-0.02	2.59
CC1	3-4	1.66	0.01	-5.08	0.03	3.99
CC2	3-4	1.16	0.01	-3.68	0.02	0.87
CC3	3-4	0.19	0.02*	-7.60**	0.04**	6.80
CC5	2-4	0.35	0.02*	-16.76*	0.07*	4.80
CC6	2-4	-0.19	0.01	-3.37	0.01	1.12
CC7	3-4	0.95	0.01	-3.44**	0.02	0.95
CC8	2-4	0.55	0.01	-13.39	0.06	1.97
CT2	3-4	0.04	0.01	-1.84	0.01	1.42
CT4	3-4	0.94	0.00	-7.37***	0.03***	33.99**
CT5	3-4	0.72	0.00	-7.43	0.03*	2.51
CT6MOY	2-4	-1.91	0.01	-0.67	0.01	0.79
CT7MOY	2-4	0.02	0.01	5.52	-0.02	1.13
CT8	3-4	0.89	0.01	0.13	-0.00	0.01
CA1	3-4	0.12	0.01	-5.24	0.02	1.08
CA2	3-4	1.98	0.00	-2.91	0.01	0.72
CA3	3-4	0.98	0.01	-5.61***	0.02***	37.84**
CORNI1	3-4	0.24	0.00	-1.76	0.01	1.65
CORNI2	2-4	-0.12	0.01	0.21	-0.00	0.82
CUNLONG	2-4	-0.59	0.01	5.45	-0.02	13.09
PVOCLEN	3-4	1.43	0.00	-4.33	0.02	0.74
PVOCWID	3-4	0.51	0.00	-1.85	0.01	0.17
PVOCTHIC	3-4	1.94	-0.01	-0.49	0.01	0.39
PVOCANGL	3-4	-37.91	0.41*	241.86**	-1.07**	6.19
GLOTMEMB	3-4	0.60	0.01	6.81*	-0.03*	4.31
PLIARY	3-4	2.05*	-0.00	2.02	-0.01	0.75
SUPGLOLE	3-4	0.13	0.01	1.03	-0.01	0.46
INFGLOWI	3-4	1.66	0.01	6.83	-0.04	4.77

La régression estimée est : $y = \beta_0 + \beta_1 BL + \beta_2 D + \beta_3 BL * D$

où $D = 1$ pour un mâle et $D = 0$ sinon, et BL représente la longueur de l'animal.

N_m (N_f) représente le nombre de mâles (femelles).

* : $p \leq 0.05$; ** : $p \leq 0.01$; *** : $p \leq 0.001$.

TABLEAU 7 : Angle des plis vocaux des Pinnipèdes par rapport à l'axe longitudinal du larynx

Espèce	Angle (°)	Référence
<i>Otaria byronia</i>	117	Schneider (1963)
<i>Leptonychotes weddelli</i>	110	Piérard (1969)
<i>Hydrurga leptonyx</i>	83	King (1972)
<i>Eumetopias jubata</i>	75-80	Piérard (1963)
<i>Phoca vitulina</i>	76	Schneider (1963)
<i>Ommatophoca rossi</i>	74	King (1972)
<i>Erignathus barbatus</i>	60	(cette étude)
<i>Mirounga angustirostris</i>	56.5	Schneider (1963)
<i>Cystophora cristata</i>	44	Schneider (1963)
<i>Phoca hispida</i>	35	Schneider (1963)
<i>Halichoerus grypus</i>	33.5	Schneider (1963)
<i>Phoca groenlandica</i>	30	(cette étude)
<i>Callorhinus ursinus</i>	15-20	Piérard (1963)
<i>Zalophus californianus</i>	17.5	Schneider (1963)

CONNECTING STATEMENT

In the first study, the vocal system of the harp seal and the bearded seal were described and major differences were revealed. In order to better understand the evolution of the vocal system in pinnipeds and the phylogenetic relationship between species, the second study repeats the anatomical study but with eight species of pinnipeds from both northern and southern hemispheres.

3 Comparative study of the vocal system of pinnipeds

3.1 Introduction

The origin of pinnipeds is still a subject of controversy. Some scientists believe that the phocid and otarioid seals diverged from a common ancestor about 25 million years ago (monophyletic view), while others think that the phocids originated independently of the older otarioids about 20 million years ago (biphyletic view). Most recent evidence using proteins and DNA molecular analyses tends to support the monophyletic theory. All pinnipeds would then have evolved from arctoid, "bearlike" carnivore ancestors (King, 1983; Riedman, 1990).

Phocid seals are split into two subfamilies: the Monachinae and the Phocinae (Figure 1). Monachinae consist of three species of monk seals, four species of Antarctic seals, and two species of elephant seals, while Phocinae are represented by three tribes: the Cystophorini composed of only the hooded seal, the Erignathini representing the bearded seal, and the Phocini accounting for eight species of northern seals (Riedman, 1990). Phylogenetic classification and evolutionary reconstitution are mainly based on skull and skeleton comparisons from modern and fossil animals (King, 1983).

The evolution of the larynx is difficult to trace since the larynx does not survive in fossil form. Its past has to be reconstructed mostly from morphological comparisons between living species. The larynx of the modern Ursidae still shares some anatomical characters with the larynx of seals including the bearded seal and the leopard seal.

The larynx serves many purposes. According to Negus (1962), the primary function of the larynx was to prevent the entrance into the pulmonary air tract of any substances except air, while the vocal function of the larynx evolved later. In general, pinnipeds are highly vocal animals, however they differ significantly in their vocal behaviour. Some of them possess a wide repertoire while others are rather poorly developed vocally (Table 1).

Since anatomical comparisons of the larynx of Phocid seals might give some insight into its general functional development, this paper has as its main objective to determine whether the vocal system of pinnipeds has evolved in relation to species-specific vocal behaviour, or whether it reflects evolutionary heritages.

3.2 Material and Methods

Data collection

A total of seventy adult seals was included in this study. Among these, forty-three harp seals were collected at Les Escoumins, Québec and Salluit, Northern Québec;

nine bearded seals and ten ringed seals at Holman on Victoria Island in the NWT; four hooded seals at the Iles-de-la-Madeleine and one grey seal at Les Escoumins, Québec.

The choice of the different morphological characters analyzed in this study was based on earlier work done by Piérard (1969). Additional variables have been considered to fully describe the vocal system of pinnipeds. The morphological characters are listed in Table 2 and are described in Figure 1 of Section 2.

The laryngeal measurements were taken with a dial vernier caliper to the nearest 0.05 mm. Most seals had been shut in the neck, injecting different amounts of blood into the muscular tissues of the larynx. To standardize the data, the dry weight of the muscles was taken. Each individual muscle was placed in the oven at 80°C until three similar weights were recorded.

All measurements were taken by the author. Dissections were initially practised on dog larynges to master the basic anatomy and avoid data bias due to increasing skill.

To limit the effect of growth on the different morphological characters within a species, only adult size larynges were analyzed. All immature animals were excluded from the study, except when the growth curve of the characters could be established and used to show precocious development of the laryngeal characters compared to sexual maturity of seals. The growth curve could be established for the bearded seal and the harp seal. Sexual maturity was determined from the standard length of the animal's body according to the literature. For the ringed seal, females over 112.9 cm and males over 116.3 cm were kept (Lowry, 1982); for the hooded seal, females over 220 cm and males over 250 cm were included (King, 1983); and for the grey seal, females over 180 cm and males over 220 cm were kept (King, 1983).

Three more adult seals from Antarctica, a Weddell seal, a leopard seal and a Ross seal, were added to the comparative study. These data were taken from earlier work done by Piérard (1969) and by King (1972). Because of their more limited variable matrix, antarctic species were not included in all analyses.

Morphometric analysis

For each variable measured in each species, descriptive statistics (mean, standard deviation, etc.) were calculated and are reported in the appendix. The normality of the data was checked using the Shapiro-Wilk test (UNIVARIATE procedure, PC-SAS). Homogeneity of variances was checked with the nonparametric Kruskal-Wallis test (NPAR1WAY procedure, PC-SAS).

Relationships among variables and among individual seals were explored using the principal component analysis (PRINCOMP procedure, PC-SAS). This ordination method summarizes, as a dimension-reducing technique, the greatest variability of a covariance or a correlation matrix of a high number of variables and gives the amount of variance explained by each independent principal component (Legendre

and Legendre, 1984). This analysis was performed on the correlation matrix since a certain number of variables were measured in different units (e.g. Legendre and Legendre, 1984). A first principal component analysis was performed on all animals except antarctic seals using 39 variables. In a second principal components analysis, the number of variables was reduced to 13 in order to include antarctic seals in the analysis.

A canonical discriminant analysis (CANDISC procedure, PC-SAS) was carried out to identify the best linear combination of variables that could differentiate species, by evaluating the relative contribution of each variable to the discrimination. The discriminant functions resulting from the analysis identified the morphological characters that maximized intergroup differences and minimized intragroup variability (Legendre and Legendre, 1984). Only four species, the harp seal, bearded seal, ringed seal and hooded seal had a sufficient number of observations to be included in the analysis. The analysis was done using the standardized canonical coefficients.

A stepwise discriminant analysis (STEPDISC procedure, PC-SAS) was also performed on the same variables to see if similar results would be obtained. The backward elimination process removes at each step the variable that contributes least to the discriminatory power of the model as measured by Wilks' lambda until the significance level (0.05) for retaining variables is met.

Finally, to investigate the degree of similarity between the different species of seals, an average linkage cluster analysis (CLUSTER procedure, PC-SAS) was carried out. Morphological characters with the highest discriminatory power were used for clustering. A second cluster analysis was also done on a restricted matrix including antarctic seals.

All analyses were carried out on raw data matrices and on matrices composed of ratios where all variables were then divided by the standard length of the animals (BL), except for the muscle variables which were divided by the total muscular mass (PTOMUSC). Some analyses, like discriminant analyses, have also been performed on log-transformed data. But because the results obtained were quite similar, only analyses on raw data are presented here. If not otherwise specified, the probability level used for all statistical tests was 0.05.

3.3 Results

The first principal component analysis, realized on 39 anatomical characters, revealed that the first ten principal components explain 90% of character variance (Table 3). Character scores on the first four principal components, which accounted for 80% of the total variation, are given in Table 4, and the projection of individual seals onto combinations of some selected axes is shown in Figure 2.

The first principal component (54.4% of total variation) represented a general size factor. All characters but one have positive eigenvectors, the exception being

the measure of the angle of the vocal fold which is not related to a size factor. Most of the characters have also relatively high values indicating an increase in magnitude along this axis. The low score variables, CT5 and CUNLONG, are not correlated with size. The ordination of the specimens onto the first two principal axes (Figure 2) also shows the presence of the size factor along the first axis, the ringed seal having the smallest larynx and the hooded seal the biggest one.

The second principal component represents 15.4% of total variation (Table 3). The two highest scores (CT5 and CUNLONG) which were very low in the first axis (Table 4), reflect the gap in these two characters between the harp seal and the other species. For the harp seal, these structures are almost absent, while they are well developed in the other species.

In general, the subsequent axes describe the shape variation of the laryngeal apparatus as shown by the contrasts of positive and negative values of the characters (Table 4). While the third axis does not obviously discriminate between different groups, the fourth axis clearly separates the grey seal from the other species (Figure 2). The five main variables responsible for this isolation are CT4, CT6MOY (which are both related to the caudal cornu), CORNI1, CORNI2 and INFGLOLE.

Overall, the first axis has separated the ringed seal and the hooded seal in association with the grey seal, the second axis has distinguished the ringed seal and the harp seal, and the fourth axis has isolated the grey seal.

Another principal component analysis was performed on a limited correlation matrix allowing the antarctic seals to be added in the analysis. The scores of the thirteen variables tested are presented in Table 5. The different species have been isolated in the same way as in the previous principal component analysis. The antarctic seals are highly associated with the bearded seal (Figure 3). The third axis has been able to separate the three southern species from nearly all others. The angle of the vocal folds (PVOCANGL) and the length of the corniculate cartilage (CORNI1) are mostly responsible for this separation (Table 5).

According to the canonical discriminant analysis, 76% of the intergroup variation can be explained by the first discriminant function (Table 6) which clearly separates the four species along the axis (Figure 4). The most discriminating characters separating the four species are the length of the cuneiform cartilage (CUNLONG), the dorsoventral maximum length of the cricoid cartilage (CC7), and the dorsoventral length of the sesamoid cartilage (SESAM2). In general, however, the direction of the variation showed by the first axis involved many features of the cricoid cartilage (CC variables) as well as the thyroid cartilage (CT variables). The variables INFGLOLE, SUPGLOLE and PVOCLEN also contributed significantly to the discriminant function.

The second discriminant function mainly described the variation between the ringed seal and all other species (Figure 4). The standardized canonical coefficients revealed that the major part of the variation was attribual again to the shape of

the cricoid cartilage (CC2 and CC7), and to a lesser extent to different muscles (CRARDOTO, CRITHYTO, INARYTO). There may be a size influence within the axis since the length of the larynx (L4) became more significant.

The third discriminant function, which explained 10.3% of the intergroup variation, mainly distinguished the hooded seal and the bearded seal from the other two species (Figure 4). The highest character values for this axis were shown by the width of the rostral cornus of the thyroid cartilage (CT7MOY), the anteroposterior length of the arytenoid cartilage (CA2), and by two muscles (CRARDOTO, CRITHYTO).

The stepwise discriminant analysis, realized with a 0.05 significance level for retaining variables, emphasized mostly the same variables as the canonical discriminant analysis that best discriminated between groups.

The dendrogram obtained with the cluster analysis on the correlation matrix of raw data is shown in Figure 5. The selection of the variables used for the analysis was based on their scores obtained in the previous analyses. The seventeen characters retained were: CC1, CC2, CC4, CC6, CC7, CT6MOY, CT7MOY, CA1, CUNLONG, SESAM2, PVOCLEN, PVOCANGL, GLOTCART, GLOTMEMB, INFGLOLE, INFGLOWI, CRARDOTO. Other combinations of variables have also been tried with similar results.

The results show that the ringed seal, the grey seal and the harp seal are closely associated as the similarity analysis was unable to fully distinguish between the three groups. The hooded seal is related to this association at the average linkage of 1.32 while the bearded seal joins the other species at the level of 1.83.

A second cluster analysis was performed with the antarctic seals on a limited matrix including all available variables for these species (CC1, CC2, CC5, CC6, CT3, CT4, CT5, CA1, CA2, CA3, CORNI1, CORNI2, PVOCANGL). The dendrogram, which was very similar to the previous one, showed however that the leopard seal and the Ross seal are closely related (0.35 average distance) and that both are similar to the bearded seal (a distance of 0.86). According to these results, the bearded seal is more related to the two antarctic species than to any other northern species. The Weddell seal seems to be isolated, joining the other species in last position at the level of 3.15 (Figure 6).

3.4 Discussion

The results show that speciation among pinnipeds on the basis of the laryngeal morphology is well established. A small number of characters were sufficient to distinguish between species. In all analyses, the shape of the different cartilages were always more efficient at separating groups than the muscular mass of the larynx, suggesting that the evolutionary process has acted more on cartilages than on muscles.

Behavioural factors are mostly responsible for the evolution of the vocal repertoire

of a species (Table 1). A general model of various situations that required specific types of call is drawn in Figure 7. Gregarious seals are more likely to develop a wide vocal repertoire because of frequent interactions between individuals, and subsequently, because of the large variety of signals they need to send. This is shown in Table 1 where solitary species, even if highly vocal, have developed only a few calls corresponding to their needs, while gregarious species have evolved an extensive repertoire.

The evolution of the anatomy of the larynx does not seem to have been influenced in a major way by the social and vocal behaviour of the various species. In fact, the development of the larynx follows almost exactly the general phylogenetic classification of pinnipeds, especially for northern seals. The ringed seal, the grey seal and the harp seal possess a very similar larynx and are members of the same tribe. The hooded seal is closely related morphologically to them and is also part of the same subfamily. Southern seals, namely the leopard seal and the Ross seal, which are parts of the same tribe, possess similar larynges. The larynx of the Weddell seal diverged widely from those of the others. Only the bearded seal, which clustered with antarctic seals, apparently diverges from its conventional phylogenetic classification.

The similarity between the bearded seal and antarctic seals is not surprising. In fact, the bearded seal is considered to be the most primitive arctic seal (Burns and Fay, 1970; King, 1966). For example, the structure of the ilium and the position of the foramen lacerum posterius are characteristics that the bearded seal shares with the Monachinae. Marked similarities are seen between the monk seal and the bearded seal: they are the only ones to have four mammary teats instead of two, and smooth mustache whiskers instead of the beaded ones of the other species (King, 1966). Fay *et al.* (1967) also pointed out the resemblance between the bearded seal and southern seals at the cytogenetic level: bearded seals and Weddell seals have both 34 chromosomes whereas other northern seals have only 32. A comparative study on forelimb myology revealed that the bearded seal possesses characters common to the Monachinae but not common to the Phocinae in which the bearded seal is classified (Quakenbush, 1989). The laryngeal similarity exhibited by the bearded seal with the antarctic seals might be just another indication that the bearded seal represents the ancestral link between the Monachinae and the Phocinae.

3.5 References

- BURNS J.J. AND F.H. FAY. 1970. Comparative morphology of the skull of the ribbon seal, *Histiophoca fasciata*, with remarks on systematics of Phocidae. *J. Zool. London* **161**: 363-394.
- CLEATOR, H.J., I. STIRLING AND T.G. SMITH. 1989. Underwater vocalizations of the bearded seal (*Erignathus barbatus*). *Can. J. Zool.* **67**: 1900-1910.

- FAY, F.H., V.R. RAUSCH AND E.T. FELTZ 1967. Cytogenetic comparison of some pinnipeds (Mammalia: Eutheria). *Can. J. Zool.* **45**: 773-778.
- KING, J.E. 1966. Relationships of the hooded and elephant seals (genera *Cystophora* and *Mirounga*). *J. Zool. London* **148**: 385-398.
- KING, J.E. 1972. On the laryngeal skeletons of the leopard seal, *Hydrurga leptonyx* and the Ross seal, *Ommatophoca rossi*. *Mammalia* **36**: 146-156.
- KING, J.E. 1983. *Seals of the world*. Oxford University Press. 240 pp.
- LEGENDRE, L. AND P. LEGENDRE. 1984. *Ecologie numérique* (2e édition.). Tome 1: Le traitement multiple des données écologiques; Tome 2: La structure des données écologiques. Presses de l'Université du Québec et Masson Cie. 260; 335pp.
- LOWRY, L.F., K.J. FROST, AND J.J. BURNS. 1982. Food of ringed seals and bow-head whales near Point Barrow, Alaska. *Can. Field-Nat.* **92**: 67-70.
- MØHL, B., J.M. TERHUNE AND K. RONALD. 1975. Underwater calls of the harp seal, *Pagophilus groenlandicus*. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* **169**: 533-543.
- NEGUS, V.E. 1962. *The comparative anatomy and physiology of the larynx*. Hafner Publishing Company, New York. 230pp.
- PIÉRARD, J. 1969. Le larynx du phoque de Weddell (*Leptonychotes weddelli*, Lesson 1826). *Can. J. Zool.* **47**: 77-87.
- QUAKENBUSH, L.T. 1989. Forelimb myology as evidence of the primitive status of *Erignathus barbatus*. *Abstracts. 8th Biennial Conference on the Biology of Marini Mammals*. Pacific Grove, California, Dec. 7-11, 1989.
- RIEDMAN, M. 1990. *The Pinnipeds. Seals, sea lions, and walruses*. University of California Press. Berkeley. 439 pp.
- STIRLING, I. 1973. Vocalization in the ringed seal (*Phoca hispida*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* **30**: 1592-1594.
- STIRLING, I. AND D.B. SINIFF. 1978. Underwater vocalizations of leopard seals (*Hydrurga leptonyx*) and crabeater seals (*Lobodon carcinophagus*) near the South Shetland Islands, Antarctica. *Can. J. Zool.* **57**: 1244-1248.
- TERHUNE, J.M. AND K. RONALD. 1973. Some hooded seal (*Cystophora cristata*) sounds in March. *Can. J. Zool.* **51**: 319-321.

- THOMAS, J.A. AND V.B. KUECHLE. 1982. Quantitative analysis of Weddell seal (*Leptonychotes weddelli*) underwater vocalizations at McMurdo Sound, Antarctica. *J. Acoust. Soc. Am.* **72**: 1730-1738.
- THOMAS, J.A. AND I. STIRLING. 1983. Geographic variation in the underwater vocalizations of Weddell seal (*Leptonychotes weddelli*) from Palmer Peninsula and McMurdo Sound, Antarctica. *Can. J. Zool.* **61**: 2203-2212.
- WATKINS, W.A. AND W.E. SCHEVILL. 1979. Distinctive characteristics of underwater calls of the harp seal, *Phoca groenlandica*, during the breeding season. *J. Acoust. Soc. Am.* **66**: 983-988.

FIGURE 1: Classification of Pinnipeds (from Riedman, 1990)

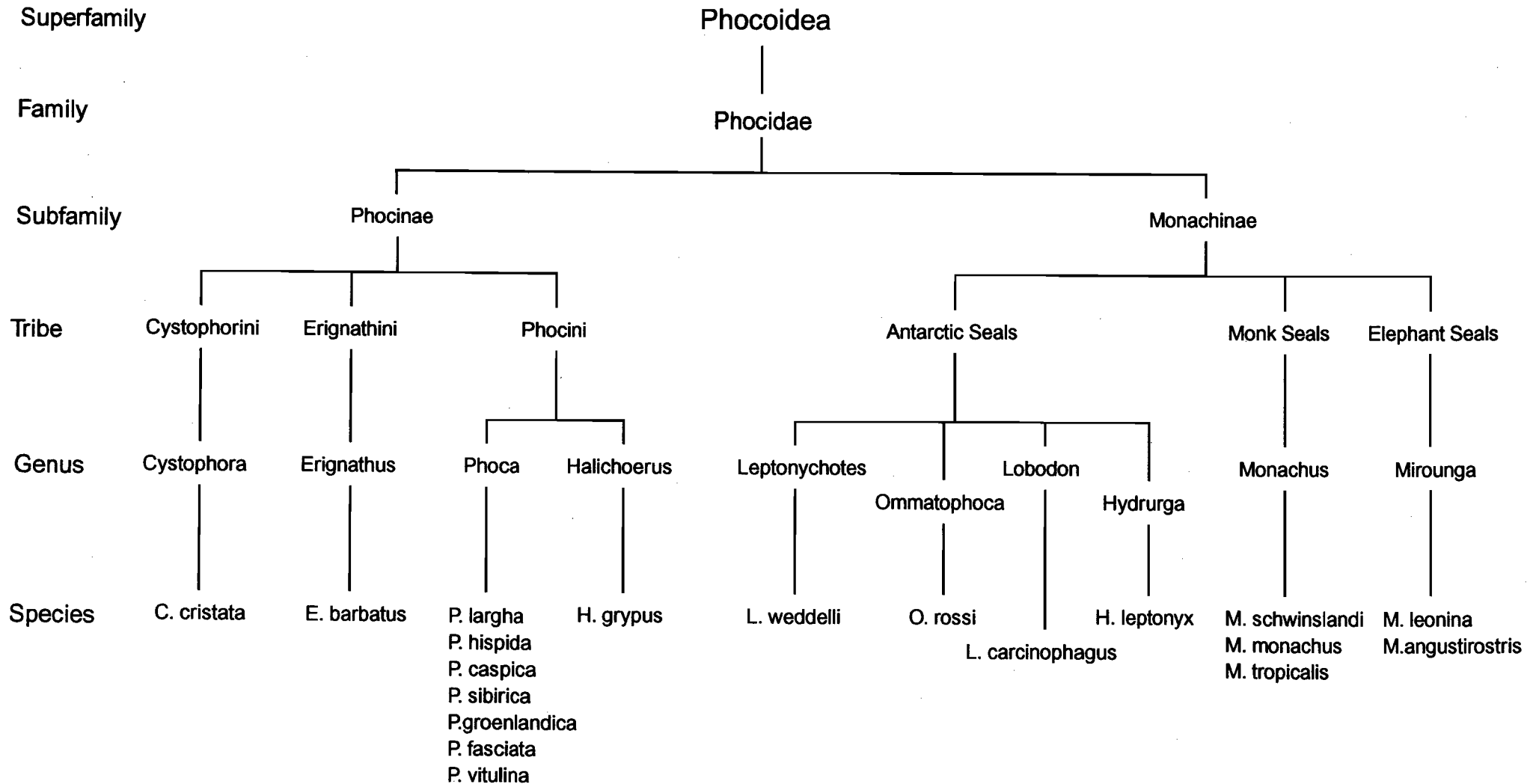


TABLE 1: Social Behaviour and Vocal Repertoire of some Phocid Seals

Species	Social Behaviour from Riedman (1990)	Number of call types in repertoire*	References
<i>Phoca groenlandica</i> (Harp seal)	gregarious	16 17	Møhl <i>et al.</i> (1975) Watkins (1979)
<i>Leptonychotes weddelli</i> (Weddell seal)	gregarious	12 55	Thomas <i>et al.</i> (1982) Thomas and Stirling (1983)
<i>Halichoerus grypus</i> (Grey seal)	gregarious		
<i>Ommatophoca rossi</i> (Ross seal)	solitary		
<i>Hydrurga leptonyx</i> (Leopard seal)	solitary	4	Stirling and Siniff (1978)
<i>Erignathus barbatus</i> (Bearded seal)	solitary	2	Cleator <i>et al.</i> (1989)
<i>Phoca hispida</i> (Ringed seal)	solitary	4	Stirling (1973)
<i>Cystophora cristata</i> (Hooded seal)	solitary	3	Terhune and Ronald (1973)

* The definition of call type might vary with authors; the numbers presented here are therefore approximative.

TABLE 2: List of Laryngeal Measurements

L4	Dorsal length of the larynx, from the cranial edge of the larynx (without the epiglottis) to the first full ring of the trachea
L7	Perpendicular length between the cranial edge of the thyroid cartilage and the imaginary line joining the angles of the jaw
L8	Length between the cranial edge of the thyroid cartilage and the tip of the lower lip
CRARDOTO	Dry weight of the dorsal crico-aryteroid muscle (both sides)
CRITHYTO	Dry weight of the dorsal crico-thyroid muscle (both sides)
THYARYTO	Dry weight of the dorsal thyroaryteroid muscle (both sides)
CRARLATO	Dry weight of the lateral crico-aryteroid muscle (both sides)
INARYTO	Dry weight of the lateral inter-aryteroid muscle (both sides)
CC1*	Saggital and interior length between the lamina posterior edge and the arch posterior edge of the cricoid cartilage
CC2*	Saggital and interior length between the lamina anterior edge and the arch anterior edge of the cricoid cartilage
CC4	Maximum width of the cricoid cartilage
CC5*	Anteroposterior length of the cricoid cartilage lamina
CC6*	Anteroposterior length of the cricoid cartilage arch
CC7	Dorsoventral maximum length of the cricoid cartilage
CT2	Anteroposterior length between the cranial notch and the posterior notch of the thyroid cartilage
CT3	Dorsoventral maximum length of the thyroid cartilage
CT4	Length of the posterior cornu of the thyroid cartilage
CT5	Length of the anterior cornu of the thyroid cartilage
CT6	Width of the posterior cornu of the thyroid cartilage
CT7	Width of the anterior cornu of the thyroid cartilage
CT8	Anteroposterior maximum width of the thyroid cartilage lamina
CA1*	Dorsoventral length of the aryteroid cartilage
CA2*	Anteroposterior length of the aryteroid cartilage
CA3*	Lateromedian length (thickness) of the aryteroid cartilage
CORNI1*	Height of the corniculate cartilage
CORNI2*	Anteroposterior length of the corniculate cartilage
CUNLONG	Maximum length of the cuneiform cartilage
SESAM1	Anteroposterior length of the sesamoid cartilage
SESAM2	Dorsoventral length of the sesamoid cartilage
E1	Maximum width of the epiglottis
E2	Height of the epiglottis

TABLE 2 (continued)

PVOCLN	Length of the vocal fold
PVOCWID	Width of the vocal fold
PVOCTHIC	Thickness of the vocal fold
PVOCANGL*	Angle of the vocal fold with the long axis of the larynx
GLOTCART	Length of the cartilaginous setion of the glottis
GLOTMEMB	Length of the membranous section of the glottis
INFGLOLE	Anteroposterior length of the infraglottis space
SUPGLOLE	Anteroposterior length of the supraglottis space
INFGLOWI	Lateral width of the infraglottis space

* Variables used for the limited matrix when antarctic seals were included in the analysis

TABLE 3: Eigenvalues of the First Ten Principal Component Analysis for the Bearded Seal, Harp Seal, Grey Seal, Hooded Seal, and Ringed Seal Based on 39 Characters

Component	Eigenvalue	Proportion	Cumulative
I	21.2286	0.5443	0.5443
II	5.944	0.1537	0.6980
III	2.4691	0.0633	0.7613
IV	1.6570	0.0425	0.8032
V	0.9223	0.0236	0.8275
VI	0.7168	0.0184	0.8459
VII	0.6940	0.0178	0.8636
VIII	0.5913	0.0152	0.8788
IX	0.5358	0.0137	0.8925
X	0.4801	0.0123	0.9049

TABLE 4: Eigenvectors of the First Four Principal Component Analysis for the Bearded Seal, Harp Seal, Grey Seal, Hooded Seal, and Ringed Seal Based on 39 Characters

Variable	I	II	III	IV
L4	0.1999	0.0154	0.0974	0.0878
L8	0.1612	-0.0257	0.2453*	-0.1079
CC1	0.1057	0.2964*	0.1050	0.1091
CC2	0.1846	-0.1116	0.0870	-0.2123
CC4	0.2056	0.0459	-0.0188	0.1105
CC5	0.1863	0.0163	0.2371*	0.0639
CC6	0.1351	-0.2399*	-0.0329	0.1395
CC7	0.1865	-0.0716	0.1382	-0.1811
CT2	0.1403	0.1812	0.2054	-0.0713
CT3	0.1675	-0.1920	0.1290	-0.1978
CT4	0.1292	-0.0087	0.1286	0.3184*
CT5	0.0628	0.3270*	-0.1611	-0.1563
CT6MOY	0.1264	0.1758	-0.1783	0.3055*
CT7MOY	0.1604	-0.1984	-0.0705	0.1060
CT8	0.1729	0.1007	-0.0690	0.0314
CA1	0.1884	0.0828	-0.0239	-0.0733
CA2	0.1837	0.1434	-0.1223	-0.0878
CA3	0.1837	0.0011	0.1016	-0.2195
CORNI1	0.1464	-0.0822	-0.1197	0.2892*
CORNI2	0.1413	0.0479	0.2165	0.2863*
CUNLONG	0.0852	0.3418*	0.0525	-0.0894
SESAM1	0.1644	0.0545	-0.2124	0.0604
SESAM2	0.1324	0.2490	0.0257	-0.2630*
E1	0.1630	0.1308	-0.1548	0.0440
E2	0.1707	-0.0864	-0.0335	-0.0324
PVOCLEN	0.1660	-0.1953	-0.0547	-0.2012
PVOCWID	0.1482	-0.2237	0.1293	0.0075
PVOCTHIC	0.1451	-0.0038	0.1027	-0.0706
PVOCANGL	-0.0220	0.1924	0.4979*	-0.0206
GLOTCART	0.1679	0.1901	-0.0349	-0.0711
GLOTMEMB	0.1597	-0.1336	0.1694	0.1339
INFGLOLE	0.1600	0.0058	0.2246	0.3221*
SUPGLOLE	0.1794	-0.1130	-0.0229	-0.2161
INFGLOWI	0.1326	0.2261	-0.1528	0.1352
CRARDOTO	0.1925	0.0505	-0.2223	0.0603
CRITHYTO	0.1920	0.0660	-0.2309*	-0.0891
THYARYTO	0.1856	-0.1067	-0.1151	-0.1160
CRARLATO	0.1720	-0.1717	-0.1264	-0.0356
INARYTO	0.1700	-0.2072	-0.1311	0.0706
Relative % of Variability	54.4	15.4	6.3	4.3

* : Values outside the equilibrium circle of descriptors $r = \sqrt{d/n} = 0.23$

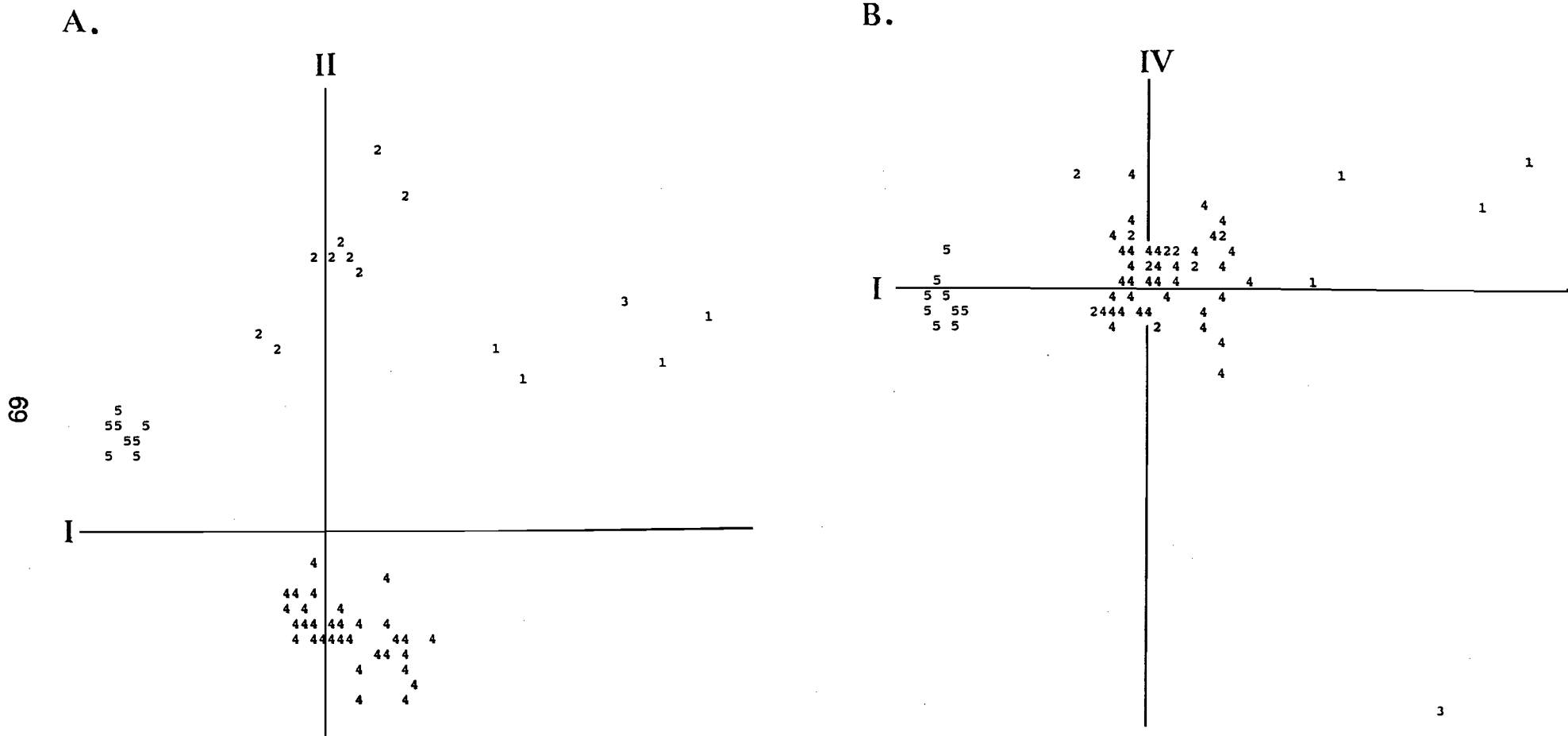


FIGURE 2: Principal Component Ordination of 67 Specimen Based on the Analysis of 39 Morphological Variables onto A) the First and Second Principal Axes, and B) the First and Fourth Principal Axes.
1: Hooded seal, 2: Bearded seal, 3: Grey seal, 4: Harp seal, 5: Ringed seal

TABLE 5: Eigenvectors of the First Seven Principal Component Analysis for All Species Based on 13 Characters

Variable	I	II	III	IV	V	VI	VII
CC1	0.2117	0.4544*	-0.1272	0.0846	0.2344	-0.1004	-0.6216*
CC2	0.3476	-0.1774	0.1770	-0.1432	-0.2520	-0.1178	0.2557
CC5	0.3572	0.0293	0.1652	0.1723	0.0519	-0.0565	-0.2807
CC6	0.2404	-0.3502	0.1684	-0.1600	0.4414*	0.4774*	-0.0950
CT3	0.3245	-0.2828	0.2153	-0.0655	-0.1477	-0.2949	-0.0122
CT4	0.2695	-0.0390	-0.1775	0.3195	0.6234*	-0.4048*	0.3495
CT5	0.1099	0.4976*	-0.3337	-0.3374	-0.0313	-0.0949	0.4014*
CA1	0.3571	0.0956	-0.1518	-0.1535	-0.1633	0.0557	-0.1213
CA2	0.3034	0.2837	0.0715	-0.2563	-0.0043	0.4464*	0.0727
CA3	0.3553	0.0519	0.2233	-0.2003	-0.1031	-0.2515	0.0355
CORNI1	0.2437	-0.2338	-0.5396*	0.1555	0.0113	0.3714	0.1762
CORNI2	0.2317	0.0432	-0.1358	0.6431*	-0.4714*	0.1202	-0.0034
PVOCANGL	-0.0059	0.4013*	0.5656*	0.3603	0.1136	0.2589	0.3531
Relative % of Variability	46.7	17.8	8.8	7.9	5.3	3.7	3.0

* : Values outside the equilibrium circle of descriptors $r = \sqrt{d/n} = 0.39$

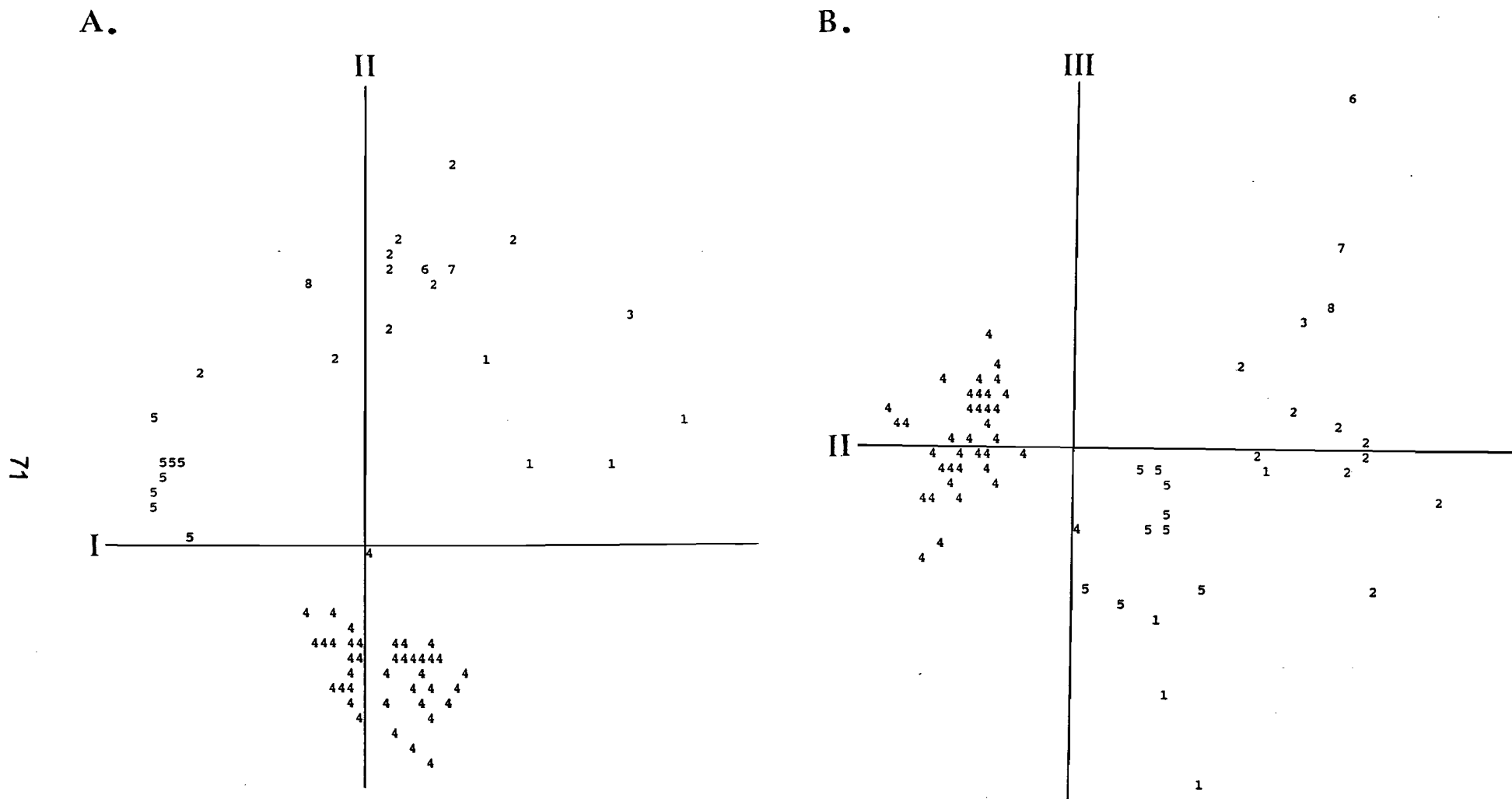


FIGURE 3: Principal Component Ordination of 70 Specimen Based on the Analysis of 13 Morphological Variables onto A) the First and Second Principal Axes, and B) the First and Third Principal Axes.

1: Hooded seal, 2: Bearded seal, 3: Grey seal, 4: Harp seal, 5: Ringed seal, 6: Ross seal, 7: Leopard seal, 8: Weddell seal

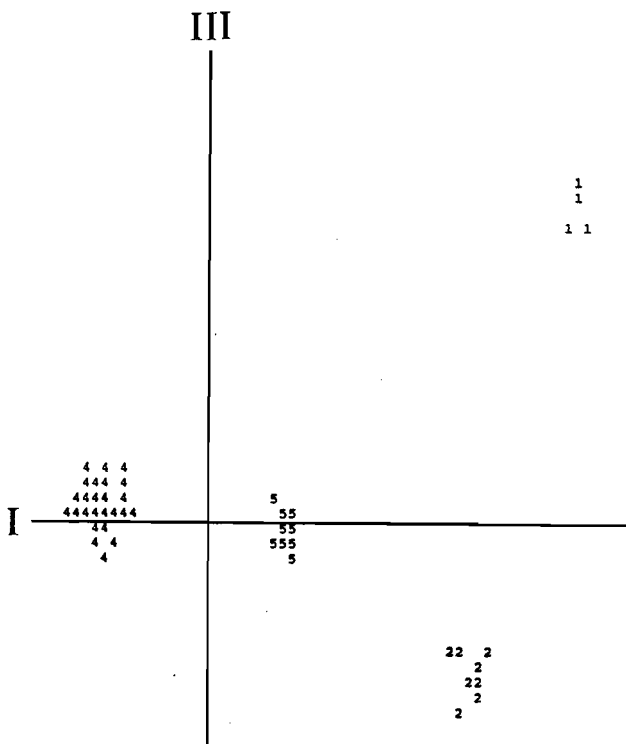
TABLE 6: Standardized Discriminant Function Coefficients for the Three Discriminant Functions calculated from 39 Morphological Variables

Variable	I	II	III
L4	0.9393	2.7512	1.0044
L8	-0.6959	0.2177	-0.0811
CC1	-0.3838	-0.3941	-1.1314
CC2	3.1412	-6.2393	-1.6312
CC4	2.2723	-0.7376	-0.0067
CC5	-0.4083	0.1465	-0.8952
CC6	0.9328	-0.8012	1.2450
CC7	-4.2179	5.6821	0.4995
CT2	-0.5158	0.2380	-0.8925
CT3	-1.5496	-0.9933	-0.7768
CT4	-0.8719	0.7285	-0.1337
CT5	1.2228	-0.8352	1.0683
CT6MOY	1.8990	-1.5272	1.0844
CT7MOY	-1.7281	1.7640	2.7184
CT8	0.3280	-0.5926	-0.6017
CA1	-0.8755	-0.8224	1.1619
CA2	0.7164	-0.4968	1.4776
CA3	-0.2465	0.7473	0.2996
CORNI1	-0.2191	0.5315	-0.5766
CORNI2	0.6533	0.2707	-0.9604
CUNLONG	5.3378	-0.0291	0.4976
SESAM1	-0.5001	-0.0782	0.5843
SESAM2	3.3443	1.4681	-0.1528
E1	0.5329	-0.0018	-0.9002
E2	0.9267	0.4751	1.2513
PVOCLEN	-1.5281	-0.2970	0.4597
PVOCWID	0.2838	1.0773	-0.7287
PVOC THIC	0.4224	0.0935	0.6178
PVOCANGL	-0.0040	0.4648	-1.0955
GLOTCART	0.5375	-0.6944	-0.0599
GLOTMEMB	0.3745	0.7520	0.4332
INFGLOLE	-2.3750	1.2873	-0.1434
SUPGLOLE	-1.2812	0.2308	-0.7148
INFGLOWI	1.0650	1.5681	-0.0569
CRARDOTO	0.4696	-3.0914	2.3196
CRITHYTO	-0.3355	2.4521	-1.5159
THYARYTO	0.9407	-0.5477	0.0569
CRARLATO	-0.6527	-0.8152	-1.0990
INARYTO	-0.6695	1.2329	0.6067
Relative % of Variability	76.1	13.2	10.6

A.



B.



C.

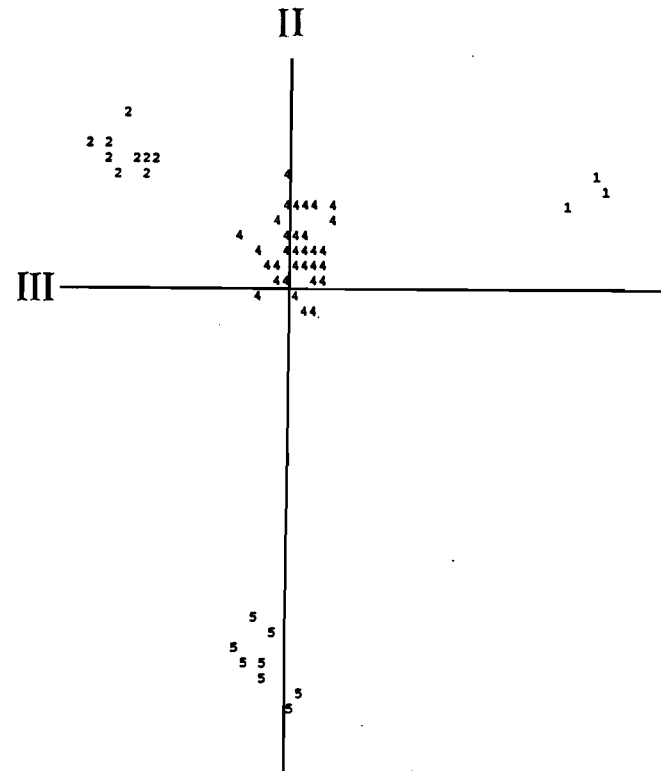


FIGURE 4: Projection of the 66 Individuals of 4 Species Based on the Analysis of 39 Morphological Variables onto A) the First and Second Discriminant Axes, B) the First and Third Axes, and C) the Second and Third Discriminant Axes.
1: Hooded seal, 2: Bearded seal, 4: Harp seal, 5: Ringed seal

FIGURE 5: Cluster analysis of 39 morphological characters for five northern species, showing the laryngeal affinities (Numbers in brackets represent the number of clusters group together in the first steps of the analysis).

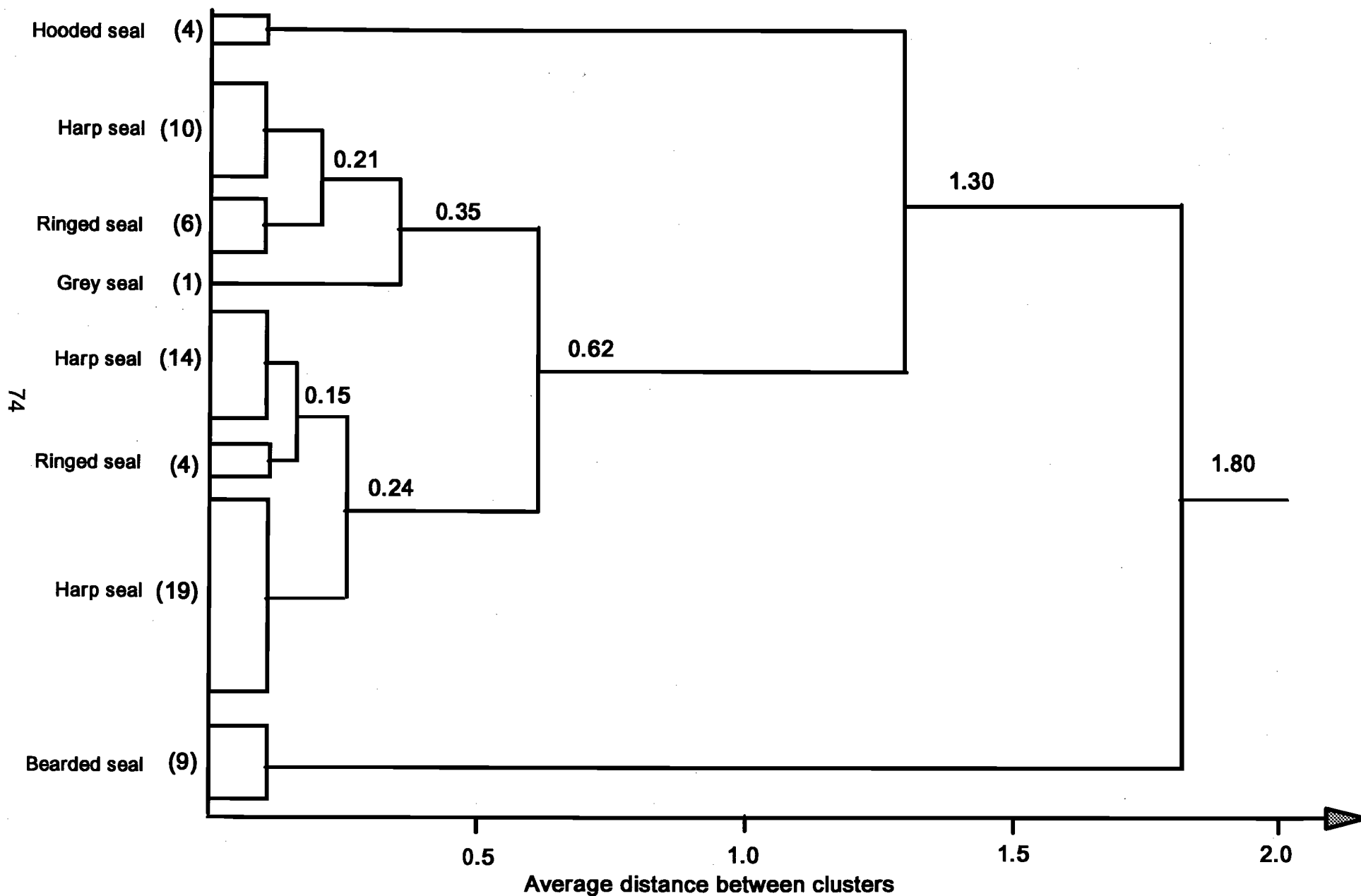


Figure 6: Cluster analysis of 13 morphological characters for eight species, showing the laryngeal affinities
(Numbers in brackets represent the number of clusters group together in the first steps of the analysis).

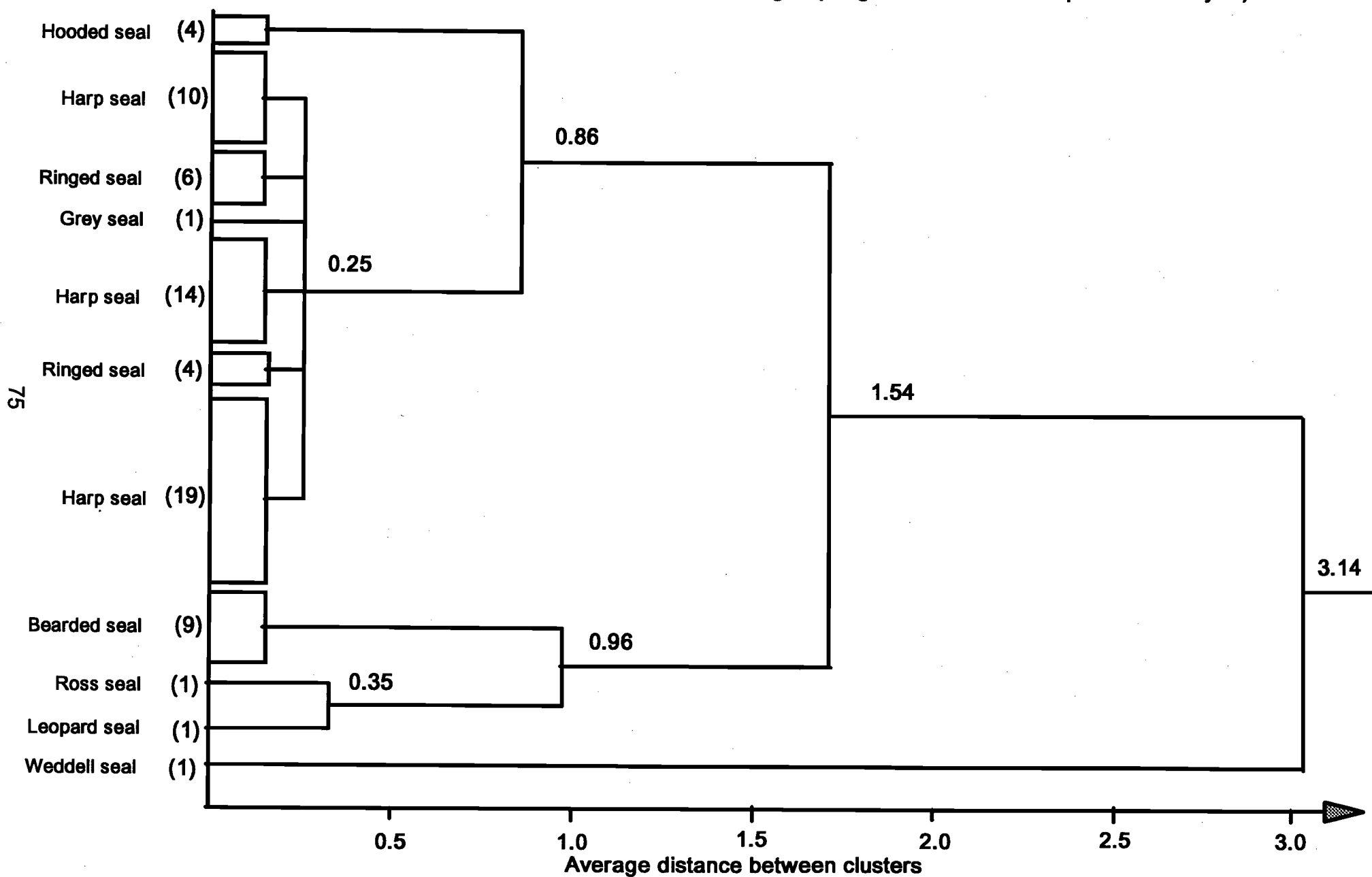
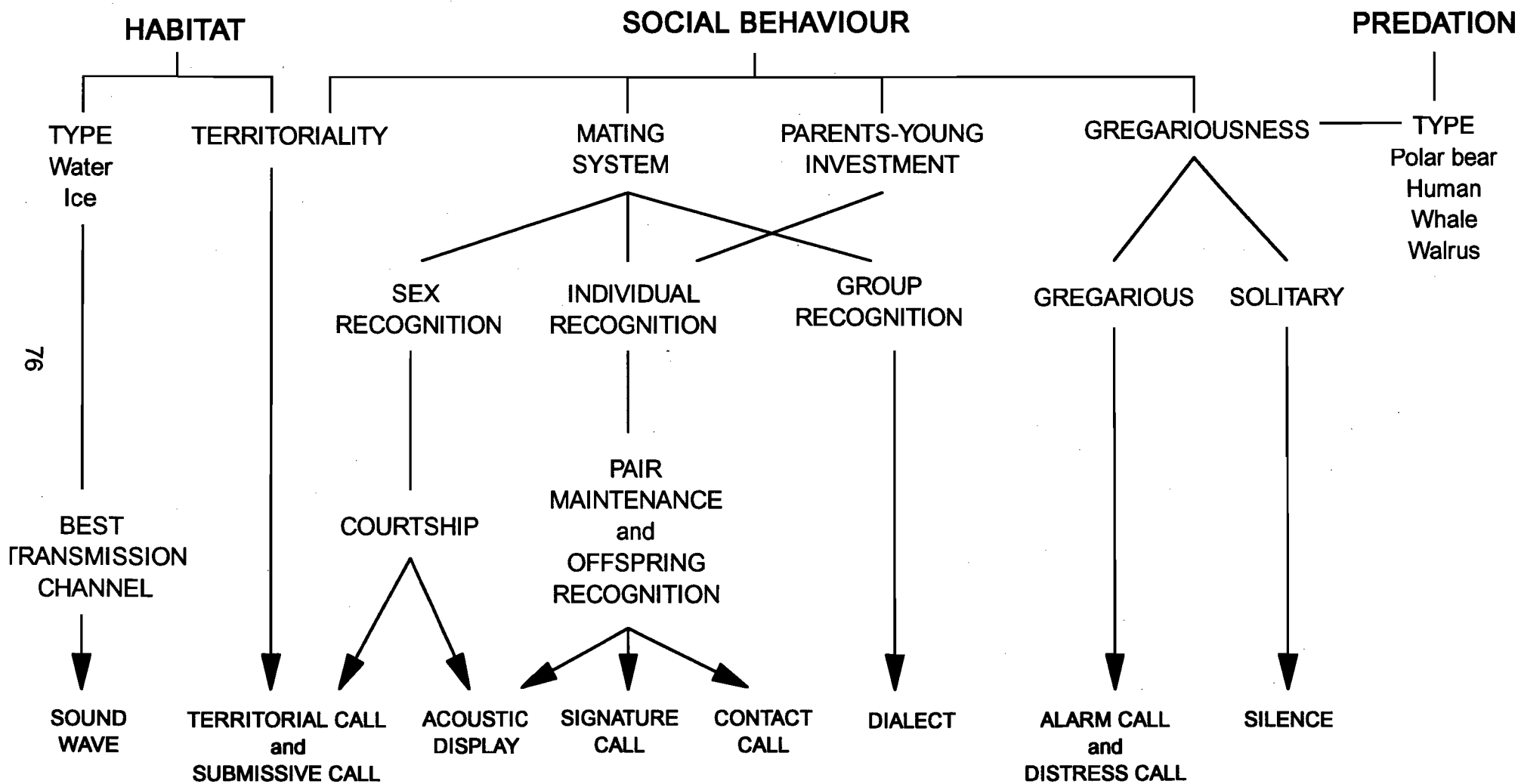


FIGURE 7: Communication System of Pinnipeds



4 Note: External structure of the lungs of the harp seal (*Phoca groenlandica*)

4.1 Introduction

Pinnipeds, unlike other mammals, exhibit physiological adaptations to both air and marine environments that make them well adapted to both habitats. The lungs of most pinnipeds are about equal in size to each other, and are lobulated approximately as those of normal terrestrial mammals, for which both lungs have three main lobes with an additional small intermediate lobe in the right lung (King, 1983). However, there is a tendency for a reduced lobulation of the lungs of walrus, ribbon seal, harp seal and larga seal, which are reported as having practically no lobulation (Tarasoff and Kooyman, 1973; Sokolov *et al.*, 1971; Fay, 1981).

The number of lobes is usually a specific characteristic but variations within species have been reported for the harbour seal and, to a lesser extent, for the ringed and bearded seals; however, variations occurred for subspecies or populations exhibiting highly different mode of life (Sokolov *et al.*, 1971). According to the literature (Murie, 1870; Tarasoff and Kooyman, 1973; Ronald and Healey, 1981), the external structure of the lungs of the harp seal consists in a right lung unlobulated and a left lung partially divided into two lobes.

During our study on the larynx of the harp seal, we were struck by the total lack of lobulation in the lungs of the seals under investigation, thus prompting the inclusion of this additional information.

4.2 Materials and Methods

In spring 1989 and 1990, 44 harp seals were collected in the Gulf of St-Lawrence near Les Escoumins, and 18, near Les Iles-de-la-Madeleine. Examination of the external structure of the lungs was performed on these animals either in laboratory or in the field. No measurements were taken.

4.3 Results

Samples from the Escoumins and the Iles-de-la-Madeleine were first analysed separately. The frequency of lobes from both areas showed about the same pattern of distribution (Figure 1). Since the two samples are from the Newfoundland area population (Sergeant, 1971), all the data were put together for further analyses. A t-test showed that the calculated mean of the number of lobes ($\bar{x} = 2.32$) was significantly lower than the expected mean of three lobes described by the literature ($z = -9.71$, $\alpha = 0.05$). The calculated mean was also significantly different from a mean of two lobes ($z = 4.57$, $\alpha = 0.05$).

However, the data show a clear tendency to unlobulated lungs with 58.3% of specimens having a two lobe pattern and only 27.1% the three lobe pattern (Figure 2). The data also revealed the presence of a certain number of animals with four (6.3%) and five (8.3%) lobes in their lungs. These results do not conform to the previously reported description of the external aspect of the lungs of the harp seal. Previous literature reports do not mention finding strictly unlobulated lungs, or the other four and five lobe types we encountered.

A comparison between sexes revealed no significant differences ($t_c = 0.78$, $\alpha = 0.05$) in the number of lobes. There was also no correlation between the body length of the animals and the number of lobes ($\rho = -0.18$, $p = 0.32$).

4.4 Discussion

The study showed that there was a higher degree of variability in the lung lobulation of the harp seal than previously thought. It is very uncommon to see variations in the lobulation of lungs within a species (Piérard, personal communication; Sokolov *et al.*, 1971). Moreover, this has never been reported within a same population. Even genetic hazards which might explain the four and five lobe patterns fail to explain the high variation recorded in the two and three lobe patterns. Two explanations might be considered here. The first one deals with gene-flow between different harp seal populations; the second one, with the evolutionary process.

There are three distinct populations of harp seal, the White Sea, the Greenland Sea and the Newfoundland area populations (King, 1983; Sergeant, 1971). To obtain different lung patterns we observed, it is possible that individuals from the White Sea or the Greenland populations have, at some time, joined the Newfoundland population and altered its genetic pool. Unfortunately, there are no literature reports on lobulation in lungs of White Sea and Greenland harp seals. According to Piérard (personal communication), the seals studied by Tarasoff and Kooyman (1973) also came from the Newfoundland population and it is highly probable that the ones investigated by the other studies were from that population as well.

The second explanation is more difficult to verify since it deals with the natural selection on the pattern of lobulation of lungs. There seems to be a tendency to reduce lobulation of the lungs in marine mammals compared to terrestrial mammals (Tarasoff and Kooyman, 1973). Moreover, this tendency is accentuated in marine mammals intimately associated with water like cetaceans (Figure 3). The development of lobulation cannot be correlated with the systematic framework of phylogenetic relations of pinnipeds (Sokolov *et al.*, 1971). For example, in the phocids, various degrees of division of the lungs are observed ranging from six lobes to unlobulated lungs. By contrast, according to Boyd (1975), the four species of antarctic seals show "multi-lobed" lungs (he did not specify how many lobes).

Even if the reason for a reduction in lobulation of the lungs in many marine mammals remains unknown, Slijper (1962) has suggested that decreased lobulation of the lungs may be related to efficiency and rapidity of gaseous exchange. The less

lobulated lungs possibly act more uniformly and change shape less than the highly lobulated lungs in terrestrial mammals. In fact, cetaceans which have unlobulated lungs may exchange up to 80 to 90% of their lung capacity with each breath, while this value is from 10 to 15% for terrestrial mammals (Tarasoff and Kooyman, 1973). According to Tarasoff and Kooyman (1973), there is a correlation, in otarids, between time spent on land and increased lobulation.

Is the harp seal getting more "marine" with time? The harp seal is one of the pinnipeds which has the most extended marine life. For example, its time spent feeding pups on the ice is minimum compared with other pinnipeds, taking from 10 to 12 days (Ronald and Healey, 1981). However, the bearded seal which is also highly associated with water shows a six lobe pattern.

The harp seal is also well known for its long migrations (up to 5000 km, see Sergeant, 1970; Riedman, 1990). Long-distance migrations not associated with pack ice are not common among pinnipeds. Only the harp seal and the hooded seal seem to undertake such migrations (Riedman, 1990). According to King (1983), harp seals while on migration, "leap and jump out of the water like dolphins". The efficiency and rapidity of air exchange while migrating might then be the key factor explaining the lobe reductions seen in the harp seal.

4.5 References

- FAY, F.H. 1981. Walrus *Odobenus rosmarus*. in *Handbook of marine mammals*, vol.1 edited by S.H. Ridgway and R.J. Harrison. Academic Press, London, pp. 1-23.
- KING, J.E. 1983. *Seals of the world*. Oxford University Press. 240 pp.
- MURIE, J. 1870. On *Phoca groenlandica*, Mull.: its mode of progression and its anatomy. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 5: 604-608.
- RIEDMAN, M. 1990. *The pinnipeds*. University of California Press, Berkeley. 439 pp.
- RONALD, K. AND P.J. HEALEY. 1981. Harp seal *Phoca groenlandica* Erxleben, 1777. In *Handbook of marine mammals*, vol.2: *Seals* edited by S.H. Ridgway and R.J. Harrison. Academic Press, London, pp. 55-87.
- SERGEANT, D.E. 1970. Migration and orientation in harp seals. In *Proc. 7th Annu. Conf. Biol. Sonar Diving Mamm.*, 23-24 Oct., 1970, Stanford Res. Inst., Biol. Sonar Lab., Menlo Park, CA., pp. 123-131.
- SERGEANT, D.E. 1971. Calculation of production of harp seals in the western north atlantic. In *Redbook 1971. Part III. Selected papers from the 1971 annual*

meeting. International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries, Dartmouth, N.S., pp. 157-183.

SLIJPER, E.J. 1962. *Whales*. Hutchinson, London.

SOKOLOV, A.S., G.M. KOSYGIN AND A.P. SHUSTOV. 1971. Structure of the lungs and trachea of Bering Sea pinnipeds. In *Pinnipeds of the North Pacific*, edited by V.A. Arsen'ev and K.I. Panin. Israel Program Sci. Transl. Jerus., pp. 250-262.

TARASOFF, F.J. AND G.L. KOOYMAN. 1973. Observations on the anatomy of the respiratory system of the river otter, sea otter, and harp seal. The topography, weight, and measurements of the lungs. *Can. J. Zool.* 51: 163-170.

FIGURE 1: Number of lung lobes in harp seal

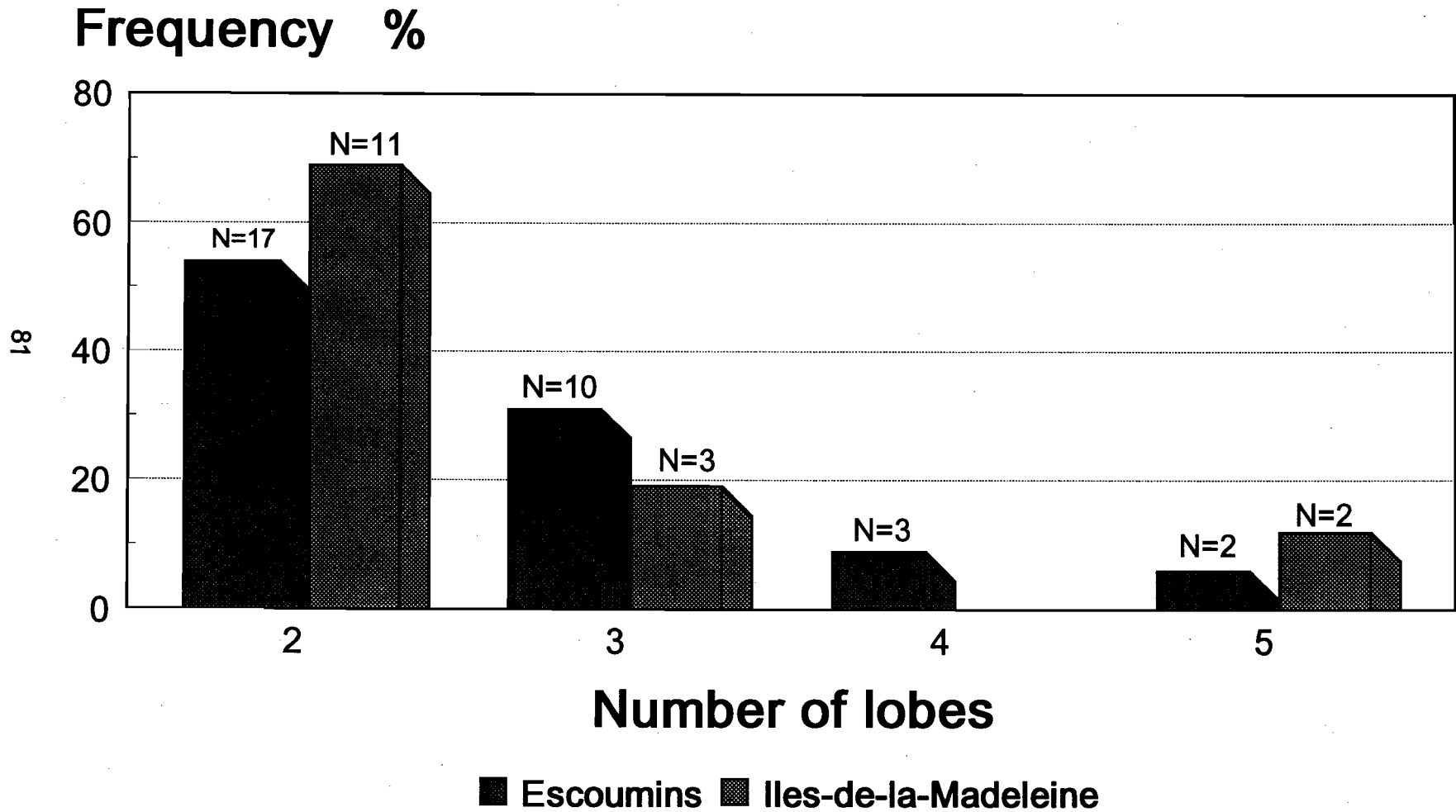
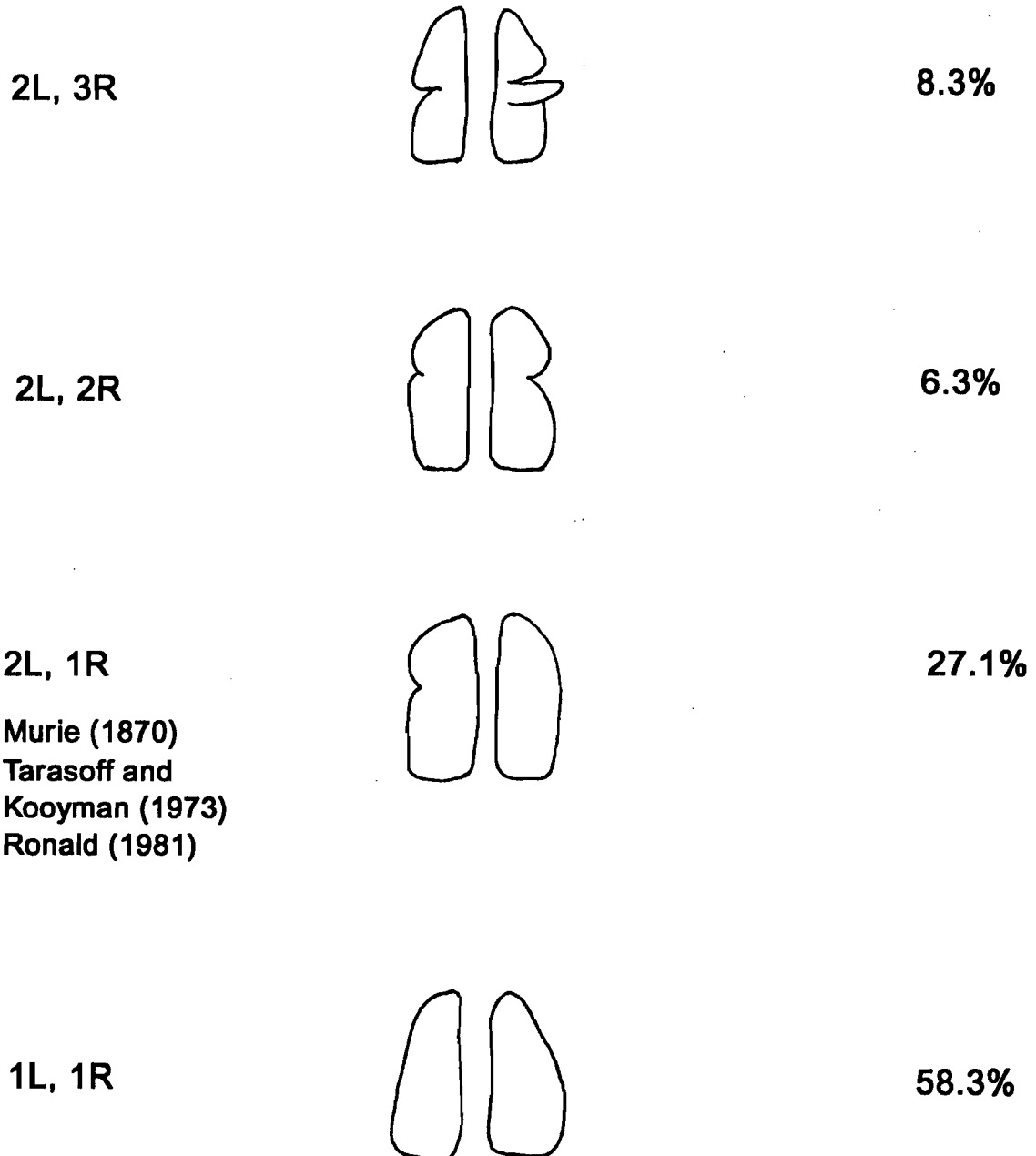


FIGURE 2: Lungs Structure of the Harp Seal According to Previous Studies and Current Study (%)



**FIGURE 3: External Lung Structure of Marine Mammals
According to Previous Studies**

3L, 4R

Bearded seal (Sokolov, 1971; pers. obs.)

Ringed seal (Sokolov, 1971; pers. obs.)



2L, 4R

Walrus (Sokolov, 1971)

Steller's Sea Lion (Sokolov, 1971)

Weddell seal (Boyd, 1975)



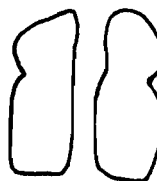
2L, 3R

Grey seal (pers. obs.)



2L, 2R

Harbour seal (Sokolov, 1971)



2L, 1R

Harp seal (cf. Figure 2)

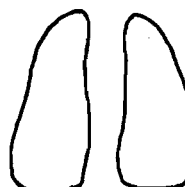


1L, 1R

Ribbon seal (Sokolov, 1971)

Harp seal (pers. obs.)

Cetaceans (Slijper, 1962)



5 Conclusion

Le phoque barbu émet sous l'eau, durant sa période de reproduction, un long sifflement à fréquences modulées. Bien que ce sifflement fut souvent décrit dans la littérature, aucune étude ne s'était encore penchée sur l'anatomie du système vocal du phoque barbu. Le premier article de cette thèse décrit donc l'anatomie du larynx du phoque barbu ($N=12$), et subsidiairement, celui du phoque du Groenland ($N=47$). Nos résultats démontrent que le développement du larynx du phoque barbu est en grande partie complété bien avant que l'animal n'atteigne la maturité sexuelle. Les résultats montrent également qu'il existe chez le phoque du Groenland un dimorphisme sexuel au niveau du larynx tandis qu'ils suggèrent plutôt l'absence de dimorphisme sexuel chez le phoque barbu.

Le deuxième article de cette thèse appuie la théorie voulant que le phoque barbu soit le plus primitif des phoques arctiques (King, 1983; Quakenbush, 1989). Nos résultats montrent, en effet, que le larynx du phoque barbu ressemble plus au larynx des phoques de l'Antarctique qu'à celui des phoques de l'hémisphère nord. Par ailleurs, la morphologie du larynx des Phocidae ne semble pas liée au comportement social ou vocal des espèces mais correspond plutôt à la classification phylogénétique.

Le but principal de la présente étude était de déterminer si l'on pouvait différencier les individus selon leur sexe en se basant seulement sur les fréquences d'émission de leurs vocalisations sous-marines. Nos résultats suggèrent qu'il serait impossible de distinguer un mâle d'une femelle phoque barbu par l'analyse des bandes de fréquences sur lesquelles ils émettent leurs sons étant donné l'absence de dimorphisme sexuel au niveau du larynx. Quant au phoque du Groenland, même si la présence d'un dimorphisme sexuel rend théoriquement possible la différenciation des sexes sur la base des fréquences d'émission des sons, elle serait, en pratique, difficile à réaliser compte tenu que le dimorphisme sexuel au niveau du larynx est, somme toute, peu prononcé. En effet, plus le dimorphisme sexuel est faible plus il y a chevauchement des bandes de fréquences réduisant, par ce fait même, les zones de discrimination possible des individus selon leur sexe (voir figure 1 de l'introduction).

Notre étude sur le système vocal est, toutefois, circonscrite par les limitations inhérentes aux études anatomiques, c'est-à-dire par le potentiel et la fonction théoriques des structures anatomiques. Par exemple, bien que nos résultats suggèrent que les phoques barbus, mâles et femelles, vocalisent théoriquement sur la même bande de fréquences, il est cependant impossible de prédire, à partir de nos données, si l'un ou l'autre des sexes émet effectivement des sons. En effet, plusieurs facteurs autres que l'anatomie du larynx influencent le comportement vocal d'un animal. Le comportement social, l'environnement, la stratégie de reproduction, etc. stimulent ou non les vocalisations. En particulier, lorsque les sons émis sont associés à la période de reproduction, comme chez le phoque barbu, la présence d'hormones peut induire les vocalisations. Herrick et Harris (1957) ont démontré ce phénomène en injectant des hormones mâles (testostérone) à de jeunes femelles canaries. Après 12 jours de traitement, les femelles chantèrent exactement comme les mâles. Le traitement fut

alors suspendu et les femelles cessèrent complètement leurs chants un mois plus tard. La similarité morphologique n'entraîne donc pas nécessairement la production de vocalisations identiques.

Par ailleurs, les espèces comme le phoque barbu, n'ayant qu'un nombre limité de sons dans leur répertoire et vivant dans de grands espaces, envoient généralement des messages d'importance majeure émis dans des contours simples et précis pour être perçus sans ambiguïté par un grand nombre d'individus-récepteurs. Le sifflement à fréquences modulées produit par le phoque barbu répond particulièrement bien à ces critères par sa simplicité, son caractère répétitif et sa propagation sur de longues distances. De plus, étant donné que le sifflement du phoque barbu n'est émis que durant la période de reproduction, on peut facilement l'associer à la recherche d'un partenaire sexuel.

Selon Negus (1962), c'est généralement le mâle qui appelle la femelle comme chez les criquets, les sauterelles, les grenouilles, les crapauds, les alligators, les singes et la majorité des oiseaux. La femelle prend cependant quelquefois l'initiative comme chez les moustiques, les émeux et les originaux. Chez le phoque barbu, un ou l'autre des sexes peut, morphologiquement, émettre le sifflement à fréquences modulées mais il serait surprenant que les individus des deux sexes l'émettent en même temps, et ce, pour des questions d'énergie et d'efficacité. De plus, le sifflement du phoque barbu est particulièrement remarquable par son intensité, sa longueur et l'étendue des fréquences qu'il couvre. L'émission d'un tel son, pouvant durer plus de trois minutes, demande certainement de la part de l'animal-émetteur beaucoup d'énergie et une grande capacité respiratoire. Le sifflement émis par un phoque barbu pourrait, dès lors, non seulement divulguer sa disponibilité sexuelle mais aussi sa condition physique. Dans ces circonstances, toutes variantes apportées au sifflement soit au niveau de l'étendue des fréquences, de la durée ou de l'intensité pourraient donner à l'animal-émetteur un avantage sur les autres individus. Ce type de compétition acoustique est présent chez le cerf élaphe où seuls les mâles en bonne condition physique vocalisent intensivement pendant plusieurs minutes réussissant souvent ainsi à décourager leurs adversaires d'entreprendre un combat physique (Clutton-Brock *et al.*, 1979).

Le sifflement à fréquences modulées du phoque barbu pourrait donc avoir évolué subséquemment à la sélection naturelle des vocalisateurs aux capacités physiques supérieures. Des différences, principalement au niveau de la durée et de la séquence des fréquences, sont observables dans le répertoire vocal de diverses populations de phoque barbu (Cleator, 1987; Cleator *et al.*, 1989). Dans certaines régions des segments complets avaient été ajoutés au modèle de base généralement entendu.

Toutefois, si le sifflement à fréquences modulées émis par le phoque barbu sert effectivement à informer sur la condition physique de l'animal-émetteur, il serait alors surprenant de voir les femelles participer à ces exigeantes compétitions acoustiques durant la période de reproduction puisqu'elles sont sur le point ou viennent de mettre bas.

5.1 Bibliographie

- CLEATOR, H.J. 1987. Underwater vocalizations of the Bearded seal *Erignathus barbatus*. Unpublished MSc thesis. University of Alberta, Edmonton. 92 pp.
- CLEATOR, H.J., I. STIRLING ET T.G. SMITH. 1989. Underwater vocalizations of the bearded seal (*Erignathus barbatus*). *Can. J. Zool.* **67**: 1900-1910.
- CLUTTON-BROCK, T.H. ET S.D. ALBON. 1979. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* **69**: 145-170.
- CLUTTON-BROCK, T.H., S.D. ALBON, R.M. GIBSON ET F.E. GUINNESS. 1979. The logical stag: adaptative aspects of fighting in red deer. *Animal Behaviour* **27**: 211-225.
- HERRICK, E.H. ET J.O. HARRIS. 1957. Singing female Canaries. *Science* **125**: 1299-1300.
- KING, J.E. 1983. *Seals of the world*. Oxford University Press. 240 pp.
- NEGUS, V.E. 1962. *The comparative anatomy and physiology of the larynx*. Hafner Publishing Company, New York. 230 pp.
- QUAKENBUSH, L.T. 1989. Forelimb myology as evidence of the primitive status of *Erignathus barbatus*. *Abstracts. 8th Biennial Conference on the Biology of Marini Mammals*. Pacific Grove, California, Dec. 7-11, 1989.

ANNEXE

Variable	Harp seal							
	Male				Female			
	N	Range	Mean	SD	N	Range	Mean	SD
Length	22	154.00–180.00	166.764	8.099	25	152.50–178.00	164.180	6.575
L4	20	4.60–6.20	5.711	0.378	21	4.38–6.00	5.188	0.428
L8	15	15.50–20.00	18.333	1.397	13	14.00–19.00	16.985	1.439
CRARYDOR	16	0.30–0.64	0.456	0.096	20	0.28–0.51	0.356	0.056
CRARDOL	16	0.31–0.75	0.489	0.104	20	0.31–0.52	0.376	0.054
CRITHYR	16	0.58–1.29	0.865	0.196	20	0.46–0.77	0.618	0.094
CRITHYL	16	0.56–1.36	0.895	0.210	20	0.46–0.85	0.615	0.098
THYRARYR	15	0.37–1.02	0.579	0.164	19	0.24–0.67	0.387	0.111
THYARYL	15	0.35–1.04	0.582	0.189	19	0.23–0.53	0.370	0.063
CRARYLAR	16	0.17–0.55	0.268	0.099	20	0.13–0.27	0.205	0.039
CRARLAL	16	0.17–0.44	0.268	0.080	20	0.13–0.26	0.186	0.036
INARYR	15	0.14–0.28	0.210	0.042	20	0.11–0.21	0.150	0.028
INTARYL	15	0.13–0.27	0.195	0.043	20	0.10–0.21	0.139	0.025
CRIPHARR	11	0.11–0.46	0.208	0.099	15	0.04–0.27	0.141	0.070
CRIPHAL	11	0.09–0.46	0.219	0.123	15	0.04–0.28	0.151	0.074
CRARYDOL	10	3.47–4.25	3.896	0.285	17	3.17–4.12	3.590	0.288
CRARYDOW	10	1.71–2.84	2.203	0.401	17	1.60–2.35	1.899	0.193
CRARYDOT	10	0.24–0.83	0.594	0.177	17	0.33–0.77	0.599	0.128
CRITHYSL	10	2.97–4.92	4.096	0.542	17	2.76–4.87	3.539	0.475
CRITHYSW	10	2.04–3.93	3.069	0.600	17	2.39–4.24	3.084	0.543
CRITHYST	8	0.18–0.79	0.483	0.183	14	0.29–0.68	0.477	0.121
THYRARYL	10	2.67–3.35	3.125	0.204	16	2.29–2.93	2.695	0.183
THYRARYW	10	0.79–2.00	1.132	0.411	16	0.07–2.17	1.285	0.469
THYRARYT	10	1.01–1.31	1.181	0.106	16	0.69–1.51	1.091	0.217
CRARYLAL	10	1.97–3.45	2.562	0.427	17	1.78–2.60	2.265	0.240
CRARYLAW	10	0.72–1.31	1.117	0.173	17	0.81–1.25	1.036	0.107
CRARYLAT	9	0.49–1.09	0.740	0.180	15	0.43–0.94	0.685	0.150
INARYL	10	1.56–2.17	1.870	0.190	17	1.45–2.03	1.745	0.145
INARYW	10	1.03–1.55	1.270	0.146	17	0.92–1.34	1.095	0.121
INARYT	9	0.21–0.55	0.368	0.124	15	0.20–0.44	0.300	0.086
CRIPHARL	3	3.02–3.70	3.299	0.356	8	2.09–3.96	3.080	0.609
CRIPHARW	3	1.10–1.36	1.235	0.131	8	0.80–1.74	1.194	0.274
CRIPHART	3	0.36–0.63	0.468	0.140	8	0.13–0.44	0.294	0.107
CC1	20	1.27–2.63	1.820	0.327	21	1.35–3.53	1.832	0.425
CC2	20	3.52–4.41	3.918	0.210	21	1.87–3.67	3.351	0.369
CC3	20	2.89–5.00	4.052	0.549	21	2.75–5.34	3.751	0.642
CC4	20	3.14–4.13	3.582	0.281	21	2.51–3.80	3.069	0.245
CC5	20	3.50–4.36	3.887	0.254	21	2.90–3.98	3.458	0.285
CC6	20	1.82–3.82	2.689	0.533	21	1.04–3.15	2.339	0.477

CC7	20	3.52-4.41	3.940	0.220	21	1.87-3.67	3.351	0.369
CT1	20	1.85-5.47	2.615	0.757	21	1.69-3.11	2.211	0.412
CT2	20	0.29-1.04	0.798	0.148	20	0.45-0.84	0.684	0.103
CT3	20	5.75-6.93	6.241	0.333	20	4.65-5.90	5.335	0.323
CT4	20	0.87-2.00	1.287	0.272	21	0.64-1.85	1.184	0.346
CT5	20	0.23-1.30	0.415	0.232	21	0.00-0.50	0.278	0.128
CT6R	19	0.90-2.18	1.101	0.273	21	0.68-1.22	0.884	0.151
CT6L	19	0.83-2.25	1.100	0.294	21	0.68-1.22	0.877	0.148
CT7R	20	1.42-2.43	1.836	0.276	20	1.02-1.77	1.467	0.193
CT7L	20	1.24-2.22	1.802	0.266	20	1.02-1.78	1.497	0.203
CT8	20	1.15-1.71	1.415	0.125	21	1.00-1.40	1.182	0.095
CA1	20	1.89-2.74	2.298	0.241	21	1.74-2.58	2.067	0.238
CA2	20	1.41-2.40	2.118	0.227	21	1.19-2.38	1.821	0.265
CA3	20	1.40-2.11	1.766	0.190	21	1.35-2.06	1.588	0.183
CORNI1	19	0.50-1.04	0.711	0.169	16	0.45-0.85	0.630	0.114
CORNI2	19	0.32-0.50	0.397	0.052	16	0.24-0.42	0.343	0.050
CUNLONG	14	0.23-0.80	0.522	0.141	14	0.37-0.62	0.485	0.057
SESAM1	6	0.21-0.43	0.331	0.082	4	0.30-0.61	0.431	0.134
SESAM2	6	0.20-0.37	0.310	0.067	4	0.25-0.40	0.314	0.070
E1	16	1.89-2.82	2.348	0.257	15	1.50-2.74	2.046	0.289
E2	16	2.39-3.83	3.086	0.428	15	2.00-3.19	2.653	0.356
PVOCLEN	16	2.26-4.18	2.853	0.460	20	1.95-2.75	2.381	0.202
PVOCWID	16	1.09-2.70	1.638	0.344	20	0.67-1.64	1.319	0.249
PVOCTHIC	15	0.36-0.98	0.670	0.181	18	0.33-0.83	0.542	0.120
PVOCANGL	16	15.00-40.00	30.469	5.371	19	10.00-35.00	30.605	6.550
GLOTCART	16	1.60-2.19	1.856	0.193	20	1.35-2.18	1.582	0.214
GLOTMEMB	16	1.02-1.65	1.291	0.169	20	0.68-1.48	1.057	0.207
GLOTLEN	16	2.65-3.67	3.147	0.283	20	2.14-3.28	2.638	0.319
PLIARY	14	0.57-1.55	0.984	0.283	15	0.74-1.56	1.106	0.264
INFGLOLE	16	2.12-4.68	3.489	0.724	20	2.43-4.32	3.353	0.398
SUPGLOLE	16	2.22-3.64	2.743	0.379	20	1.85-2.88	2.287	0.290
INFGLOWI	16	0.77-2.49	1.507	0.440	20	0.97-1.89	1.355	0.265

Bearded seal								
Male					Female			
Variable	N	Range	Mean	SD	N	Range	Mean	SD
Length	5	191.00–241.00	212.600	22.233	4	189.00–241.00	220.750	22.867
L4	3	5.54–6.76	6.166	0.615	4	4.59–6.18	5.510	0.676
L8	4	13.50–20.20	18.300	3.214	4	15.20–19.80	17.500	2.048
CRARYDOR	3	0.41–0.46	0.425	0.028	3	0.23–0.37	0.324	0.080
CRARDOL	3	0.35–0.46	0.399	0.053	3	0.22–0.40	0.316	0.089
CRITHYR	3	0.61–0.82	0.681	0.119	3	0.45–0.67	0.578	0.115
CRITHYL	3	0.57–0.97	0.734	0.207	3	0.48–0.61	0.547	0.063
THYRARYR	3	0.22–0.32	0.274	0.049	3	0.15–0.21	0.184	0.032
THYARYL	3	0.19–0.27	0.216	0.043	3	0.20–0.26	0.226	0.034
CRARYLAR	3	0.08–0.12	0.099	0.021	3	0.04–0.07	0.056	0.018
CRARLAL	3	0.07–0.17	0.108	0.050	3	0.03–0.05	0.039	0.012
INARYR	3	0.02–0.05	0.039	0.019	3	0.03–0.06	0.044	0.015
INTARYL	3	0.02–0.07	0.047	0.029	3	0.03–0.05	0.037	0.010
CRIPHARR	3	0.12–0.67	0.350	0.288	1	0.25–0.25	0.248	
CRIPHAL	3	0.12–0.67	0.320	0.306	1	0.12–0.12	0.121	
CRARYDOL	3	3.89–5.44	4.689	0.776	3	3.38–4.41	3.946	0.522
CRARYDOW	3	1.74–2.25	2.011	0.255	3	1.84–2.25	2.030	0.207
CRARYDOT	3	0.40–0.69	0.528	0.148	3	0.19–0.44	0.307	0.126
CRITHYSL	3	2.39–3.24	2.709	0.464	3	2.64–2.98	2.804	0.171
CRITHYSW	3	2.93–3.45	3.231	0.272	3	2.56–3.08	2.850	0.263
CRITHYST	3	0.29–0.63	0.405	0.193	3	0.33–0.40	0.375	0.036
THYRARYL	3	2.83–3.20	2.957	0.210	3	1.91–2.41	2.190	0.254
THYRARYW	3	0.72–1.41	0.957	0.394	3	1.04–1.36	1.181	0.167
THYRARYT	3	0.48–0.72	0.569	0.134	3	0.43–0.62	0.542	0.096
CRARYLAL	3	1.27–2.43	1.925	0.590	3	1.62–2.02	1.779	0.211
CRARYLAW	3	1.91–1.96	1.928	0.030	3	0.73–0.94	0.842	0.105
CRARYLAT	3	0.31–0.43	0.365	0.065	3	0.03–0.10	0.072	0.038
INARYL	2	1.02–1.54	1.282	0.365	3	1.19–1.45	1.312	0.128
INARYW	2	0.81–1.06	0.934	0.178	3	0.73–1.06	0.848	0.181
INARYT	3	0.26–0.34	0.296	0.042	3	0.17–0.28	0.225	0.051
CRIPHARL	1	3.09–3.09	3.094		1	2.73–2.73	2.732	
CRIPHARW	1	1.21–1.21	1.212		1	1.11–1.11	1.109	
CRIPHART	1	0.27–0.27	0.272		1	0.24–0.24	0.242	
CC1	3	2.47–4.19	3.498	0.909	4	2.69–3.15	2.953	0.195
CC2	3	2.28–3.47	3.045	0.668	4	2.87–3.69	3.254	0.422
CC3	3	2.51–5.21	3.940	1.357	4	3.22–4.16	3.806	0.416
CC4	2	3.49–3.94	3.717	0.315	4	3.10–3.92	3.460	0.355
CC5	2	3.97–5.14	4.554	0.822	4	3.27–4.17	3.875	0.420
CC6	2	0.93–1.18	1.053	0.181	4	0.96–1.37	1.190	0.209
CC7	3	2.65–4.19	3.559	0.805	4	2.91–3.69	3.290	0.383
CT1	3	2.84–4.63	3.907	0.940	4	3.59–4.34	4.069	0.350

CT2	3	0.70-1.46	1.140	0.393	4	0.74-1.17	0.941	0.181
CT3	3	2.21-5.31	4.135	1.677	4	4.52-4.64	4.583	0.048
CT4	3	1.09-1.33	1.217	0.123	3	1.46-2.14	1.816	0.342
CT5	3	1.00-1.47	1.287	0.252	3	1.03-1.70	1.405	0.345
CT6R	3	0.75-1.69	1.103	0.512	3	0.64-1.79	1.327	0.605
CT6L	3	0.75-1.69	1.103	0.512	3	0.64-1.79	1.327	0.605
CT7R	2	1.07-1.30	1.184	0.159	4	0.59-1.14	0.816	0.234
CT7L	2	1.07-1.30	1.184	0.159	4	0.59-1.14	0.816	0.234
CT8	3	1.29-1.59	1.434	0.149	4	1.29-1.59	1.420	0.150
CA1	3	1.18-3.18	2.317	1.023	4	1.98-2.52	2.262	0.248
CA2	3	1.88-2.76	2.213	0.473	4	2.17-2.66	2.369	0.222
CA3	3	0.64-2.05	1.413	0.716	4	1.77-2.03	1.856	0.121
CORNI1	3	0.31-0.86	0.543	0.281	4	0.50-0.60	0.536	0.046
CORNI2	2	0.44-0.51	0.476	0.049	4	0.35-0.53	0.435	0.075
CUNLONG	2	1.81-1.98	1.896	0.116	4	0.78-1.28	1.096	0.215
SESAM1	2	0.35-0.49	0.422	0.107	2	0.19-0.40	0.297	0.146
SESAM2	2	0.26-0.52	0.385	0.184	2	0.58-0.61	0.596	0.020
E1	2	2.47-2.90	2.686	0.303	3	2.14-2.55	2.337	0.205
E2	2	2.34-2.66	2.496	0.226	3	2.13-2.54	2.389	0.227
PVOCLEN	3	1.39-1.99	1.592	0.341	4	1.44-1.97	1.614	0.248
PVOCWID	3	0.64-1.11	0.855	0.239	4	0.67-1.29	0.927	0.277
PVOCTHIC	3	0.44-0.62	0.539	0.094	4	0.40-0.89	0.690	0.210
PVOCANGL	3	40.00-80.00	63.333	11.547	4	40.00-80.00	62.500	9.574
GLOTCART	3	2.14-2.56	2.316	0.222	4	1.50-2.21	1.945	0.308
GLOTMEMB	3	0.50-1.33	0.918	0.416	4	0.82-1.29	1.023	0.196
GLOTLEN	3	2.75-3.49	3.234	0.420	4	2.52-3.49	2.968	0.401
PLIARY	3	1.46-1.77	1.574	0.169	4	1.40-1.74	1.523	0.155
INFGLOLE	3	3.85-4.38	4.114	0.265	4	2.93-4.35	3.627	0.581
SUPGLOLE	3	1.71-2.40	2.111	0.361	4	1.50-2.06	1.823	0.242
INFGLOWI	3	1.34-2.49	1.840	0.589	4	2.43-3.00	2.676	0.240

Hooded seal				
Variable	N	Range	Mean	SD
Length	4	221.00–267.00	240.125	22.754
L4	4	6.45–8.72	7.476	1.152
L8	4	15.00–22.50	18.625	3.172
CRARYDOR	4	0.78–1.90	1.337	0.557
CRARDOL	4	0.78–2.08	1.387	0.664
CRITHYR	4	1.61–3.37	2.407	0.918
CRITHYL	4	1.64–3.99	2.717	1.185
THYRARYR	4	0.53–1.07	0.834	0.256
THYARYL	4	0.54–1.06	0.807	0.241
CRARYLAR	4	0.18–0.53	0.359	0.145
CRARLAL	4	0.15–0.56	0.341	0.170
INARYR	4	0.14–0.40	0.284	0.123
INTARYL	4	0.17–0.32	0.253	0.071
CRIPHARR	3	0.39–0.95	0.639	0.286
CRIPHAL	3	0.24–0.83	0.551	0.297
CRARYDOL	4	4.28–5.53	4.969	0.605
CRARYDOW	4	2.79–3.25	2.975	0.211
CRARYDOT	4	0.33–0.90	0.692	0.248
CRITHYSL	4	5.08–6.74	5.676	0.742
CRITHYSW	4	4.45–4.90	4.644	0.189
CRITHYST	4	0.36–0.62	0.536	0.116
THYRARYL	4	3.29–4.38	3.862	0.521
THYRARYW	4	1.62–3.17	2.454	0.665
THYRARYT	4	0.43–0.65	0.588	0.142
CRARYLAL	4	2.05–3.23	2.659	0.576
CRARYLAW	4	1.40–2.10	1.824	0.313
CRARYLAT	4	0.20–0.80	0.574	0.263
INARYL	4	1.68–2.60	2.132	0.376
INARYW	4	0.92–1.68	1.261	0.337
INARYT	4	0.31–0.67	0.427	0.167
CRIPHARL	2	3.98–5.22	4.602	0.874
CRIPHARW	2	1.45–2.76	2.108	0.925
CRIPHART	2	0.29–0.46	0.375	0.123
CC1	4	2.55–3.77	3.139	0.546
CC2	4	3.62–4.45	4.062	0.342
CC3	4	4.02–4.72	4.417	0.321
CC4	4	4.28–6.35	5.349	0.904
CC5	4	4.07–4.81	4.422	0.380
CC6	4	2.38–3.60	2.886	0.517
CC7	4	3.62–4.45	4.062	0.342
CT1	4	4.89–5.94	5.346	0.497

CT2	4	0.88-1.05	0.971	0.073
CT3	4	5.27-6.42	5.715	0.496
CT4	4	1.12-1.96	1.599	0.350
CT5	4	1.07-2.26	1.762	0.500
CT6R	4	1.96-2.45	2.264	0.215
CT6L	4	1.96-2.71	2.376	0.310
CT7R	4	2.04-2.50	2.281	0.199
CT7L	4	2.04-2.50	2.281	0.199
CT8	4	1.67-2.52	2.047	0.351
CA1	4	2.67-3.79	3.300	0.553
CA2	4	3.20-4.38	3.659	0.537
CA3	4	2.06-2.39	2.236	0.140
CORNI1	4	0.60-1.38	0.100	0.319
CORNI2	4	0.43-0.56	0.479	0.058
CUNLONG	4	1.02-1.62	1.342	0.276
SESAM1	4	0.42-0.94	0.687	0.213
SESAM2	4	0.40-0.62	0.542	0.101
E1	4	2.80-5.66	3.797	1.273
E2	4	3.36-4.47	3.929	0.460
PVOCLEN	4	2.74-3.15	3.001	0.186
PVOCWID	4	1.16-1.95	1.524	0.346
PVOCTHIC	4	0.53-1.07	0.822	0.232
PVOCANGL	4	0.00-30.00	7.500	15.000
GLOTCART	4	2.53-2.93	2.705	0.192
GLOTMEMB	4	1.28-1.63	1.443	0.158
GLOTLEN	4	3.92-4.56	4.148	0.282
PLIARY	4	1.54-1.75	1.668	0.098
INFGLOLE	4	3.70-5.02	4.407	0.615
SUPGLOLE	4	2.20-3.62	3.044	0.630
INFGLOWI	4	3.58-4.34	3.807	0.360

Ringed seal				
Variable	N	Range	Mean	SD
Length	10	114.00–132.00	123.900	5.607
L4	10	2.65–4.46	3.140	0.502
L8	10	10.50–16.50	12.713	1.588
CRARYDOR	10	0.06–0.10	0.078	0.014
CRARDOL	8	0.06–0.10	0.080	0.013
CRITHYR	8	0.10–0.17	0.147	0.022
CRITHYL	8	0.01–0.18	0.145	0.028
THYRARYR	8	0.03–0.13	0.084	0.031
THYARYL	8	0.03–0.11	0.073	0.025
CRARYLAR	8	0.02–0.05	0.037	0.010
CRARLAL	8	0.02–0.05	0.035	0.009
INARYR	8	0.00–0.03	0.017	0.008
INTARYL	8	0.00–0.03	0.018	0.009
CRIPHARR	7	0.03–0.15	0.077	0.042
CRIPHAL	7	0.02–0.15	0.070	0.046
CRARYDOL	7	2.00–2.27	2.114	0.093
CRARYDOW	7	1.06–1.80	1.378	0.232
CRARYDOT	7	0.08–0.37	0.211	0.101
CRITHYSL	6	1.43–2.73	2.101	0.474
CRITHYSW	6	1.62–2.03	1.823	0.168
CRITHYST	6	0.07–0.26	0.145	0.065
THYRARYL	7	1.24–1.78	1.540	0.199
THYRARYW	7	0.64–1.02	0.800	0.124
THYRARYT	7	0.18–0.38	0.263	0.059
CRARYLAL	7	1.07–2.06	1.402	0.341
CRARYLAW	7	0.34–1.01	0.621	0.216
CRARYLAT	7	0.05–0.34	0.173	0.123
INARYL	6	0.61–0.89	0.749	0.111
INARYW	6	0.36–0.52	0.441	0.060
INARYT	7	0.10–0.22	0.159	0.058
CRIPHARL	5	1.30–1.97	1.782	0.280
CRIPHARW	5	0.53–0.77	0.678	0.089
CRIPHART	4	0.04–0.16	0.101	0.050
CC1	10	1.42–1.83	1.646	0.124
CC2	10	2.07–2.52	2.289	0.145
CC3	10	1.61–2.50	1.986	0.277
CC4	10	1.90–2.29	2.009	0.111
CC5	10	1.78–2.25	1.997	0.157
CC6	10	0.71–1.33	1.024	0.177
CC7	10	2.07–2.52	2.289	0.145
CT1	10	2.71–3.41	3.014	0.246

CT2	10	0.43-0.65	0.539	0.065
CT3	10	2.61-3.32	3.109	0.224
CT4	10	0.29-0.93	0.648	0.193
CT5	10	0.74-1.39	0.904	0.197
CT6R	8	0.67-1.40	0.934	0.250
CT6L	8	0.67-1.40	0.934	0.250
CT7R	8	0.63-1.16	0.863	0.194
CT7L	8	0.63-1.16	0.863	0.194
CT8	10	0.77-1.60	1.031	0.239
CA1	10	1.51-1.77	1.578	0.078
CA2	10	1.16-1.77	1.498	0.165
CA3	10	0.88-1.09	0.967	0.068
CORNI1	10	0.27-0.50	0.409	0.071
CORNI2	10	0.13-0.30	0.231	0.041
CUNLONG	10	0.49-0.78	0.625	0.092
SESAM1	10	0.21-0.32	0.258	0.033
SESAM2	10	0.18-0.31	0.266	0.037
E1	10	1.37-2.08	1.811	0.190
E2	10	1.49-2.08	1.835	0.191
PVOCLEN	10	1.04-1.76	1.323	0.186
PVOCWID	10	0.22-0.57	0.353	0.094
PVOCTHIC	10	0.27-0.43	0.318	0.047
PVOCANGL	10	0.00-30.00	20.000	11.547
GLOTCART	10	1.17-1.71	1.434	0.156
GLOTMEMB	10	0.26-0.63	0.417	0.109
GLOTLEN	10	1.44-2.11	1.851	0.197
PLIARY	10	0.57-1.18	0.792	0.217
INFGLOLE	10	1.20-2.00	1.635	0.233
SUPGLOLE	10	1.06-1.76	1.322	0.194
INFGLOWI	10	0.83-1.35	1.217	0.151

Grey seal		
Variable	N	
Length	1	225.000
L4	1	7.000
L8	1	23.000
CRARYDOR	1	1.096
CRARDOL	1	1.036
CRITHYR	1	3.006
CRITHYL	1	3.492
THYRARYR	1	1.254
THYARYL	1	1.078
CRARYLAR	1	0.421
CRARLAL	1	0.392
INARYR	1	0.186
INTARYL	1	0.165
CRIPHARR	1	0.932
CRIPHAL	1	0.932
CRARYDOL	1	4.659
CRARYDOW	1	3.012
CRARYDOT	1	0.344
CRITHYSL	1	8.120
CRITHYSW	1	5.878
CRITHYST	1	1.000
THYRARYL	1	3.488
THYRARYW	1	3.822
THYRARYT	1	0.939
CRARYLAL	1	2.677
CRARYLAW	1	1.209
CRARYLAT	1	0.740
INARYL	1	1.519
INARYW	1	0.744
INARYT	1	0.332
CRIPHARL	1	4.352
CRIPHARW	1	2.328
CRIPHART	1	0.277
CC1	1	3.205
CC2	1	5.627
CC3	1	4.200
CC4	1	4.610
CC5	1	4.700
CC6	1	2.424
CC7	1	5.627
CT1	1	6.167

CT2	1	1.314
CT3	1	8.480
CT4	1	0.750
CT5	1	2.340
CT6R	1	1.062
CT6L	1	1.062
CT7R	1	1.329
CT7L	1	1.329
CT8	1	1.864
CA1	1	3.744
CA2	1	3.997
CA3	1	3.092
CORNI1	1	0.490
CORNI2	1	0.240
CUNLONG	1	1.922
SESAM1	1	0.645
SESAM2	1	0.919
E1	1	3.371
E2	1	3.708
PVOCLEN	1	4.358
PVOCWID	1	1.500
PVOCTHIC	1	1.000
PVOCANGL	1	30.00
GLOTCART	1	3.396
GLOTMEMB	1	1.110
GLOTLEN	1	4.506
PLIARY	1	2.744
INFGLOLE	1	2.700
SUPGLOLE	1	4.376
INFGLOWI	1	2.540