

L'audition chez les chéloniens

Cas de la Tortue d'Hermann (Gmelin, 1789)

The Auditory Sense in Tortoises, using Hermann's Tortoise, *Testudo hermanni* (Gmelin, 1789), as an Example

Gagno Stéphane¹

¹Village des Tortues (SOPTOM)
B.P. 24, 83590 Gonfaron

stgagno@orange.fr

RESUME

La tortue comme la totalité des animaux est équipée d'organes des sens. Toutefois, sa particularité est qu'elle ne présente pas d'oreille externe, spécificité qu'elle partage avec d'autres animaux comme les oiseaux ou encore les cétacés. Il en découle une question récurrente : la tortue entend-elle ?

L'audition tympanique est une nouveauté dans l'évolution qui est apparue indépendamment, dans au moins cinq groupes majeurs de tétrapodes : les anoures, les lépidosauriens, les archosauriens, les mammifères et les chéloniens. Cela a entraîné une modification du traitement de l'information auditive tant pour les hautes fréquences que pour la sensibilité directionnelle (Christensen-Dalsgaard et Carr, 2008).

Une approche simple a été testée sur la Tortue d'Hermann au Village des Tortues (Gonfaron, Var) en 2001. Il faut rappeler que la plupart des études réalisées sur le sujet ont été effectuées sur des animaux qui ont préalablement été décérébrés (section du système nerveux central de l'animal au niveau du mésencéphale). Aussi, l'objectif de la présente approche est de préciser la bande de fréquence audible par la Tortue d'Hermann, de façon non invasive.

MOTS CLES :

Testudo hermanni, audition, chéloniens.

SUMMARY

The turtle as all animals is equipped with sense organs. But its feature is not to have external ear, specificity shared with other animals such as birds or cetaceans. The result is the following question: does the turtle hear?

The tympanic hearing is a novelty in the evolution that has emerged independently in at least five major groups of tetrapods, anurans, lepidosauriens, archosaurs, mammals and chelonians. This has led to a change in auditory information process as for high frequencies than for the directional sensitivity (Christensen-Dalsgaard et Carr, 2008).

A simple approach was tested on the Hermann tortoise at The Village des Tortues in 2001. Remember that most of the studies cited and performed in this document are done on animals previously decerebrated... The goal of our approach is to specify the audio frequency range heard by the Hermann tortoise, noninvasively.

KEY WORDS :

Testudo hermanni, audition, chelonians.

INTRODUCTION

ANATOMIE :

Les reptiles possèdent une oreille interne et une oreille moyenne. C'est seulement chez les crocodiliens qu'il existe un rudiment d'oreille externe se rabattant sur le tympan. Les serpents n'ont que des oreilles très primitives et sont pratiquement sourds ou ne perçoivent que les sons de très basses fréquences. Ils captent surtout les vibrations du sol par l'intermédiaire des os du crâne et à un moindre degré par tout le squelette (Brogard, 1992).

Il n'y a pas d'oreille externe. A l'extérieur, seule une écaille circulaire signale la position de l'oreille. Cette membrane tympanique a une épaisseur d'environ 0,25 millimètre chez *Testudo hermanni* (Gmelin, 1789) (S. Gagno, obs. pers.). A l'oreille interne s'ajoutent différentes formations

destinées à la réception et à la transmission des vibrations, constituant l'oreille moyenne.

L'oreille moyenne est constituée d'une cavité qui communique avec la cavité buccale par la trompe d'Eustache (figure 1 et photo 1). Elle présente un orifice externe clos par le tympan. Les vibrations de cette membrane sont transmises à l'oreille interne par l'intermédiaire d'une baguette ossifiée, la columelle (Rival, 1996).

Concernant l'oreille interne, il y a une étroite relation entre les labyrinthes membraneux et osseux donc communication avec l'oreille moyenne d'une part et la cavité crânienne d'autre part. L'oreille interne est séparée de l'oreille moyenne par un vaste sinus péricapsulaire rempli de liquide qui se prolonge chez certaines espèces dans le crâne et se met en contact avec le sac endolymphatique (Rival, 1996).

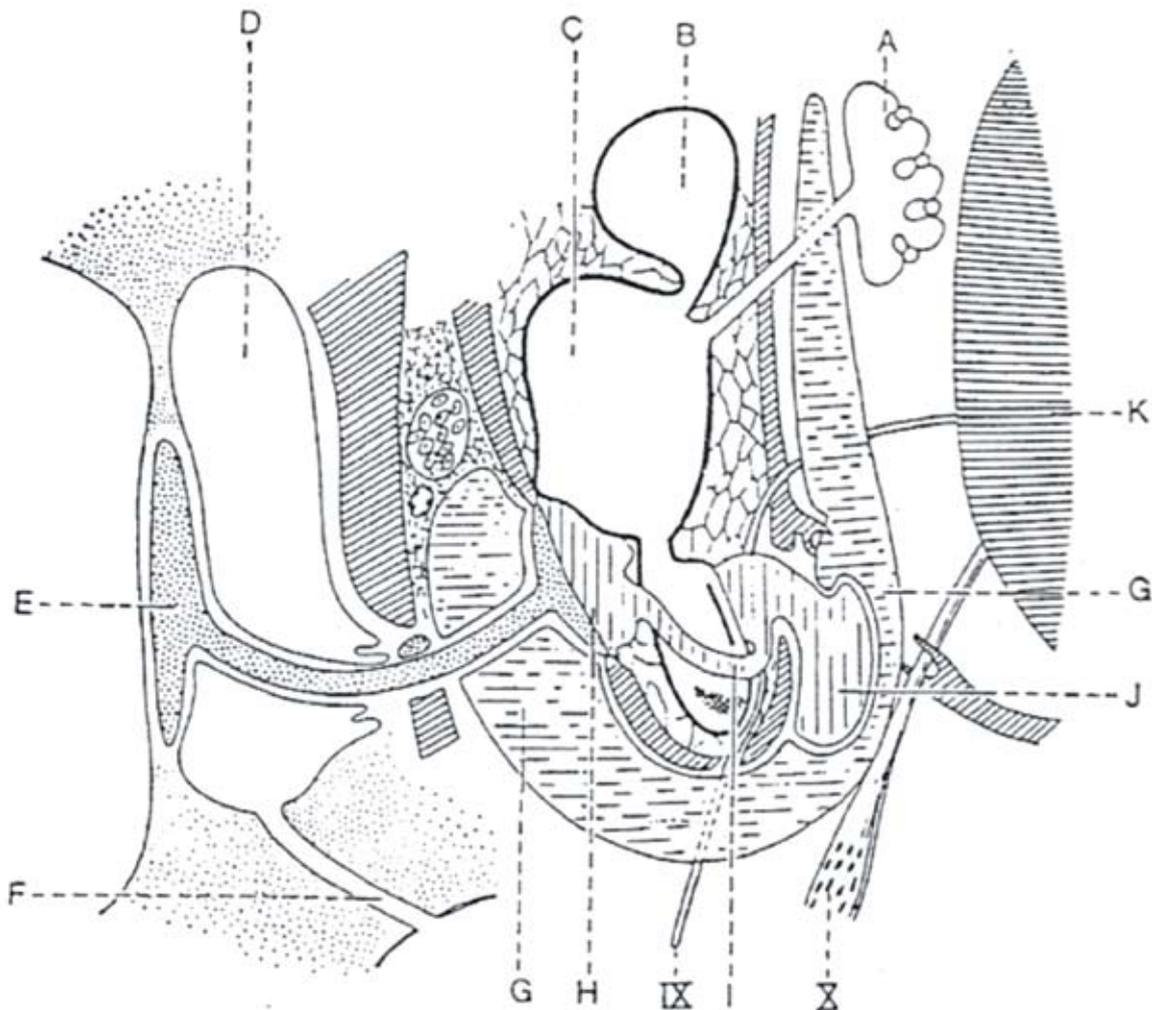


Figure 1 : Oreille d'un Chélonien (*Emys sp.*) (Grasse, 1970). A, sac endolymphatique. B, utricule. C, saccule. D, caisse du tympan. E, columelle. F, trompe d'Eustache. G, sinus péricapsulaire. H, citerne périlymphatique. I, canal périlymphatique. J, cul-de-sac périlymphatique. K, encéphale. IX et X, nerfs crâniens.

Figure 1: A chelonian's ear (*Emys sp.*) (Grasse, 1970). A, endolymphatic sac. B, utricle. C, sacculus. D, the middle ear. E columella. F, eustachian tube. G, pericapsular sinus. H, perilymphatic cistern. I, perilymphatic channel. J, perilymph cul-de-sac. K, brain. IX and X, cranial nerves.



Photo 1 : Dissection de la région crâniale d'une tortue, à gauche avec les ouvertures de la Trompe d'Eustache et à droite avec un cathéter positionné pour démontrer son cours.
 Photo 1: Dissection of the upper head region of a tortoise, to the left with the openings of the Eustachian tube and to the right with a catheter positioned to demonstrate its course.

CARACTERISTIQUES DES ONDES SONORES

Pour émettre un son il faut qu'un corps vibre, ces vibrations déplacent des molécules d'air autour de leur position d'équilibre. Il s'ensuit une succession de zones de pression, molécules qui se rapprochent, et de dépression, molécules

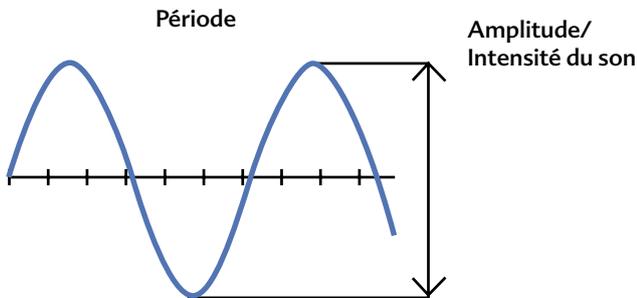


Figure 2 : Caractéristiques d'un signal sonore.
 Figure 2: Characteristics of a sound signal.

qui s'éloignent. Cette succession permet au son de se propager dans l'espace : le son ne peut donc pas circuler dans le vide.

On obtient une représentation sinusoïdale (figure 2).

Le signal va avoir deux caractéristiques principales:

- l'amplitude qui va déterminer l'intensité du son ;
- la fréquence (f) qui est le nombre d'oscillation qu'une molécule d'air effectue par seconde. Elle s'exprime en Hertz (Hz), quelquefois en période par seconde (p.p.s.). La période (T) est le temps d'une oscillation complète (figure 3).

$$f = 1/T$$

Plus la fréquence est élevée, plus le son est aigu. Plus la fréquence est basse plus le son est grave.

Le son se déplace dans l'air à la vitesse de 340 mètres par seconde (Giancoli 1993).

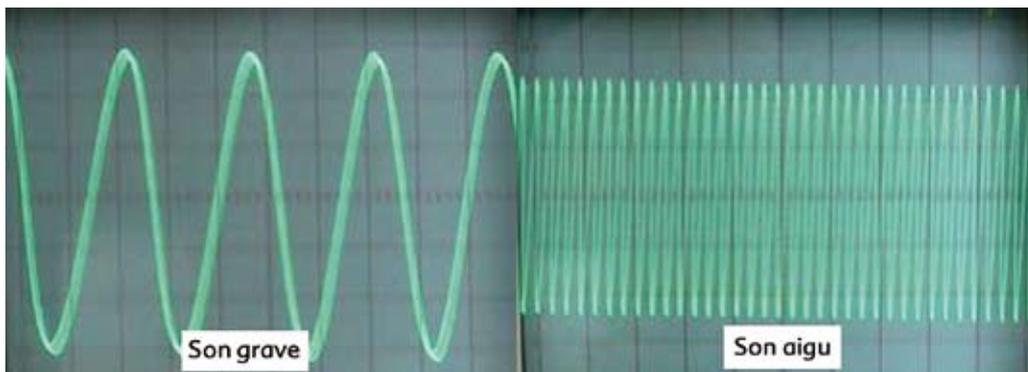


Figure 3 : profil d'un son grave et d'un son aigu.
 Figure 3: Profile of a bass and treble sound.

ETUDES ANTERIEURES CHEZ LES CHELONIENS

Rosenberg (1978 ; 1980 ; 1983 ; 1986) étudie la réponse aux stimulations vibratoires directement sur la carapace. Il travaille sur des *Testudo graeca* Linnaeus, 1758 et des *T. hermanni* décérébrées. Il stimule directement la carapace avec un haut parleur et enregistre la réaction nerveuse avec une électrode implantée dans le système nerveux spinal. Différentes profondeurs sont testées en réalisant des trous de différentes profondeurs. Sa conclusion est que la carapace est innervée avec la capacité de détecter des stimuli vibratoires, la partie sensible étant sur la couche externe de la carapace. Les vibrations à 150 Hz ou au delà ne produisent que peu ou pas de réponses. Il y a des différences de sensibilité suivant les zones stimulées. C'est entre 80 et 100 Hz que la carapace réagit le mieux aux vibrations. Pour lui, ce sont surtout les vibrations véhiculées par le sol, plus que par l'air, qui peuvent être détectées par la carapace lorsque l'animal est complètement rétracté.

Lenhart (1981, 1982, 1983) teste des *Trachemys scripta* (Schoepff, 1792) et des *Terrapene carolina* (Linnaeus, 1758) dans des labyrinthes dont la sortie est signalée par une source sonore. Ces résultats suggèrent que la tortue complète son système auditif par une conduction par les os de sa carapace pour entendre et repérer les vibrations dans l'environnement immédiat. Cette sensibilité est d'autant plus utile lorsque l'animal a sa tête rentrée dans la carapace rendant ainsi difficile la réception des sons ; c'est un moyen pour prévenir l'arrivée d'un prédateur. Pour arriver à cette conclusion, il effectue comme Rosenberg des stimulations vibratoires directement sur la carapace et enregistre des réponses dans le tronc cérébral. La conduction osseuse stimule, selon lui, la réception auditive. En 1983, il effectue avec son équipe des essais analogues sur des tortues marines (*Caretta caretta* (Linnaeus, 1758) et *Lepidochelys kempii* (Garman, 1880)) : le crâne et la carapace constituent des surfaces réceptives qui sont impliquées dans la réception des sons.

Les tortues sont ainsi capables de percevoir les basses fréquences du spectre de leur plage natale, pour retourner y pondre. Les activités humaines génèrent beaucoup de nuisances sonores sous-marines. Des mesures ont montré des niveaux allant de 80 à 110 dB. Ces pics de perturbation coïncident avec l'activité des tortues marines. Il est indéniable que cette pollution de leur espace vital n'est pas sans effet sur leur comportement et leur écologie (Samuel *et al.* 2005).

De nombreuses études portent sur la partie nerveuse du récepteur auditif (Fettiplace et Crawford, 1978 ; 1980 ; Crawford et Fettiplace, 1981a ; 1981b ; Fettiplace et Fuchs, 1984 ; Drakontides et Browner, 1986 ; Sneary, 1988 ; Avall Severinsen *et al.*, 2003 ; Schnee et Ricci, 2003 ; Christensen-Dalsgaard *et al.*, 2012). Crawford et Fettiplace (1980) ont étudié les phénomènes électriques au niveau des fibres nerveuses et des cellules de la cochlée sur *Trachemys scripta elegans* (Wied, 1839). Des réponses nerveuses ont été obtenues dans une bande de fréquences comprise entre 70 et 670 Hz. La meilleure sensibilité a

été observée avec des pressions sonores de 30-40 dB. C'est bien dans cette bande de fréquence (avec un pic à 400-500 Hz que Christensen-Dalsgaard *et al.* (2012) observent la vibration optimale du disque tympanique chez la même espèce. L'équipe émet l'hypothèse que la résonance de la cavité d'air que constitue l'oreille moyenne joue également un rôle dans la perception des sons sous-marin. Avec une technique similaire à Crawford et Fettiplace (1980), Ridgway *et al.* (1969) ont obtenu un maximum de sensibilité entre 300 et 400 Hz chez *Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758). La limite haute fut de 2000 Hz avec une fréquence audible probable autour de 1000 Hz. Les cellules ciliées jouent un rôle important dans l'amplification du signal et dans la discrimination des fréquences audibles. Leur temps de réaction est de moins d'une milliseconde (Fettiplace *et al.*, 2001). Farris *et al.* (2004) détaillent les mécanismes moléculaires des cellules ciliées. Ces transducteurs mécano-électriques comportent des pores où certaines molécules véhiculent l'information. Ces canaux ont un diamètre de 12,5 Å (1 angström = 10⁻¹⁰ mètre) pour une longueur de 31 Å.

Zeng *et al.* (2007) ont étudié sur *Pelodiscus sinensis* (Wiegmann, 1834) le développement embryologique des zones concernées.

Des mesures électro-physiologiques sur *Chrysemys picta picta* (Schneider, 1783) et *Trachemys scripta* ont mis en évidence des réponses électriques à des fréquences sonores de faibles puissances jusqu'à 500 Hz. Des réponses ont pu être obtenues avec des fréquences dépassant 3000 Hz uniquement avec des « superstimulations » avec des risques de dommages pour le système auditif de l'animal (Vasil'ev et Smirnov, 1981). Vasil'ev et Smirnov (1981) réalisent des mesures électriques dans le noyau auditif de la moelle sur quatre espèces différentes de tortues. Parmi les tortues testées, il s'avère que *Testudo graeca* est la tortue la moins sensible (réponse à partir de 40 dB) avec une bande de fréquence concentrée autour de 100-200 Hz. Pour *Mauremys caspica* (Gmelin, 1774), elle concerne une bande de 300 à 600 Hz avec un maximum de sensibilité à 300 Hz. Par contre *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) et *Agrionemys horsfieldii* Gray, 1844 présentent une meilleure sensibilité (réponse dès 30 dB) et une bande de fréquence plus étendue puisque des signaux électriques sont respectivement enregistrés jusqu'à un maximum de 1,5 KHz et 3,5 KHz.

Les études disponibles sur le sujet montrent donc que la sensibilité auditive des tortues est réduite aux basses fréquences.

Tous ces résultats concernent pour la plupart des mesures électro-physiologiques directement au niveau des structures réceptrices. Il reste à préciser comment et avec quelle sensibilité ces signaux sont intégrés et gérés par le système nerveux central. En d'autres termes, si la tortue va réagir et de quelle manière perceptible. En 1982, Lenhart soumet huit espèces de tortues de trois familles différentes (*Emydidae*, *Testudinidae* et *Chelydridae*) à des stimulations sonores jusqu'à 100 dB. Il n'obtient aucune réaction comportementale lorsque la stimulation est faite par voie aérienne (à l'aide d'un haut parleur). Seules

les stimulations directes sur la dossière engendrent une réaction des animaux (mouvement de la tête). La présente étude teste l'effet des ondes sonores sur la Tortue d'Hermann par la voie aérienne. Les résultats du traitement de cette information sont observés directement par la réaction de l'animal.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Une Tortue d'Hermann est placée dans une chambre anéchoïque : espace clos dont toutes les parois épaisses absorbent le son. Les parois de cette chambre sont constituées de polystyrène et d'une couche de liège. Le caisson est posé sur des pieds en élastomère. L'animal est ainsi totalement isolé des sons et des perturbations vibratoires provenant de l'extérieur. Dans cet espace, est disposé en partie haute un haut-parleur de 40 watts qui n'est pas en contact avec le caisson afin de ne pas lui transmettre de vibrations. Ce haut-parleur est relié à un générateur de fréquence capable d'émettre des ondes acoustiques sinusoïdales de 0 à 100 KHz. Un sonomètre permet d'établir le nombre de décibels émis en fonction de la fréquence (figure 4). La température ambiante du lieu d'expérimentation varie entre 25 et 30 °C.

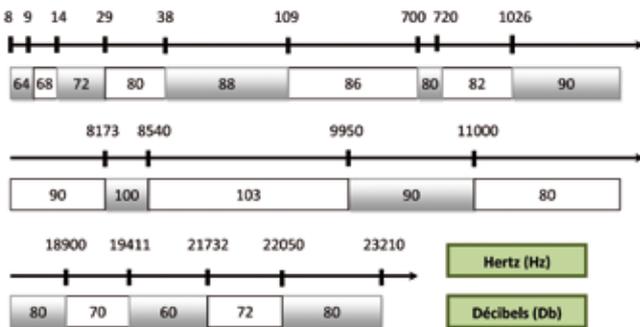


Figure 4 : Décibel produit par le matériel utilisé en fonction de la fréquence émise.
Figure 4: Decibel produced by the equipment used according to the transmitted frequency.

Le générateur est mis en route lorsque l'animal est calme et en position de repos c'est-à-dire tête posé au sol. Un balayage en fréquence est opéré à partir d'une fréquence initiale, soit en montant soit en descendant en fréquence (figure 5) entre 0 et 100 KHz. La fréquence audible par la tortue est trouvée lorsque celle-ci réagit à la stimulation en relevant la tête par exemple. Cette fréquence est alors notée. L'expérience est répétée avec 10 individus adultes et avec des fréquences initiales variables. L'ensemble de ces résultats reportés sur un même graphique montre la bande de fréquence audible par la Tortue d'Hermann. L'ensemble des mesures est réalisée dans les locaux du Village des Tortues.

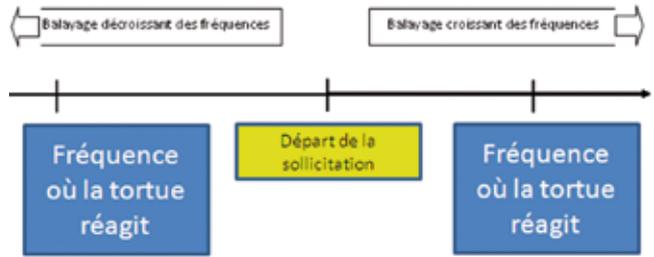


Figure 5 : Procédure utilisée pour détecter les fréquences audibles pour chaque tortue.
Figure 5: the used procedure to detect the audible frequencies for every tortoise.

Les animaux sont en bonne santé et sont choisis d'une manière aléatoire dans les enclos du parc. Leurs caractéristiques morphométriques sont rassemblées dans le tableau 1.

Tableau 1 : Caractéristiques morphométriques des tortues testées.
Table 1: Morphometric charact of the tested tortoises.

Tortue N°	Sexe	Longueur	Largeur	Hauteur	Poids
		(mm)	(mm)	(mm)	(g)
1	M	110	85	59	236
2	M	141	110	74	550
3	F	171	131	85	990
4	F	200	148	95	1523
5	F	185	134	90	1200
6	F	158	127	88	726
7	F	170	125	89	1014
8	F	155	112	88	790
9	F	151	114	74	660
10	F	160	117	82	786

RESULTATS ET DISCUSSION

Confrontés aux stimulations sonores, les individus après la phase d'assouplissement ont réagi de diverses manières :

- réveil rapide suivi soit d'une rétraction des membres et de la tête, soit au contraire, étirement du cou. C'est la réaction la plus observée.
- mouvement des pattes antérieures d'avant en arrière, ce qui augmente sa ventilation pulmonaire.
- bâillement qui ressemble à une sorte de gêne.

Les fréquences pour lesquelles sont obtenues des réactions sont reportées sur un axe pour chacun des 10 individus. La figure 6 montre, pour exemple, les réactions de la tortue n°1. Chaque point correspond à une fréquence dont la valeur est notée en rouge. Les flèches montantes ou descendantes indiquent si l'on monte ou si l'on descend en fréquence lors du balayage.

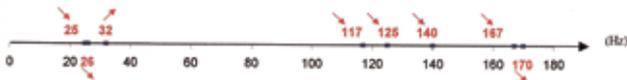


Figure 6 : Graphique de réaction pour la tortue n°1. En rouge est noté la fréquence à laquelle la tortue a réagi. La flèche indique si c'est en baissant la fréquence ou en l'augmentant.

Figure 6: Graph of reaction for the turtle n° 1. In red is noted the frequency in which the tortoise in reacted. The flèche indicates if it is by lowering(dimming) the frequency or by increasing it

L'ensemble des réponses de toutes les tortues sont ensuite cumulées (figure 7). Chaque réaction est représentée par un carré bleu. La bande de fréquences s'étend de 10 à 182 Hertz. Elle apparaît donc très étroite si on la compare à celle de l'Homme qui est comprise entre 20 et 20 000 Hz. Une partie de cette bande correspond aux infrasons (entre 10 et 20 Hz) qui sont inaudibles pour l'Homme. En clair, les Tortues d'Hermann sont réceptives aux sons graves.

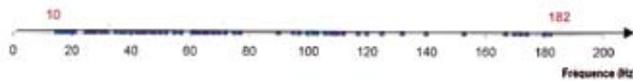


Figure 7 : Fréquences des sollicitations qui ont obtenu au moins une réaction pour les tortues testées.

Figure 7: Frequency of solicitations which received at least one reaction for tested tortoises.

Dans cette étude, la tortue réagit aux ondes sonores en levant la tête contrairement aux observations de Lenhart en 1982. Il avait commencé ses essais à une fréquence de 250 Hz, fréquence qui s'avère déjà trop élevée pour la Tortue d'Hermann. Les résultats montrent que cette dernière est assez limitée dans sa capacité de réception des sons. Elle est surtout spécialisée dans la réception des sons graves, voir très graves, comme les infra sons. A de telles fréquences les vibrations peuvent être ressenties par l'ensemble de sa structure osseuse qui, par ses capteurs, doit contribuer largement à la perception du monde qui l'entoure. De nombreux animaux sont sensibles à des fréquences plus hautes, les ultrasons, comme le chien (50 KHz), le chat (25 KHz) ou encore la chauve-souris (100 KHz). Cependant, même de gros animaux comme les éléphants peuvent eux aussi, comme la tortue, utiliser les infrasons (Giancoli 1993). Ils leurs permettent de communiquer à plusieurs kilomètres de distance. Gageons que cette sensibilité doit être bien utile à la tortue pour détecter bien à l'avance l'arrivée d'un prédateur qui se déplace au sol.

Les études disponibles sur le sujet et citées dans le présent document montrent que la sensibilité auditive des tortues est en général faible et réduite aux basses fréquences. La capacité de réception d'un son par la tortue est directement liée aux caractéristiques intrinsèques de son appareil auditif et de chacun de ses constituants. Par exemple, les études ont montré que les cellules ciliées jouent un rôle dans la discrimination des sons suivant leur sensibilité. La présence d'une membrane tympanique, qui participe à la réception et à la transmission des vibrations, est également impliquée dans cette limitation. La partie sensible du tympan étant la partie cartilagineuse plus que la peau qui le recouvre (Christensen-Dalsgaard et al., 2012) Si l'on considère cette structure d'un point de vue purement mécanique, il s'agit d'une plaque circulaire encadrée. Sur le plan vibratoire, parmi toutes les plaques de même aire, la plaque circulaire à la plus basse fréquence vibratoire. Ses fréquences de vibrations se calculent suivant la formule suivante :

$$f = \alpha \frac{Eh^2}{22\pi Qa^4(1-\gamma^2)}$$

Pour une plaque circulaire encadrée $\alpha = 5,9$

Elles dépendent donc de différents facteurs comme la masse volumique du matériau (Q), le module de Young du matériau (E) et le coefficient de poisson (γ). On peut considérer que ces paramètres sont quasi-identiques d'une espèce de tortues à une autre. Par contre, les deux autres paramètres, épaisseur de la plaque (h) et diamètre de la plaque (a) dépendent de l'espèce de tortue considérée. Ces deux seuls paramètres peuvent expliquer des différences de sensibilités auditives observées entre certaines espèces. Par exemple, dans les essais de Vasil'ev et Smirnov (1981) l'*Agrionemys horsfieldii* et l'*Emys orbicularis* ont des épaisseurs de tympan quatre fois supérieures à la *Testudo graeca*. Ce paramètre étant placé au numérateur de la formule précédente il est donc tout à fait logique de constater que la bande de fréquence audible pour ces deux espèces est beaucoup plus grande que chez la Tortue grecque avec des sensibilités de détection plus élevées.

CONCLUSION

Les tortues sont donc équipées d'un système auditif développé. Ce système est complété par une sensibilité de la carapace qui doit permettre la réception d'une bonne partie du spectre de fréquence à laquelle l'espèce réagit. Il permet certes de détecter l'arrivée de prédateurs mais d'autres études ont montré aussi son implication dans l'accouplement. Selon Galeotti *et al.* (2005a) les vocalises générées par les mâles Hermann jouent un rôle dans leur sélection par les femelles. Leurs résultats suggèrent également un rôle intra-sexuel (éloignement des autres mâles, perturbations...). De plus, ces vocalises sont spécifiques à chaque espèce de tortues méditerranéennes. Ce signal pourrait permettre ainsi à la femelle de rejeter un mâle d'une espèce sympatrique (Ballasina, 1995 *in par* Galeotti *et al.*, 2005a). Les signaux de cour utilisés par les *Testudo hermanni*, les *Testudo marginata* Schoepff, 1795 et les *Testudo graeca* Linné, 1758, dont les vocalises, dévoilent de façon fiable les diverses composantes de la condition du mâle (Galeotti *et al.*, 2005b ; Sacchi *et al.*, 2003, 2004 ; Pellitteri-Rosa *et al.*, 2011).

Des études récentes ont précisé les mécanismes fonctionnels physiologiques de ces vocalisations (Sacchi *et al.*, 2004). Des cas de communication ont même été mesurés chez différentes espèces. Chez *Gopherus polyphemus* (Daudin, 1802) des échanges complexes durant 10 minutes ont été enregistrés entre 40 et 3 Hz avec des portées de plusieurs kilomètres de terriers à terriers (Ashton *et al.*, 2008). Ferrara *et al.* (2013) ont enregistré des émissions de sons chez *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) dans différents contextes (basking, ponte, dans et hors de l'eau...). Selon les auteurs il existerait une communication entre les adultes et les jeunes permettant de rassembler les jeunes lors des migrations massives. Des enregistrements réalisés sur *Chelodina oblonga* Gray, 1841 décrivent un système de communication acoustique en milieu aquatique. Le répertoire est complexe avec une fréquence d'émission moyenne inférieure à 1 KHz mais pouvant s'étendre de 100 Hz à 3,5 KHz (Giles, 2005 ; Giles *et al.*, 2009). Il faut noter que les fréquences émises par les animaux suivis par les différents auteurs sont dans certains cas supérieures à celles enregistrés dans la présente étude et d'autres citées ici comme celle de Vasil'ev *et Smirnov* (1981) sur *Testudo graeca*, dénotant des différences suivant les espèces et des productions de sons qui dans certaines fréquences ne sont pas toujours destinées à être entendues par les individus de l'espèce concernée.

Malgré l'absence d'oreilles externes, le système auditif chez les tortues joue donc un rôle important dans leur vie quotidienne, leur survie et leurs choix.

REMERCIEMENTS

L'auteur tiens à remercier le docteur Briec Fertard pour sa relecture attentive ainsi que les représentants SOPTOM pour leur soutien et leur relecture sans oublier Mlle. Soline Venard et M. Alexandre Leroux pour leur participation aux prises de mesures au cours de leur stage scolaire.

L'auteur remercie également l'éditeur ainsi que le comité de relecture pour les corrections apportées.

BIBLIOGRAPHIE

- Ashton, R.E., Ashton P.S., 2008. *The natural history and management of the Gopher tortoise Gopherus polyphemus* (DAUDIN). Krieger Publishing, Malabar (Florida), 275 p.
- Avall Severinsen S., Morup Jorgensen J., Randel Nyengaard J., 2003. Structure and growth of the utricular macula in the inner ear of the slider turtle *Trachemys scripta*. *Journal of the Association for Research in Otolaryngology* 4(4), 505-520.
- Brogard J., 1992. *Les maladies des reptiles*, 2^{ème} éd. Editions du point vétérinaire, Maison Alfort, 320 p.
- Crawford A.C., Fettiplace R., 1980. The frequency selectivity of auditory nerve fibres and hair cells in the cochlea of the turtle. *Journal of Physiology* 306, 79-125.
- Crawford A.C., Fettiplace R., 1981a. An electrical tuning mechanism in turtle cochlear hair cells. *Journal of Physiology* 312, 377-412.
- Crawford A.C., Fettiplace R. 1981b. Non-linearities in the responses of turtle hair cells. *Journal of Physiology* 315, 317-38.
- Christensen-Dalsgaard J., Carr C.E., 2008. Evolution of a sensory novelty: tympanic ears and the associated neural processing. *Brain Research Bulletin* 75(2-4), 365-370.
- Christensen-Dalsgaard J., Brandt C., Willis K.L., Christensen C.B., Darlene Ketten, Edds-Walton P., Fay R.R., Madsen P.T., Carr. C.E., 2012. Specialization for underwater hearing by the tympanic middle ear of the turtle, *Trachemys scripta elegans*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1739), 2816-2824.
- Drakontides A.B., Browner R.H., 1986. Ultrastructural features of the ventromedial region of the laminar nucleus in the red-eared turtle (*Chrysemys scripta elegans*). *Journal of Comparative Neurology* 248(4), 555-572.
- Farris H.E., LeBlanc C.L., Goswami J., Ricci A.J., 2004. Probing the pore of the auditory hair cell mechanotransducer channel in turtle. *Journal of Physiology* 558(3), 769-792.
- Ferrara C.R., Vogt R.C., Sousa-Lima R.S., 2013. Turtle vocalizations as the first evidence of posthatching parental care in Chelonians. *Journal of Comparative Psychology* 127(1), 24-32.
- Fettiplace R., et Crawford A.C., 1978. The coding of sound pressure and frequency in cochlear hair cells of the terrapin. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 203(1151), 209-218.
- Fettiplace R., Crawford A.C., 1980. The origin of tuning in turtle cochlear hair cells. *Hearing Research* 2(3-4), 447-454.

- Fettiplace R., Fuchs P.A., 1984. Synaptic hyperpolarization and inhibition of turtle cochlear hair cells. *Journal of Physiology* 356, 525-550
- Fettiplace R., Ricci A.J., Hackney C.M., 2001. Clues to the cochlear amplifier from the turtle ear. *Trends in Neurosciences* 24(3), 169-175.
- Galeotti P., Sacchi R., Pellitteri Rosa D., Fasola M., 2005a. Female preference for fast-rate, high-pitched calls in Hermann's tortoises *Testudo hermanni*. *Behavioral Ecology* 16, 301-308.
- Galeotti P., Sacchi R., Fasola M., Pellitteri Rosa D., Marchesi M., Ballasina D., 2005b. Courtship displays and mounting calls are honest, condition-dependent signals that influence mounting success in Hermann's tortoises. *Canadian Journal of Zoology* 83, 1306–1313.
- Giancoli D.C., 1993. *Physique générale : ondes, optique et physique moderne*. Edition De Boeck, 36-39.
- Giles C.J., 2005. The underwater acoustic repertoire of the long-necked, freshwater turtle *Chelodina oblonga*. Thèse de doctorat, School of environmental sciences, Australia, 224 p.
- Giles C.J., Davis J.A., McCauley R.D., Kuchling G., 2009. Voice of the turtle: the underwater acoustic repertoire of the long-necked freshwater turtle, *Chelodina oblonga*. *Journal of the Acoustical Society of America* 126(1), 434-443.
- Grassé, P.P., 1970. *Traité de zoologie. Tome XIV Fasc. II: Reptiles: Caractères généraux et anatomie*. Éditions Masson, Paris, 747 p.
- Lenhardt M.L., 1981. Evidence for auditory localization ability in the turtle. *Journal of Auditory Research* 21(4), 255-261.
- Lenhardt M.L., 1982. Bone conduction hearing in turtles. *Journal of Auditory Research* 22, 153-160.
- Lenhardt M.L., 1983. Turtle shells as an auditory receptor. *Journal of Auditory Research* 23(4), 251-260.
- Lenhardt M.L., Bellmund S., Byles R.A., Harkins S.W., Musick J.A., 1983. Marine turtle reception of bone-conducted sound. *Journal of Auditory Research* 23(2), 119-125.
- Pellitteri-Rosa D., Sacchi R., Galeotti P., Marchesi M., Fasola M., 2011. Courtship Displays Are Condition-Dependent Signals That Reliably Reflect Male Quality in Greek Tortoises, *Testudo graeca*. *Chelonian Conservation and Biology* 10(1), 10–17.
- Ridgway S.H., Wever E.G., McCormick J.G., Palin J., Anderson J.H., 1969. Hearing in the giant sea turtle, *Chelonia mydas*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 64(3), 884-890.
- Rival F., 1996. Otites des Chéloniens : pyogranulome du tympan. *Veterinary international* 2, 37-44.
- Rosenberg M.E., 1978. The sensory inflow from the carapace of the tortoise. *Journal of Physiology* 289, 83.
- Rosenberg M.E., 1980. Central responses to mechanical and electrical stimulation of the carapace in the tortoise. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 66, 227-231.
- Rosenberg M.E., 1983. Vibration-sensitive receptors in the tortoise's shell. *Journal of Physiology* 346, 57.
- Rosenberg M.E., 1986. Carapace and plastron sensitivity to touch and vibration in the tortoise (*Testudo hermanni* and *T. graeca*). *Journal of Zoology: Proceedings of the Zoological Society of London* 208, 443-455.
- Sacchi R., Galeotti P., Fasola M., Ballasina D., 2003. Vocalizations and courtship intensity correlate with mounting success in marginated tortoises *Testudo marginata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 55, 95–102.
- Sacchi R., Galeotti P., Fasola M., Gerzeli G., 2004. Larynx morphology and sound production in three species of Testudinidae. *Journal of morphology* 261, 175–183.
- Samuel Y., Morreale S.J., Clark C.W., Greene C.H. et Richmond M.E., 2005. Underwater, low-frequency noise in a coastal sea turtle habitat. *Journal of the Acoustical Society of America* 117(3-1), 1465-1472.
- Schnee M.E., Ricci A.J., 2003. Biophysical and pharmacological characterization of voltage-gated calcium currents in turtle auditory hair cells. *Journal of Physiology* 549(3), 697-717.
- Sneary M.G., 1988. Auditory receptor of the red-eared turtle: II. Afferent and efferent synapses and innervations patterns. *Journal of Comparative Neurology* 276(4), 588-606.
- Vasil'ev B.D., Smirnov S.V., 1981. Auditory sensitivity of turtles. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Biologiya* 36(4), 10-15.
- Zeng S.J., Xi C., Zhang X.W., Zuo M.X., 2007. Differences in neurogenesis differentiate between core and Shell regions of auditory nuclei in the turtle (*Pelodiscus sinensis*): evolutionary implications. *Brain, Behavior and Evolution* 70(3), 174-186.