L'UNIVERS SENSORIEL DES TORTUES

THE SENSORY UNIVERSE OF TURTLES

Par Didier BOUSSARIE¹

(Communication présentée le 11 mars 2021, manuscrit accepté le 5 octobre 2021)

RÉSUMÉ

Les tortues se servent de leurs organes sensoriels pour rechercher leur nourriture, reconnaître les prédateurs, trouver des partenaires sexuels et s'orienter dans leur environnement. Les tortues possèdent cinq sens comme les mammifères : la vision, l'audition, l'olfaction, la gustation et le toucher. Ces sens sont détaillés en précisant leurs structures anatomiques, leurs particularités fonctionnelles ainsi que les conséquences pratiques qui en découlent sur le comportement des tortues. La vision et l'odorat sont les sens les plus développés. La communication chez les tortues comprend toute une gamme de moyens à composante tactile, olfactive, visuelle ou auditive.

Mots-clés : Tortues, Sens, Audition, Olfaction, Gustation, Toucher

ABSTRACT

Turtles use their sensory organs to search for food, recognize predators, find sexual partners and orient themselves in their environment. Turtles have 5 senses like mammals: vision, hearing, olfaction, taste and touch. These senses are detailed by specifying their anatomical structures, their functional characteristics and the resulting practical consequences on the behavior of turtles. Vision and smell are the most developed senses. Turtle communication includes a range of tactile, olfactory, visual or auditory means.

Keys-Words: Turtle, Senses, Vision, Hearing, Olfaction, Gustation, Touch

INTRODUCTION

Les tortues sont des vertébrés amniotes du groupe des anapsides (absence de fosse temporale post-orbitaire). Leur origine est encore sujette à discussions, mais la majorité des auteurs s'accordent pour considérer qu'elles sont apparues au Trias il y a environ 200 millions d'années (Boussarie, 2014 ; Grassé, 1970b). Elles représentent l'ordre des Chéloniens ou Chelonii qui compte actuellement 343 espèces réparties en 14 familles (Wikipedia). On distingue deux sous-ordres : les Pleurodires dont le cou se replie vers l'arrière selon un plan vertical et les Cryptodires dont le cou se replie sur le côté dans un plan horizontal (Grassé, 1970b ; Millefanti & Avanzi, 2011). Les

tortues sont présentes sur tous les continents mis à part l'Antarctique, la Nouvelle-Zélande et le centre de l'Australie. Elles ont colonisé tous les milieux, il existe de ce fait des tortues terrestres, marines et dulçaquicoles.

Cette communication a pour but de décrire l'univers sensoriel des tortues, notamment des tortues terrestres, et de montrer que l'activité cognitive de ces espèces est conditionnée par leurs organes sensoriels. Cette connaissance sensorielle est également utile au praticien amené à soigner des tortues dans le cadre de son activité clinique.

1- Clinique vétérinaire de Fismes, 2 rue des Comtes Thibault 51170 Fismes Courriel : didier.boussarie@wanadoo.fr

LA VISION

Les tortues ont globalement une bonne vision des couleurs, mais une mauvaise appréciation des distances et des mouvements

Figure 1 : Coupe schématique de l'œil d'une tortue (Rival, 2007).

Les structures visuelles

L'anatomie ophtalmique des tortues est comparable celle des mammifères (Fig. 1). Les yeux sont bien développés et situés en position latérale. La vision est globalement bonne.

Les paupières. Les deux paupières sont présentes, l'inférieure est généralement plus mobile et plus grande que la supérieure qui est plus ou moins fixe (Rival, 2007).

La membrane nictitante. Elle est présente et plus ou moins translucide, elle est mobilisée par un tendon rattaché au muscle *pyramidalis* qui s'insère à la face orbitaire du globe oculaire et est innervé par le nerf VI (Labourdette, 1996), (Rival, 2007)

Les glandes lacrymales. De structure tubulo-acineuse, elles interviennent dans la production de larmes (elles ont une importance toute particulière chez les espèces marines, en permettant l'osmorégulation du sodium grâce à l'évacuation d'une partie du sel (Grasset, 1970a). Ces glandes qui entourent le globe oculaire occupent les deux-tiers de l'orbite (Boussarie, 2014). Elles sont de deux types (O'Malley, 2005), (Rival, 2007) :

- la glande lacrymale proprement dite (appelée aussi orbito-temporale) en forme de tasse, est latéro-dorsale au globe oculaire. Elle s'ouvre par de multiples canaux dans l'angle temporal du sac conjonctival.

- la glande de Harder (orbito-nasale) bien développée est médiale par rapport au globe oculaire, contre le septum interoculaire. Elle s'ouvre par un ou de multiples canaux selon les espèces, dans l'angle médial du sac conjonctival entre la conjonctive bulbaire et la membrane nictitante. Elle a un rôle métabolique important, en particulier pour le sodium. Les canaux excréteurs débouchent dans les sacs conjonctivaux, mais il n'existe pas de système naso-lacrymal chez la plupart des espèces (Labourdette, 1998), (Rival, 2007). De ce fait l'évacuation des larmes se fait par simple évaporation au niveau des paupières, elle est

précédée d'un larmoiement ce qui fait dire à la croyance populaire que les tortues « pleurent » (Arvy, 2001). Ceci explique aussi la fréquence des conjonctivites dues aux poussières et agents bactériens chez les tortues en captivité, elles sont favorisées par des substrats inadaptés, les variations thermiques ou hygrométriques et les courants d'air (Frye, 1991) (Lawton, 2006).

L'anneau scléral osseux péripupillaire. Comme chez les oiseaux, il est constitué par la sclérotique et des plaques osseuses. La cornée ne possède pas de membrane de Descemet.

Le cristallin est subsphérique et de consistance molle.

L'iris présente une pupille ronde et une musculature irienne striée en partie sous contrôle volontaire qui permet sa contraction (Rival, 2007) (Fig.2). Il en résulte que :

- le réflexe consensuel n'est que peu ou pas développé
- la réponse directe à la lumière est rapide. Il faudra donc s'abstenir des photos au flash à proximité des yeux.
- les collyres mydriatiques ne fonctionnent que faiblement (Frye, 1991), (Rival, 2007)
- l'accommodation se fait par le muscle irien. Le cristallin de consistance molle s'engage alors dans la pupille en formant un lenticône antérieur.

A noter également que la couleur de l'iris peut être un élément de diagnose du sexe chez certaines espèces : dans le genre *Terrapene* : l'iris est rouge chez le mâle et brun chez la femelle (Boussarie, 2014).

Le vitré n'est pas vascularisé.

La rétine ne possède pas de vaisseaux rétinien (vascularisation dite anangiotique) (Fig.2). Elle comporte essentiellement des cellules en cônes (vision diurne) situées au centre de la rétine, alors que les bâtonnets (vision nocturne) sont absents (Prestreau, 2006), (Rival, 2007). Sa structure est rudimentaire, et l'absence de *fovea* ne permet pas de concentrer la résolution de la vision chez la plupart des espèces (Grötzner, 2020). Une *area centralis* est néanmoins présente.

Figure 2 : Coupe histologique de la rétine d'une tortue grecque X 10. Noter l'absence de vaisseaux sanguins dans la rétine nerveuse (LAPVSO).

Les structures nerveuses de la vision sont représentées par (Labourdette, 1998 ; De Matteis, 2004) :

- les *nerfs optiques* qui traversent la région post-orbitaire par un trou situé entre les deux glandes lacrymales
- les *lobes optiques* ou *mésencéphale* situés au niveau du cerveau entre les hémisphères cérébraux (télencéphale) et l'épiphyse d'une part, et le cervelet d'autre part. Ils sont découverts, saillants et orientés vers l'arrière (Brogard, 1997) (Fig.3).
- l'*épiphyse* ou *organe pinéal* situé entre les hémisphères cérébraux et les lobes optiques (Fig.3). C'est une structure tubulaire et vésiculaire allongée, renflée vers l'avant et rattachée en arrière au tronc cérébral par l'*habenula*. Elle n'a aucune ouverture pariétale mais on lui reconnaît un rôle de photorécepteur (Arvy, 2001). Il associe en effet des cellules sensorielles photoréceptrices et des cellules sécrétrices ou pinéaloctes et doit de ce fait être considéré comme un organe photosensible relictuel dont certains photorécepteurs sont encore reconnaissables alors que d'autres (les pinéaloctes) sont modifiés en cellules sécrétrices. Entre ces deux catégories cellulaires se trouvent les épendymocytes porteurs de flagelles et de microvillosités dont le rôle est mal connu (rôle de soutien ?).

Figure 3 : Les structures nerveuses de la vision chez les tortues. Positionnement des lobes optiques et de l'épiphyse. (d'après Brogard, 1987).

Les caractères de la vision

La vision des tortues découle de l'absence de cellules en bâtonnet au niveau de la rétine. La vision nocturne est nulle ou presque nulle, la perception des mouvements est également mauvaise. La présence unique de cônes au niveau de la rétine permet une vision des couleurs. Mais la disposition rudimentaire des cellules rétinienne, l'absence de fovea pour concentrer la résolution de la vision impliquent que les tortues sont des animaux uniquement diurnes, et aucunement nocturnes (Fretey, 2002 ; Prestreau, 2006 ; Rival, 2007). Les caractères de la vision ont principalement été étudiés chez la tortue à tempes rouges (*Trachemys scripta elegans*) (Prestreau, 2006 ; Grötzner, 2020) et les tortues marines (dont *Chelonia mydas*) (Hall et al. 2018).

L'acuité visuelle

Les tortues terrestres ont globalement une bonne vue, mais différente de la nôtre.

La perception des mouvements et de l'environnement

La vision des formes fixes est bonne. La vision des formes en mouvement est mauvaise en raison de l'absence de bâtonnets. Le champ stéréoscopique est limité et le champ de vision est étroit en raison de la position très latérale des yeux (Prestreau, 2006). La perception des contrastes est nulle. Il existe un angle mort vers l'avant supérieur à la longueur de la tête. La détection des objets ou formes qui s'approchent est donc faible (Semajor, 2001). Si on ajoute à cela l'absence de vision périphérique, on comprendra que les tortues remarquent mal un élément qui se déplace discrètement dans leur environnement. Elles ne voient donc pas arriver un prédateur (un corbeau ou une pie par exemple) (Prestreau, 2006) (Fig.4).

L'appréciation des distances est mauvaise.

Figure 4 : Tortue des Galapagos (*Chelonoidis nigra*). L'appréciation des distances est mauvaise.

L'accommodation est mauvaise en raison de la lenteur de contraction du muscle irien. La durée de mise au point sur un objet en mouvement est de ce fait très longue. La transmission de l'influx nerveux au cerveau est lente (Garcia et al. 2018). Les capacités d'interprétation et de correction des images sont de ce fait beaucoup plus limitées que chez les oiseaux et les mammifères (Prestreau, 2006 ; Hoseini, 2018).

La perception des couleurs

Pour bien comprendre ce problème, il faut se rappeler que la réaction des pigments protéiques des cônes est optimale pour une certaine longueur d'onde reçue. Les pigments rétinien de l'Homme sont différents de ceux des tortues qui possèdent essentiellement 4 pigments rétinien dans leurs cellules en cônes (Prestreau, 2006) :

- le pigment VS (violet) est optimal pour une longueur d'onde de 360 nanomètres
- le pigment S (bleu) est optimal pour une longueur d'onde de 450 nanomètres
- le pigment M (vert) est optimal pour une longueur d'onde de 520 nanomètres
- le pigment L (rouge) est optimal pour une longueur d'onde de 620 nanomètres

Les conséquences sont d'importance quant à la perception des couleurs (Schmidt-Morand, 1992 ; Boussarie, 2014) :

- les tortues sont capables de reconnaître toutes les couleurs mais elles ont surtout une bonne perception du vert, du jaune et surtout de l'orange et du rouge
- les tortues ont une vision des couleurs plus étendue que celle de l'homme ; leur gamme des rayonnements visibles est en effet beaucoup plus étendue et, par exemple, elles sont capables de voir les ultraviolets (Prestreau, 2006 ; Hall, 2018) (Figure 5).

Figure 5 : Spectre chromatique linéaire chez la tortue à tempes rouges (*Trachemys scripta elegans*) (Prestreau, 2006).

En comparant la perception des couleurs chez les tortues à celle de l'Homme on constate qu'elles ont une moins bonne perception des roses, des verts et des jaunes, une meilleure perception des violets, des bleu-vifs, des oranges et des rouges ; la répartition des pigments est beaucoup plus équilibrée. Notons le cas particulier des espèces aquatiques chez lesquelles les stimuli visuels sont essentiels (Fretey, 2002). Sans eux, elles ne pourraient repérer proies et prédateurs dans l'environnement. Leur vision est performante, ce qui leur permet de voir les couleurs et de percevoir les mouvements - atout particulièrement précieux pour les espèces chasseuses (Hall *et al.* 2018). Par ailleurs, les tortues aquatiques s'orientent visuellement lorsqu'elles laissent des repères dans leur environnement. C'est également grâce à leur vision que les femelles retrouvent l'endroit où elles ont déposé leurs œufs (Prestreau, 2006).

La place de la vision dans l'activité cognitive

Les tortues sont attirées par les aliments et les fleurs de couleur bleue, orange (agrumes) et rouge (tomates, fruits rouges, hibiscus, roses) (Boussarie, 2014) (Figure 6).

Figure 6 : Tortue grecque (*Testudo graeca*) attirée par des fruits de couleur rouge.

La structure rudimentaire des cônes a pour conséquence une décroissance rapide de la perception chromatique dès que l'on s'éloigne de la valeur optimale de chaque pigment. Un ciel bien dégagé leur apparaît de ce fait non pas bleu clair mais gris-bleu pâle (Figure 7). Les couleurs pastel et les tons pâles d'une façon générale apparaissent en gris très pâle (Prestreau, 2006). Ceci n'a cependant pas de conséquences pour la recherche alimentaire.

Figure 7 : a. Image de ciel bleu vu par un œil humain. b. La même image vue par une tortue. Le ciel bleu devient bleu-gris pâle (Prestreau, 2006).

La gamme des couleurs visibles est plus étendue que celle de l'homme, mais elle est néanmoins incomplète, notamment dans les verts, les jaunes et les roses. Cette vision est suffisante pour assurer les activités physiologiques diurnes (recherche de nourriture, reproduction, repérage des prédateurs et des dangers, repérage des obstacles) dans des environnements calmes et au cours de déplacements lents. La vision nocturne étant inexistante, la sécurité devient par contre aléatoire la nuit, voire

critique en cas d'intrusion d'un prédateur qu'une tortue ne verra qu'au dernier moment. Une tortue s'enfouit la nuit sous terre avant tout pour se soustraire à l'action des prédateurs.

La vision a aussi des conséquences sur les interactions sociales à connotation sexuelle. Chez la plupart des tortues terrestres, la rencontre entre mâles se traduit par des combats précédés par un ensemble de stimuli visuels : postures significatives et mouvements de tête dans un plan le plus souvent horizontal. Chez la tortue sillonnée (*Centrochelys sulcata*) et la tortue à soc (*Astrochelys yniphora*), ces mouvements céphaliques sont par contre verticaux (Fretey, 2002).

Les mâles de deux espèces amazoniennes, la tortue denticulée (*Chelonoidis denticulata*) et la tortue charbonnière (*Chelonoidis carbonaria*), se rassemblent en période de reproduction sous les arbres fruitiers autour de femelles isolées. Leur assiduité est conditionnée par le stimulus visuel des femelles en mouvements (Mueller-Paul, 2014). A ces signaux masculins, les femelles répondent par quelques mouvements latéraux rapides et courts, parfois suivis de mouvements obliques et verticaux. Chez les mâles de la tortue à tête jaune (*Intestudo elongata*) et la tortue des Célèbes (*Intestudo forsteni*) la peau autour des yeux et de la région nasale prend une couleur rose clair voire rouge en période nuptiale. Ces dichromatismes saisonniers à fonction de reconnaissance et d'attraction sexuelle sont sous contrôle hormonal (Fretey, 2002). Chez *Trachemys scripta scripta*, la femelle attire l'attention du mâle en fermant rapidement sa membrane nictitante (Fretey, 2002).

UNE OUIË BIEN DEVELOPPEE MAIS SELECTIVE

Les structures auditives

L'organe auditif ou organe stato-acoustique des tortues et plus généralement des Reptiles est composé d'une oreille interne et d'une oreille moyenne dont l'organisation est intermédiaire en terme de complexité entre celle des Amphibiens et celle des Mammifères. Les tortues ne possèdent pas d'oreilles externes¹. Les tympanes sont parfaitement visibles ou recouverts d'écailles, ils assurent une audition efficace² (Rival, 2011) (Figure 8). Les tortues perçoivent donc très bien les vibrations répercutées par le sol.

Figure 8 : Schéma du tympan d'une tortue en vue latérale (Rival, 2011).

Les structures osseuses

Elles sont représentées par deux os situés sur les parois latérales du massif facial en regard de la zone tympanique (Rival, 2011) : le *squamosal* soudé à l'os carré et le quadrojugal qui relie l'os carré au jugal et au postorbital vers l'avant.

L'oreille moyenne

Elle comporte diverses structures destinées à la réception et à la transmission des vibrations (Rival, 2011) :

- la *cavité tympanique* ou caisse tympanique est une vaste cavité qui communique avec le pharynx par la trompe d'Eustache. Elle est traversée par la columelle qui transmet les sons captés par le tympan à l'oreille interne. A noter que les serpents, il n'y a ni cavité tympanique ni tympan : la columelle unit directement la fenêtre ovale à l'os carré.
- la *columelle* permet la mise en relation des labyrinthes osseux et membraneux. Elle est constituée de deux parties : le stape interne qui unit le tympan à l'oreille interne au niveau de la plaque stapédiale sur la fenêtre ovale et l'extracolumelle externe et cartilagineuse qui part de la face interne du tympan. Elle est séparée de l'oreille moyenne par un sinus péricapsulaire rempli de liquide. La section de la columelle entraîne une perte significative de la perception auditive (Rival, 2011).

Des bactéries (*Proteus morgani*, *Pasteurella* sp., *Neisseria* sp...) peuvent s'accumuler dans la cavité tympanique et y former une collection de pus appelée pyogranulôme du tympan (Schilliger, 2007).

L'oreille interne

L'oreille interne est séparée de l'oreille moyenne par un vaste sinus péricapsulaire rempli de lymphes qui se prolonge chez certaines espèces dans le crâne et se met en contact avec le sac endolymphatique (Rival, 2011) (Figure 9).

Elle comprend :

- le *labyrinthe membraneux* constitué de diverses cavités (canaux semi-circulaires, utricule, canal endolymphatique, saccule, *lagna*) qui communiquent entre elles et sont remplies d'endolymph.
- le *labyrinthe osseux* ou capsule optique qui entoure le labyrinthe membraneux
- l'*espace intermédiaire* occupé par la périlymphe

L'oreille interne abrite les récepteurs de l'équilibration (crêtes des ampoules des canaux semi-circulaires, macules utriculaire et sacculaire). La *lagna* est développée en une véritable cochlée (plus développée chez les crocodiliens) ébauchant ainsi un véritable sens de l'audition.

Figure 9 : Schéma de l'oreille moyenne et interne d'une tortue en coupe transversale (Rival, 2011).

1- Il existe en revanche un rudiment d'oreille externe chez les Crocodiliens et l'oreille moyenne est plus complexe chez ces derniers (Labourdette, 1998).

2- L'ouïe des espèces aquatiques est moins développée. Elles ne possèdent pas d'oreille externe. Elles sont toutefois dotées d'un tympan, situé sous la peau, derrière l'œil. Elles sont ainsi à même de percevoir les ondes sonores.

Les caractères de l'audition

L'audition a été bien étudiée chez la tortue à tempes rouges (*Trachemys scripta elegans*) (Daalsgard et al. 2012 ; Wang et al. 2019).

L'acuité auditive

Les tortues terrestres ont longtemps été considérées comme sourdes, ce qui est faux. Elles perçoivent en fait les sons de basse fréquence (Boussarie, 2014). Leur acuité auditive est globalement peu développée (≤ 500 Hz), inférieure à celle des lézards et des crocodiles (Fretey, 2001). Mais elles sont particulièrement sensibles aux vibrations du sol. Cette aptitude leur est utile pour se préserver des attaques de gros prédateurs. La gamme de fréquence perçue par les *Terrapene* s'étale de 80 à 130 Hertz. Certaines espèces de tortues terrestres perçoivent des sons de 500 Hertz (Fretey, 2001). Notons que la sensibilité de ce système auditif varie beaucoup chez les reptiles selon les espèces. Chez les lézards, on a montré qu'il permet de percevoir des sons dont la fréquence atteint 10 000 Hz. Les serpents en revanche ne détectent pas de véritables sons mais ils sont sensibles aux ébranlements de nature mécanique.

L'audition chez les tortues marines

L'oreille de la tortue verte (*Chelonia mydas*) est réceptive aux basses fréquences (60-100 Hz) (Ridgway, 1969), alors que ces valeurs passent à 300 à 500 Hz pour la tortue luth (*Dermochelys coriacea*) (Katie, 2016). Les sons émis par ces tortues sont surtout observables sur terre lors de la ponte ou lors d'agression. Aucune communication ne semblait présente entre une femelle en ponte et des nouveaux nés sortant d'un nid voisin, jusqu'à des travaux plus récents qui ont montré le contraire (Ferrara et al. 2013).

La place de l'audition dans l'activité cognitive

Des sons puissants, des soufflements, des grognements rythmiques sont émis par les tortues terrestres mâles lors des accouplements, avec des variations selon les espèces. Le son est produit par l'exhalation brutale de l'air. Les vocalises sont variables selon les espèces (Fretey, 2001), (Boussarie, 2014). Les tortues denticulées et charbonnières émettent deux sortes de vocalises : lors de l'approche de la femelle (5 à 15 glossements associés à des hochements de tête) et lors de l'accouplement proprement dit (Fig.10).

Figure 10 : Accouplement chez la tortue charbonnière à pattes jaunes (*Cheloinidis denticulata*) : le mâle émet deux sortes de vocalises.

Chez la tortue géante des Galapagos (*Chelonoidis nigra*), l'amplitude des vocalises du mâle est de 85 Hertz et l'accouplement est bruyant. Chez la tortue du désert (*Gopherus agassizi*) le mâle se dresse pendant l'accouplement pratiquement à la verticale, il urine et grogne beaucoup sous forme de vocalises qui évoquent des grognements de chien. Chez la tortue de Birmanie (*Manouria emys*), il existe chez le mâle toute une gamme de cris et de longs grondements de basse fréquence, par opposition aux vocalises courtes et de plus grande modulation de fréquence observées chez la femelle.

L'OLFACTION

L'odorat est développé chez les tortues.

Les structures olfactives

Elles sont représentées par :

- **les lobes olfactifs** situés en avant du cerveau. Ils sont volumineux, en forme de poire, sessiles à la différence de la plupart des autres reptiles, et appliqués sur les hémisphères cérébraux. Ils donnent par leur volume une intéressante indication sur l'importance de l'olfaction pour une espèce considérée (Grassé, 1970 ; Brogard, 1997).

- **la région olfactive** qui correspond aux replis de l'ethmoïde et à la muqueuse nasale

- **le vestibule olfactif** ou chambre nasale principale situé en avant des fosses nasales. Il est court, recoupé horizontalement par une cloison et couvert d'une muqueuse glandulaire elle-même recouverte d'un épithélium olfactif qui communique avec les fosses nasales et s'ouvre en arrière sur les choanes. Cette zone serait l'homologue de l'organe voméro-nasal (Abdali et al. 2020) ou organe de Jacobson des autres reptiles. La réception des stimuli olfactifs se fait à ce niveau.

- **L'organe de Jacobson** assure la fonction voméro-nasale. Situé dans la cavité nasale au-dessus du palais, cet organe s'ouvre au plafond de la cavité buccale par deux orifices. Les cellules de cet organe réagissent au contact de molécules chimiques apportées par la langue, par des influx nerveux qui gagnent les bulbes olfactifs accessoires (De Matteis, 2004). Particulièrement développé chez les Colubridés et certains lézards (dont les Varanidés), il fait défaut chez la plupart des espèces de tortues (Grassé, 1970^b). On le retrouve en fait essentiellement chez les tortues aquatiques et les tortues marines qui retrouvent grâce à lui leurs sites de ponte.

Les caractères de l'olfaction

L'acuité olfactive

L'olfaction est une fonction importante malgré des organes olfactifs médiocrement développés chez la plupart des tortues. Elle leur permet de choisir leur nourriture et les substances odorantes peuvent être perçues à de grandes distances, ce qui ne les empêche pas de flairer de tout près ce qui les entoure. Il est probable que l'odorat fournisse aux tortues de meilleures

informations que la vue, car tous les objets intéressants - nourriture, sol, obstacles, congénères - sont flairés soigneusement (Boussarie, 2014).

L'odorat chez les tortues aquatiques

L'odorat est très développé chez les espèces aquatiques : tout est reniflé méthodiquement. Elles sont attirées par les fortes odeurs dégagées par les excréments et les cadavres (Fadool *et al.* 2001). Les tortues aquatiques perçoivent également bien les odeurs dans l'eau.

La place de l'olfaction dans l'activité cognitive

Cette place a notamment été étudiée chez les espèces aquatiques, d'eau douce (Fadool *et al.* 2001) et marines (Kondoh *et al.* 2021). Chez les tortues terrestres, l'odorat complète le goût car avant de manger un aliment elles vont le sentir, le flairer soigneusement comme le ferait un chien (Boussarie, 2014). La communication olfactive est impliquée dans de nombreux comportements, qu'ils soient de type social (rassemblements grégaires, agression, combats entre mâles) ou sexuel. La production d'odeurs joue d'une façon générale un rôle majeur dans la reconnaissance des partenaires et des espèces. La première phase de communication lors de rencontre entre mâles et femelles est en effet olfactive (Fretey, 2001). Les exemples d'interactions sociales ou sexuelles à composante olfactive sont nombreux (Fretey, 2001 ; Boussarie, 2014). Les tortues, mises à part les Testudinae, ont deux paires de glandes sébacées près des bords antérieurs et postérieurs du plastron qui sécrètent un liquide à forte odeur musquée en cas d'angoisse ou d'agression. L'odeur outre qu'elle permet de repousser les prédateurs, a fonction de signal d'alarme. Chez la tortue du désert (*Gopherus agassizi*) et la tortue du Texas (*Gopherus berlandieri*), une sécrétion mentonnière riche en acides gras volatils intervient dans la reconnaissance des mâles concurrents ou d'une partenaire pendant les parades nuptiales. Cette glande est inactive chez les immatures. Les individus des deux sexes font une discrimination entre les sécrétions des mâles connus et des mâles inconnus. *Gopherus* communique donc par ces sécrétions une information sur son appartenance à un clan et sur son statut hiérarchique, ce qui évite des combats agressifs et inutiles entre mâles. Les composants protéinés des sécrétions mentonnières fonctionnent par ailleurs comme une matrice chargée de l'évaporation des acides gras volatils, ce qui est logiquement utile dans un environnement chaud et sec où les signaux olfactifs se dissipent rapidement. Les lésions nasales reproduites expérimentalement perturbent gravement la réception des signaux chimiques émis par les glandes mentonnières. Chez *Kinostemon scorpioides*, le mâle flaire longuement la région anale de la femelle lors de la parade nuptiale. Durant le coït, le mâle frotte ses barbillons gulaires contre le museau de la femelle.

LA GUSTATION

Le goût est bien développé.

Les structures gustatives

La langue est charnue, courte, très large. Peu mobile et non extensible, elle est fixée au plancher buccal et ne peut pas sortir de la cavité buccale comme chez les lézards et les ophidiens. Elle contient un organe lymphatique et différentes glandes à sa surface. Le goût est assuré par des bourgeons gustatifs situés au niveau des papilles linguales et du pharynx (Heiss *et al.* 2008). Il existe des récepteurs des sensations sucrées et d'autres récepteurs des sensations aqueuse, acide ou salée (Feng *et al.* 2018).

La place de la gustation dans l'activité cognitive

Le bon développement du goût est attesté par le fait qu'un aliment déjà flairé n'est rejeté qu'après avoir été goûté par la langue.

LE TOUCHER

Contrairement à une idée reçue, les propriétés tactiles sont bien réelles chez les tortues.

Les structures tactiles

La peau

Elle est constituée comme chez les Mammifères par deux couches :

- l'épiderme dont le rôle est protecteur. Il contient de nombreuses terminaisons nerveuses comportant des mécanorécepteurs sensibles aux frottements et aux vibrations, et des thermorécepteurs. Les écailles produites par la couche basale de l'épiderme sont des épaissements kératinisés (Arvy & Fertard, 2001).

- le derme dont le rôle est nourricier. Sa structure est conjonctive et il est constitué de fibres de collagène, de vaisseaux sanguins, de nerfs et de cellules spécialisées appelées chromatophores productrices de pigments noirs (les mélanocytes) ou jaunes et rouges. Les couleurs vertes et bleues sont dues à la guanine contenue dans les guanophores ou iridocytes. On trouve également dans le derme et le tissu conjonctif sous-jacent d'autres cellules structurales (fibroblastes, réticulocytes) ou intervenant dans les réactions immunitaires (histiocytes, plasmocytes, macrophages, granulocytes) (Arvy & Fertard, 2001).

La carapace

C'est une peau modifiée constituée de deux couches :

- la couche superficielle ou couche cornée est constituée d'un matériau corné organisé en 54 écailles épidermiques ou écussons qui sont des épaissements locaux du *stratum corneum* de l'épiderme. Leurs jointures sont formées de 3 à 4 couches de cellules épidermiques qui permettent la production de nouvelle kératine. Elle est formée de cellules fortement kératinisées qui contiennent des pigments colorés, lesquels s'expriment plus vivement chez les jeunes et donnent à la tortue sa couleur caractéristique (Schilliger, 2007).

- la couche profonde est une structure osseuse constituée de 58 plaques ostéodermiques métaboliquement actives, reliées entre elles par des sutures, en partie soudées au squelette, d'arrangement différent de celui des écailles, ce qui confère une grande

solidité à la carapace. Elle est le résultat de la modification d'éléments osseux préexistants (rachis, côtes, ceintures scapulaire et pelvienne) ou de l'ossification de structures dérivées du tissu conjonctif (les ostéodermes) (Schilliger, 2007). Deux types de kératine sont présents chez les tortues : la kératine alpha (comme chez les mammifères) et la kératine bêta (comme chez les oiseaux). Elles diffèrent par le diamètre de leurs microfibrilles et la disposition des protofibrilles. Les feuillets bêta apportent de la résistance et de la rigidité alors que l'hélice alpha apporte l'élasticité. On retrouve de la bêta et de l'alpha théoriquement partout (la couche bêta étant la plus externe après l'*Oberhautchen*) mais dans des proportions variables en fonction de la localisation anatomique. Sur la dossière d'une tortue terrestre, il n'y a que de la kératine bêta alors qu'on ne trouve que de l'alpha sur les tortues à carapace molle : la tortue luth et les Trionychidés (*Apalone* sp., *Trionyx* sp.) (Mader, 2006). L'*Oberhautchen* représente la troisième couche du *stratum comeum*, avec la couche de kératine α et la couche de kératine β . Elle est composée de lipides qui jouent un rôle dans la perméabilité du tégument et dans le processus de mue. Le derme est séparé de l'épiderme par une lame basale qui contient des mélanophores. Il est constitué d'une partie superficielle riche en capillaires et d'une partie profonde constituée de fibres de collagène denses disposées en plis orthogonaux. En dessous se trouvent les os dermiques richement vascularisés. De multiples terminaisons nerveuses innervent l'épiderme qui comporte des mécanorécepteurs sensibles aux frottements et aux vibrations, ainsi que des thermorécepteurs.

Les propriétés tactiles

La thermosensibilité

La thermosensibilité ou perception de la chaleur est assez bien développée chez les tortues. La température extérieure est perçue par des cellules spécialisées appelées thermorécepteurs. Ces dernières sont réparties sur tout le corps, y compris la carapace, mais surtout au niveau de la tête, du nez et des pattes. À noter que ce dispositif sensoriel est particulièrement développé chez les Crotalidés et de nombreux Boidés grâce aux fossettes sensorielles situées au-dessus de la cavité buccale (Brogard, 1997).

La sensibilité cutanée ou sensibilité extéroceptive

Elle est moindre que celle des mammifères et des oiseaux, mais néanmoins bien réelle, quoique limitée par l'épaisseur de la peau et la présence d'écailles. Contrairement à une idée reçue, la carapace est également sensible aux stimuli tactiles tels que les caresses, les bains ou la douche. Il suffit par exemple de caresser doucement avec un doigt la carapace d'une tortue en état de sommeil pour qu'elle se réveille (Boussarie, 2014).

La sensibilité proprioceptive ou proprioception

La proprioception permet aux tortues (comme à tous vertébrés) d'avoir conscience de la position et des mouvements de chaque segment du corps et elle donne au système nerveux central de façon inconsciente les informations nécessaires à l'ajustement des contractions musculaires pour les mouvements et le

maintien des postures et de l'équilibre. Elle est rendue possible grâce à des récepteurs appelés propriocepteurs situés dans les muscles, leurs tendons, les ligaments articulaires, les faces plantaires des pattes et les griffes. Cette proprioception permet aux tortues d'être en équilibre sur leurs pattes en position statique et dynamique (Vestergaard *et al.* 2015).

La sensibilité à la douleur ou nociception

La nociception cutanée est moindre que celle des mammifères et des oiseaux, mais néanmoins bien réelle (Guzulaitis *et al.* 2018). C'est la raison pour laquelle une tortue éprouve de la douleur lors d'une injection ou de la pose d'un transpondeur d'identification.

Il en est de même pour la carapace des tortues, laquelle contrairement à une idée reçue, est également sensible à la douleur en raison des terminaisons nerveuses situées dans la partie dermique. Une plastrotomie (découpe chirurgicale du plastron, pour effectuer une intervention interne du type césarienne ou entérotomie) est donc inconcevable sans anesthésie générale correcte (Figure 11). La carapace ne doit pas être assimilée à un bouclier, qu'il s'agisse de la dossière ou du plastron.

Figure 10 : Tortue sillonnée (*Centrochelys sulcata*). Fractures ostéodermiques de la dossière. Réparation par vissage et haubannage. La sensibilité nociceptive doit être prise en compte.

La place du toucher dans l'activité cognitive

Le toucher est particulièrement développé chez les tortues aquatiques (Fretey, 2002). Mais il l'est aussi chez les tortues terrestres. Il intervient dans l'exploration de l'environnement au cours des déplacements et surtout au moment de la reproduction (Mueller-Paul *et al.* 2014). Le mâle chevauche la femelle grâce à la concavité de son plastron, mais au-delà de son rôle purement mécanique, cette position stimule également les récepteurs de la carapace chez les deux partenaires. Les signaux tactiles interviennent en période de reproduction, surtout chez les tortues aquatiques. À titre d'exemple chez *Trachemys scripta elegans* : le mâle fait vibrer ses longues griffes près des yeux de la femelle qui reste passive, puis il lui touche la tête.

CONCLUSION

L'univers sensoriel des tortues est dominé par la vision et l'olfaction qui sont bien développées. La communication qui en découle, aussi bien chez les espèces terrestres qu'aquatiques, comprend toute une gamme de moyens à composante tactile,

olfactive, visuelle ou auditive. La connaissance sensorielle des tortues est une source d'informations utile pour l'étude des interactions avec les biotopes dans lesquels ces espèces sont présentes, ainsi que leur modification par les activités humaines, mais également pour le vétérinaire praticien sollicité par des propriétaires de tortues dans son activité professionnelle.

REMERCIEMENTS

Dr Lionel Schilliger, Dip ECSM (Herpetology), Dip ABVP (Reptile and Amphibian Practice) ; Dr Franck Rival, CES Ophtalmologie ; Jacques Prestreau, ATC-FFEPT.

BIBLIOGRAPHIE

- Abdali SS, Nakamuta S, Yamamoto Y, Nakamuta N. Distribution of cells expressing vomeronasal receptors in the olfactory organ of turtles. *J Vet Med Sci*. 2020 ; 82(8) :1068-1079.
- Arvy C., Fertard B. Pathologie des tortues, étude synthétique. N° spécial du Bulletin de la SHF, 2001 4e trimestre. 2001 ; 100 : 73.
- Boussarie D. L'univers sensoriel des tortues terrestres. *Proceeding Congrès de la FFEPT, Mézières en Brenne*, 3 mai 2014.
- Brogard J. Les maladies des reptiles. Ed du Point vétérinaire. 1987, 334 p.
- Brogard J. Ophtalmologie des reptiles. In : *Ophtalmologie vétérinaire* 2e éd. Clerc B, editor. Maisons-Alfort : Le Point vétérinaire ; 1997, 29 ; pp 629-633.
- Dalsgaard JC *et al.* Specialization for underwater hearing by the tympanic middle ear of the turtle, *Trachemys scripta elegans*. *Proc Biol Sci*. 2012; 279: 2816-24.
- De Matteis C. Carnet de Clinique des reptiles. Thèse Doc. Vét., ENVA. 2004. Fadool DA, Wachowiak M, Brann JH. Patch-clamp analysis of voltage-activated and chemically activated currents in the vomeronasal organ of *Sternotherus odoratus* (stinkpot/musk turtle). *J Exp Biol*. 2001; 204: 4199-212.
- Feng P, Liang S. Molecular evolution of umami/sweet taste receptor genes in reptiles. *PeerJ*. 2018; 6: e5570.
- Ferrara CR, Vogt RC, Sousa-Lima RS. Turtle vocalizations as the first evidence of posthatching parental care in chelonians. *J Comp Psychol*. 2013; 127 (1): 24-32.
- Fretey J. La communication chez les tortues. *La Tortue*, Soptom ed. 2002 ; 57 : 9-10.
- Frye FL. Ophtalmic conditions. In: *Reptile Care. An atlas of disease and treatments*. Frye FL, editor. Neptune City: T.F.H. Publications; 1991, pp 325-343.
- Garcia MC, Steven C Nesbit SC, Le CC, James R Dearworth JR. Ocular Kinematics Measured by In Vitro Stimulation of the Cranial Nerves in the Turtle. *J Vis Exp*. 2018; 2(136) : 56864.
- Grassé PP *Traité de zoologie. Anatomie, systématique. Biologie des reptiles*, tome XIV, Fascicule II, Masson. 1970a : p 382-428.
- Grassé PP *Traité de zoologie. Anatomie et caractères généraux des Reptiles*, tome XIV, fascicule II, Masson ; 1970b, 679 p.
- Grötzner SR *et al.* Distribution of rods and cones in the red-eared turtle retina (*Trachemys scripta elegans*). *J Comp Neurol*. 2020;15 (9): 1548-1560.
- Guzulaitis R, Hounsgaard J. Synaptic drive in spinal motoneurons during scratch network activity. *J Neurophysiol*. 2018; (5): 2542-2554.
- Heiss E, Plenck Jr H, Weisgram J. Microanatomy of the palatal mucosa of the semiaquatic malayan box turtle, *Cuora amboinensis*, and functional implications. *Anat Rec (Hoboken)*. 2008; 291(7): 876-85.
- Hoseini MS *et al.* The turtle visual system mediates a complex spatiotemporal transformation of visual stimuli into cortical activity. *J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol*. 2018;204(2):167-181.
- Hall RJ, Robson SKA, Ariel E. Colour vision of green turtle (*Chelonia mydas*) hatchlings: do they still prefer blue under water? *PeerJ*. 2018 Sep 19;6:e5572.
- Katie L W. Underwater Hearing in Turtles. *Adv Exp Med Biol*. 2016; 875:1229-35.
- Kondoh D, Kitayama C, Kawai YK. The nasal cavity in sea turtles: adaptation to olfaction and seawater flow. *Cell Tissue Res*. 2021; 383(1):347-352.
- Labourdette L. L'œil des reptiles. Thèse Doc Vet ; ENVL, 1998.
- Lawton MPC. Reptilian Ophtalmology. In: *Mader DR. Reptile medicine and surgery* 2 ed. Rudolph P, Stringer S, editors. Saint-Louis; Elsevier; 2006, pp 323-342.
- Mader RD. *Reptile medicine and surgery* 2^e ed, Elsevier. 2006, 1236 p.
- Millefanti M., Avanzi M. Le grand livre des tortues terrestres et aquatiques. De Vecchi. 2011, 213 p.
- Mitchell MA, Kirchgessner M. Chelonians. In: *Manual of Exotic Pet Practice*. Stringer editor. Saint-Loius: Elsevier; 2009, pp 207-249.
- Mueller-Paul J, Wilkinson A, Aust U, Steurer M, Hall G, Huber L. Touchscreen performance and knowledge transfer in the red-footed tortoise (*Chelonoidis carbonaria*). *Behav Processes*. 2014; 106: 187-92.
- O'Malley B. *Clinical anatomy and physiology of exotic species*. Saunders ed. 2005, 41-56.
- Prestreau J. Anatomie de la tortue : La vision chez les tortues. Disponible à http://jacques.prestreau.pagesperso-orange.fr/tortues/anatomie/la_vision_chez_les_tortues.htm (consulté le 6.10.2021).

- Ridgway SH, Wever EG, McCormick JG, Palin J, Anderson JH. Hearing in the giant sea turtle, *Chelonia mydas*. Proc Natl Acad Sci U S A. 1969; 64(3): 884-90.
- Rival F. Atlas d'Ophtalmologie des Nouveaux Animaux de Compagnie. Vetnac ed. 2007 : 157-177.
- Rival F. Atlas d'Otologie des Nouveaux Animaux de Compagnie. Valence : Vetnac ed. 2011 : 237-261.
- Schilliger L. Les tortues de jardin. Animalia. 2007, 160 p.
- Schmidt-Morand D. La vision dans le monde animal. Veterinary International. 1992; 1 : 1-32.
- Sernagor E, Meta V. The role of early neural activity in the maturation of turtle retinal function. J Anat. 2001; 375-83.
- Vestergaard M, Berg RW. Divisive gain modulation of motoneurons by inhibition optimizes muscular control. J Neurosci. 2015; 35(8):3711-23.
- Wang T, Li H, Cui J, Zhai X, Shi H, Wang J. Auditory brainstem responses in the red-eared slider *Trachemys scripta elegans* (Testudoformes: Emydidae) reveal sexually dimorphic hearing sensitivity. J Comp Physiol A Neuroethol Sens Neural Behav Physiol. 2019;205(6):847-854.