
Embryologie de la carapace chélonienne

Auteur : Clement, Milan

Promoteur(s) : Grobet, Luc

Faculté : Faculté de Médecine Vétérinaire

Diplôme : Master en médecine vétérinaire

Année académique : 2020-2021

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/12306>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

EMBRYOLOGIE DE LA CARAPACE CHÉLONIENNE

Milan CLEMENT

Travail de fin d'étude
présenté en vue de l'obtention du grade de
Médecin Vétérinaire

L'EMBRYOLOGIE DE LA CARAPACE CHÉLONIENNE

Objectif du travail :

L'objectif de ce travail est de présenter le développement embryologique de la carapace chez les Chéloniens en introduisant premièrement l'ordre des chéloniens, l'origine évolutive de leur carapace et son rôle.

Le « staging » embryonnaire des chéloniens sera globalement exposé afin de permettre une meilleure compréhension de la partie « embryologie » de ce travail de fin d'étude.

Une description globale de l'anatomie des différentes parties qui composent cette carapace ; le plastron et la dossière.

Nous verrons ensuite le développement embryologique d'un point de vue morphologique mais également d'un point de vue causal selon les avancées scientifiques dans ce domaine.

Et nous terminerons par une conclusion abordant les points d'ombre qui devront encore être éclaircis ainsi que certaines hypothèses sur l'embryologie de la carapace chélonienne.

Résumé :

L'ordre des Chéloniens regroupe l'ensemble des reptiles caractérisés par la possession d'une carapace, on les appelle plus communément « les tortues » ou encore « les testudines »

Bien que cette carapace soit une apomorphie car l'ancêtre commun des chéloniens n'en possédait pas (*Milleretta rubidgei*), la carapace n'est pas une nouvelle structure à proprement parler mais résulte de la modification de structure pré-existante tel que les côtes, vertèbres et gastralias (cartilages de l'abdomen chez certains reptiles).

Remerciement :

TABLE DES MATIERES

1) Introduction

- 1. Les Chéloniens**
- 2. La Carapace**
- 3. Utilité Évolutive**
- 4. Origine**
- 5. SES staging (Standard Event System)**

2) Anatomie générale de la carapace de tortue

- 1. Plastron**
- 2. Dossière**
- 3. Écailles**
- 4. (Ceinture pectorale)**

3) Embryologie de la carapace

- 1. Formation de la crête carapaciale**
- 2. Formation du plastron**
- 3. Formation de la dossière**
- 4. Écailles de la carapace**
- 5. Déplacement de la ceinture pectorale en intra thoracique**
- 6. Particularité embryologique selon le type de carapace**

4) Conclusion

5) Références

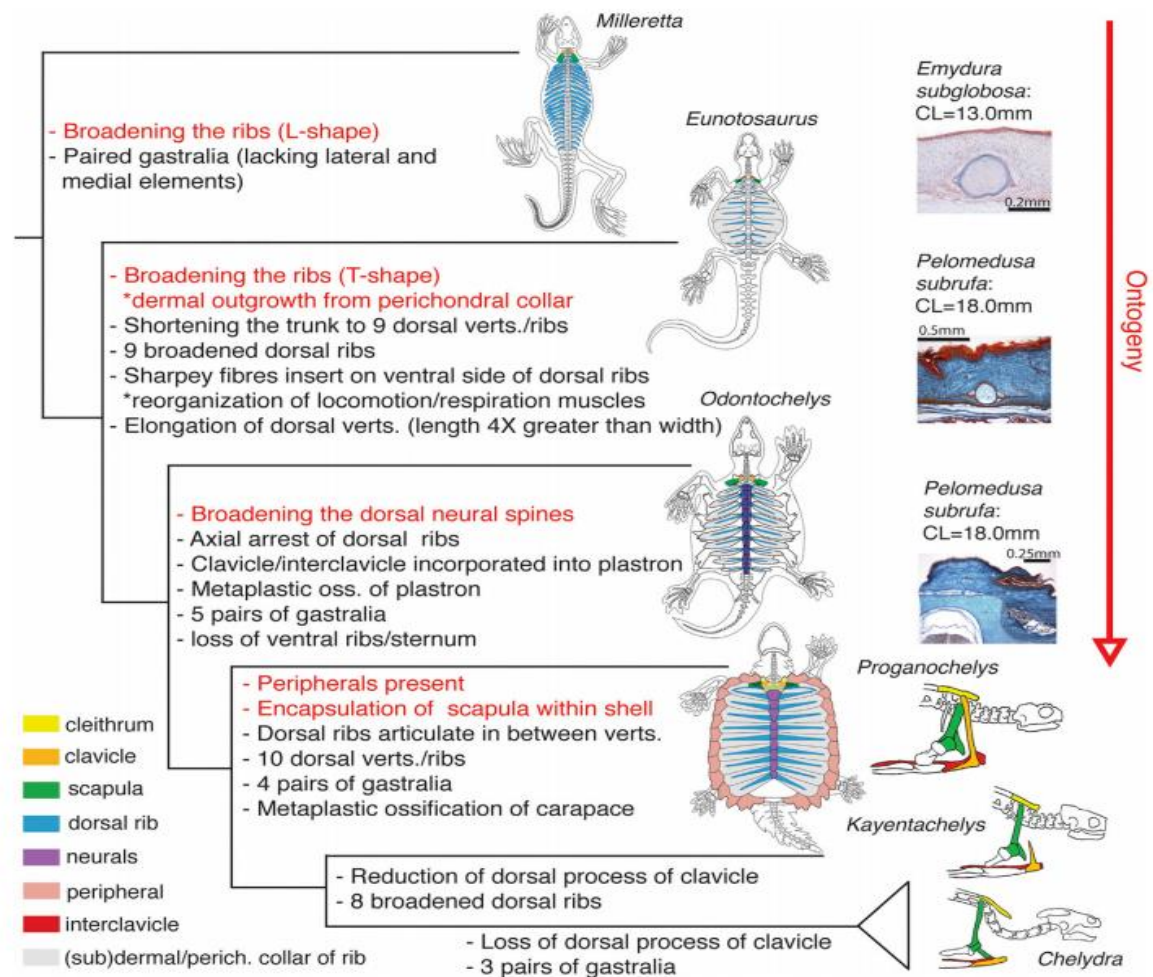
1. Introduction

1.1. Les Chéloniens

Les tortues peuvent être divisées en deux groupes écologiques : les tortues aquatiques (de mer et d'eau douce) et les tortues terrestres. La plupart des espèces de tortues sont aquatiques. Les tortues terrestres constituent un groupe relativement restreint

(Cherepanov, G. Morphogenetic and constructional differences of the carapace of aquatic and terrestrial turtles and their evolutionary significance. *Journal of Morphology*. 2019; 280: 1571– 1581.)

1.2. L'origine des chéloniens et de leur carapace



Tyler R. Lyson,^{1,2,3} * Gabe S. Bever,^{4,5} Torsten M. Scheyer,⁶ Allison Y. Hsiang,¹ and Jacques A. Gauthier^{1,3} (2013) « Evolutionary Origin of the Turtle Shell » Department of Geology and Geophysics, Yale University

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/pala.12403>

1.3. Utilité évolutive de la carapace

La carapace ayant un volume conséquent, crée malheureusement des résistances lors des déplacements sous l'eau. Pour cela, les tortues aquatiques et marines ont vu leur carapace évoluer afin de trouver un compromis entre robustesse et propriété hydrodynamique afin de pouvoir se mouvoir dans l'eau tout en gardant la propriété de protection qu'octroie la carapace.

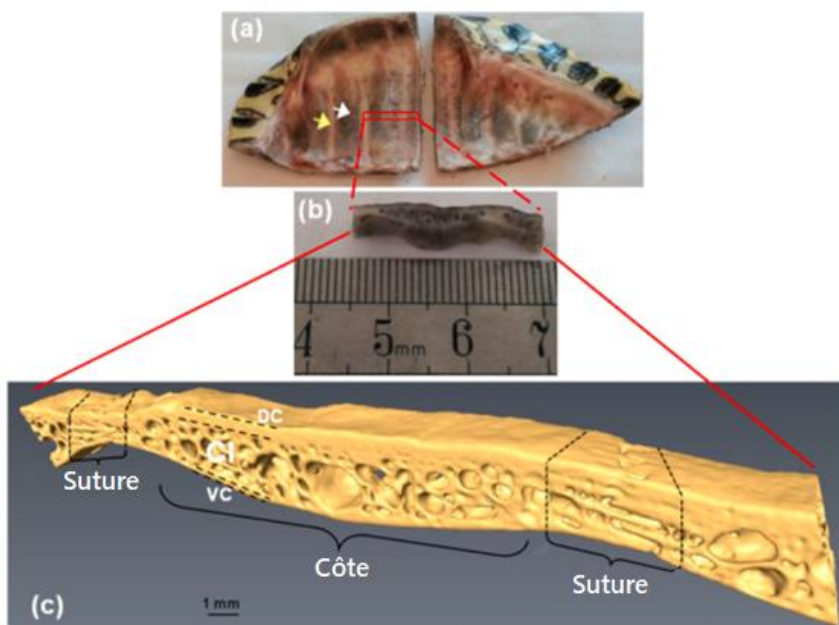
Et selon le type de milieu aquatique dans lequel vivent certaines tortues, milieu lentique (eaux avec peu/pas de courant) ou lotique (eaux avec courant important), on constate une meilleure capacité

hydrodynamique pour celles des milieux lotiques comparé à celles vivant dans les milieux lenticulaires. Mais leur robustesse est également diminuée d'environ 27% en moyenne pour les milieux lotiques.

Ceci est dû au fait qu'une forme profilée est plus hydrodynamique mais moins résistante aux forces de pression. À l'inverse une carapace plus bombée offrira une meilleure solidité mais une moindre capacité hydrodynamique.

Rivera, G. , et Stayton, CT (2011). La modélisation par éléments finis de la forme de la coquille chez la tortue d'eau douce *Pseudemys concinna* révèle un compromis entre la résistance mécanique et l'efficacité hydrodynamique . *Journal of Morphology* , **272** (10), 1192 - 1203

L'agencement sophistiqué des zones alternées d'éléments souples (suture) et rigides (côtes) dans la carapace représente un moyen ingénieux d'obtenir à la fois une rigidité et une ténacité élevées, ce qui est crucial pour résister aux attaques des prédateurs



Ben Achrai, Benny Bar-On, H. Daniel Wagner, Bending mechanics of the red-eared slider turtle carapace, *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials*, Volume 30, 2014, Pages 223-233

La carapace de tortue a également un rôle de camouflage dans son environnement, que ça soit la similitude entre la carapace de tortues terrestres avec des roches ou bien la couleur et texture de la carapace des tortues aquatique se fondant dans le décor des fonds de ruisseaux.

Permettant ainsi aux tortues d'être moins aperçue par ses prédateur mais également par ses proies.



Fanrong Xiaoa, Canchao Yanga, Haitao Shi a,b,*, Jichao Wanga, Liang Suna, Liu Lin (2016) Background matching and camouflage efficiency predict population density in four-eyed turtle (*Sacalia quadriocellata*) Behavioural Processes 131, 40–46

Vu que la carapace est un grand volume de structure osseuse, elle permet de stocker des ions tel que le Calcium, Magnésium et Phosphate. Mais permet également de tamponner l'acidose systémique induite par l'apnée lors de plongée, en captant dans les parties osseuses du CO₂ ainsi que du lactate.

DONALD C. JACKSON*, ZACHARY GOLDBERGER, SUSANNA VISURI AND RYAN N. ARMSTRONG (1999) "IONIC EXCHANGES OF TURTLE SHELL IN VITRO AND THEIR RELEVANCE TO SHELL FUNCTION IN THE ANOXIC TURTLE " The Journal of Experimental Biology 202, 513–520

Stade embryonnaire

L'œuf de tortue est pondu aux environs de la moitié du stade gastrula

(Burke AC. 2004. Gastrulation in reptiles. In: Stern C, editor. Gastrulation. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Press. P 205–218 --> How the Turtle Forms its Shell: A Paracrine Hypothesis of Carapace Formation)

1.3.1. SES staging

Pour pouvoir se repérer dans le développement embryonnaire d'une espèce, il est important de diviser ce développement en différentes périodes.

Pour cela les embryologistes tentent de créer de manière conventionnelle des « stades embryonnaires » en se basant sur les différents événements morphologiques ayant lieu durant le développement embryonnaire d'une espèce.

([Developmental stages in human embryos. Washington, D. C.; Carnegie Institution of Washington. O'Rahilly and Müller F. 1987.](#))

Pour les tortues, les variations d'espèce au sein de l'ordre des chéloniens ont donné des difficultés aux embryologistes pour standardiser et dresser les différents « stades » embryonnaires.

En effet, les embryologistes ont constaté que selon l'espèce de tortue, les événements embryonnaires observés pouvaient parfois fortement différer.

Chelydra serpentina a été la première espèce de tortue désignée comme espèce type pour dresser les différents stades embryonnaires. Son développement a été réparti en 27 stades.

([Yntema CL \(1968\) A series of stages in the embryonic development of *Chelydra serpentina*. Journal of Morphology 125: 219–251.](#))

Chelydra serpentina reste l'exemple type pour les tortues aquatiques et terrestres, mais ses stades ne correspondent pas tout à fait pour les tortues marines. Celles-ci ont donc été étudiées par Miller qui ses basés sur 6 espèces de tortues marines pour établir de nouveaux stades mieux adaptés.

Le nombre de stades selon Miller pour les tortues de mer est de 32.

([Miller JD \(1985\) Embryology of marine turtles. In: Gans C, Billet F, Maderson PFA, eds. Biology of the Reptilia Volume 14 - Development A. New York: John Wiley & Sons. pp 269–328](#))

L'embryologie des tortues de mer se base sur les stades selon Miller en 32 stades, tandis que celle des tortues terrestres et aquatiques se basent sur les 27 stades établis par Yntema.

([Ingmar Werneburg \(2009\) « A Standard System to Study Vertebrate Embryos » Palaontologisches Museum und Institut der Universitat Zurich](#))

L'œuf de tortue est pondu aux environs de la moitié du stade gastrula ([Burke AC. 2004. Gastrulation in reptiles. In: Stern C, editor. Gastrulation. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Press. P 205–218 --> How the Turtle Forms its Shell: A Paracrine Hypothesis of Carapace Formation](#))

2. Anatomie

2.1. Le Plastron

Le plastron est très certainement la partie la plus ancienne de la carapace de tortue car jusqu'à présent, les tortues les plus anciennes connues à ce jour découvertes par la paléontologie sont ; Odontochelys et Pappachelys, et possédaient des os ventraux formant un plastron mais leur carapace était seulement partielle.

(Schoch RR Sues HD(2015) *Une tortue-tige du Trias moyen et l'évolution du plan corporel de la tortue . Nature 523 (7562): 584 - 587*)

Le plastron est formé à partir de la suture ensemble d'un entoplastron (interclavicule), d'un épiplastre (clavicules) et de trois à cinq os appariés (homologues de gastralia) (Jacqueline E Moustakas-Verho (2017) « Patterning of the turtle shell » *Current Opinion in Genetics & Development*)

Scott F. Gilbert,a,* Grace A. Loredob Alla Brukman,a and Ann C. Burkec (2001) « Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution » *EVOLUTION & DEVELOPMENT* 3:2, 47–58

pas encore utilisé

Wyneken J. (2001) *THE ANATOMY OF SEA TURTLES (46-52)* NOAA Memorandum

pas encore utilisé

Epiplastron : L'os épiplastron apparié est en forme d'arc, formant le bord crânien du plastron. Il est articulé médialement avec sa partie contre-latérale, avec le bord craniolatéral de l'endoplastron et avec le bord craniolatéral de l'hyoplastron.

Endoplastron : Il s'agit d'un seul os en forme de diamant situé médialement. Il est articulé avec les bords caudomédiaux des os de l'épiplastron et avec les bords craniomédiaux des os de l'hyoplastron

Hyoplastron : Il s'agit d'un os apparié, grand et de forme irrégulière sur le bord latéral. Chaque hyoplastron est articulé médialement avec sa partie contre-latérale, avec le bord caudomédial de l'endoplastron, avec le bord caudolatéral de l'épiplastron, avec le bord crânien de l'hyoplastron, et

caudolatéralement avec le mésoplastron. L'os hyoplastron a une saillie osseuse dorsale, le pont crânien, qui est joint à l'os costal 1, reliant le plastron à la carapace. L'hyoplastron est également joint aux os périphériques 3, 4 et 5

Hypoplastron : Un os apparié, grand et de forme irrégulière sur le bord latéral. Chaque hypoplastron est joint médialement à sa partie contre-latérale, au bord caudal de l'hyoplastron, au bord crânien du xiphoplastron et craniolatéralement au mésoplastron. L'os de l'hypoplastron possède une saillie osseuse dorsale, le pont caudal, qui est articulé à l'os costal 5, reliant le plastron à la carapace. L'hypoplastron est également joint aux os périphériques 6, 7 et 8

Mésoplastron : L'os du mésoplastron apparié est quadrangulaire et situé latéralement dans le plastron. Il est articulé au bord caudolatéral de l'hyoplastron et au bord craniolatéral de l'hypoplastron

Xiphoplastron : C'est aussi un os apparié, approximativement rectangulaire, avec la face caudale plus petite que la face crânienne, formant le bord caudal du plastron. L'incisure caudale (dans la région caudomédiale) est peu développée chez les femelles et en forme de U chez les mâles. La face dorsale du xiphoplastron est fusionnée avec la taille pelvienne, représentée par les cicatrices pubiennes (crâniennes) et ischémiques (caudales). Chaque os de xiphoplastron est articulé médialement à son os contre-latéral et au bord caudal de l'os de l'hypoplastron Gonçalves

(Vieira L, Quagliatto Santos AL, Campos Lima F, Souza Pinto JG (2009) *Ontogeny of the plastron of the giant Amazon River turtle, Podocnemis expansa (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae)*. *Zoolog Sci* 26(7):491–495)

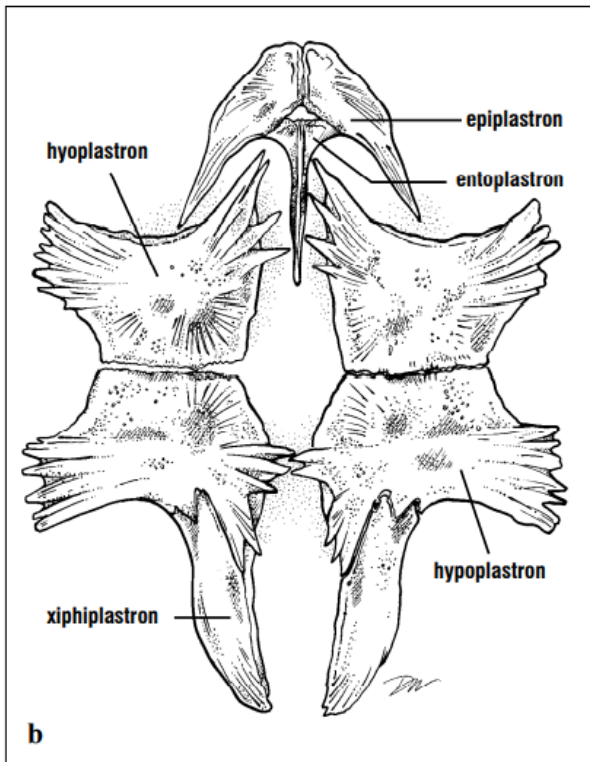


Figure 1

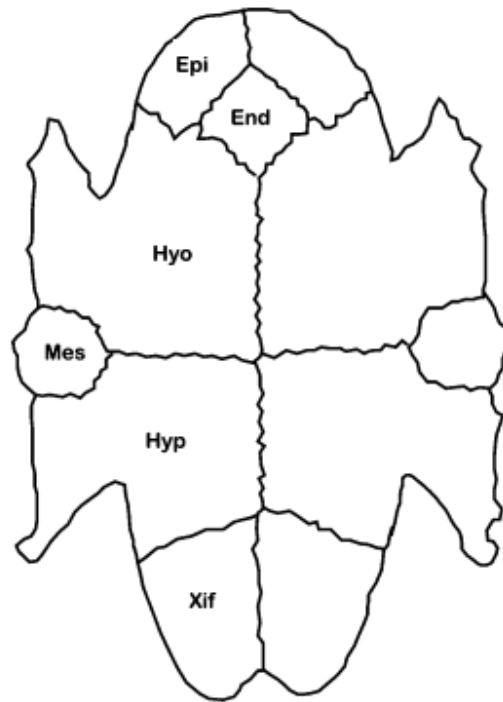


Figure 2

Fig 2 Ontogeny of the plastron of the giant Amazon River turtle

Fig 1 THE ANATOMY OF SEA TURTLES

2.2. La Dossière

La dossière se divise en 3 parties : les côtes et les vertèbres (ainsi que l'os nuchal antérieur) servant de base pour la seconde partie composée par les plaques costales et plaques neurales. La troisième partie comprends l'ensemble des écailles recouvrant les plaques costales et neurales.

(Scott F. Gilbert,a,* Grace A. Loredob, Alla Brukman,a and Ann C. Burkec (2001) « Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution » *EVOLUTION & DEVELOPMENT* 3:2, 47–58)

L'ensemble des tortues ont une dossière comprenant 10 vertèbres qui sont elles-mêmes rattachées à 10 paires de côtes.

La première et dernière paires de côtes sont particulières car elles sont de tailles fortement réduites par rapport aux autres.

Les cotes s'orientent de manière radiale

2.3. Les Écailles

la dossière peut être recouverte d'écailles formant de grande plaque épidermiques séparées par des sillons et formant une mosaïque, mais certaines tortues font exception à cette règle, tel que *Dermochelys coriacea* (tortue luth) qui présente des tubercules formant 5 rangée longitudinales sur la dossière (ces tubercules sont renforcés par la présence d'ostéodermes incrustés en son sein)

(JACQUELINE E. MOUSTAKAS-VERHO AND GENNADII O. CHEREPANOV (2015)

« The Integumental Appendages of the Turtle Shell: An Evo-Devo Perspective » . Exp. Zool. Mol. Dev. Evol 324B)

Certaines tortues ont perdu leurs écailles au cours de leur évolution, tel que *Pelodiscus sinensis* (tortue à carapace molle)

Au sein d'une même espèce, le nombre d'écailles sur la carapace ne varie pas. Par contre se nombre varie légèrement entre certaines espèces mais est le plus souvent de 38 écailles pour la dossière et 16 pour le plastron. (Scott F. Gilbert,^{a,*} Grace A. Lored,^b Alla Brukman,^a and Ann C. Burkec (2001) « Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution » EVOLUTION & DEVELOPMENT 3:2, 47–58)

2.4. La Ceinture Pectorale

3. Embryologie

3.1. Formation de la crête carapaciale

Le premier signe qui différencie l'embryon de tortue à celui d'un autre tétrapode est l'apparition de la crête carapaciale (que l'on nommera CR pour « Carapacial Ridge) qui a lieu au stade 14 selon Yntema. ([Yntema CL \(1968\) A series of stages in the embryonic development of Chelydra serpentina. J Morphol 125:219–251](#))

La crête carapaciale apparaît aux bords latéraux du tronc, légèrement dorsalement par rapport aux bourgeons des membres. La CR apparaît d'abord sous forme d'une ligne non continue qui s'étend de la région nucale jusqu'à la région caudale.

C'est durant les stades 15 et 16 que les « traits » vont progresser vers l'avant et l'arrière pour former une ligne continue, d'où le nom de « crête ». Cette crête est la délimitation entre la dossière et le plastron.

La CR est composée de deux parties, une partie mésenchymateuse qui découle du mésoderme, composé de cellules non spécialisées formant un tissu peu dense, et une deuxième partie épithéliale.

La CR est très importante car elle est impliquée dans l'orientation du développement des côtes. Les parties latérales des côtes vont être « piégées » par la CR empêchant ainsi leur progression ventrale comme dans la plupart des cages thoraciques des autres tétrapodes.

En utilisant les génomes provisoires de la tortue molle et de la tortue de mer verte, Wnt5a s'est avéré être le seul gène Wnt exprimé dans la région CR, et les chercheurs ont depuis montré que Wnt5a, Lef-1 et APCDD1 sont exprimés dans le CR non seulement des tortues à carapace molle, mais aussi de l'autre modèle principal de recherche sur le cryptodiran, *T. scripta*, ainsi que du pleurodiran *E. subglobosa*. De plus, l'électroporation du Lef-1 dominant négatif dans l'épiderme du CR a entraîné un arrêt local de la croissance du CR ([Jacqueline E Moustakas-Verho \(2017\) « Patterning of the turtle shell » Current Opinion in Genetics & Development](#))

LEF-1 dominant négatif dans le CR a confirmé que l'expression du gène, en particulier dans l'épiderme, est essentielle à la formation et au maintien du CR ([Hiroshi Nagashima¹, Shigehiro Kuraku¹, Katsuhisa Uchida², Yoshie Kawashima Ohya¹, Yuichi Narita¹ and Shigeru Kuratani¹](#)

(2007) « On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function and the chelonian body plan »

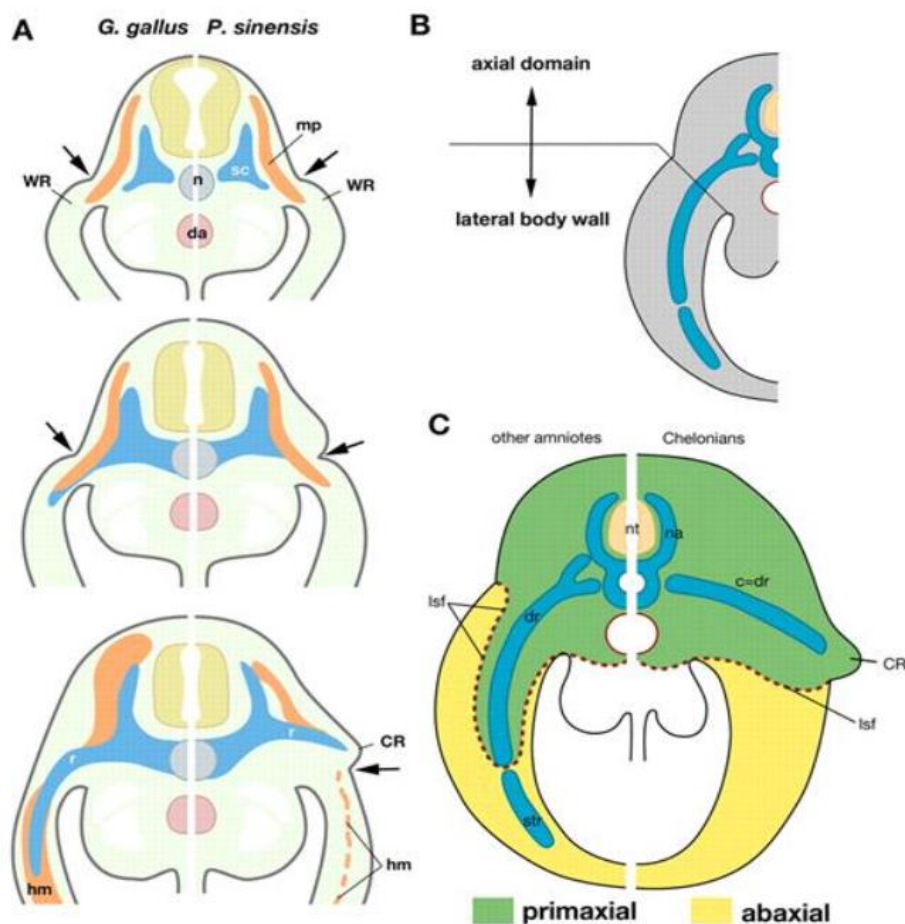
Morphologiquement, le mésenchyme CR dans les embryons de tortues est un élément primaxial formant la partie ventrolatérale du domaine axial.

chez *P. sinensis*, seul le muscle hypaxial peu développé est reconnu comme un élément abaxial dans la paroi corporelle, et les côtes et muscles développés axialement, bien qu'éléments primaxiaux, n'envahissent jamais la paroi corporelle. La partie ventrolatérale du domaine axial gonfle également pour former le CR adjacent à la crête wolffienne dorsalement.

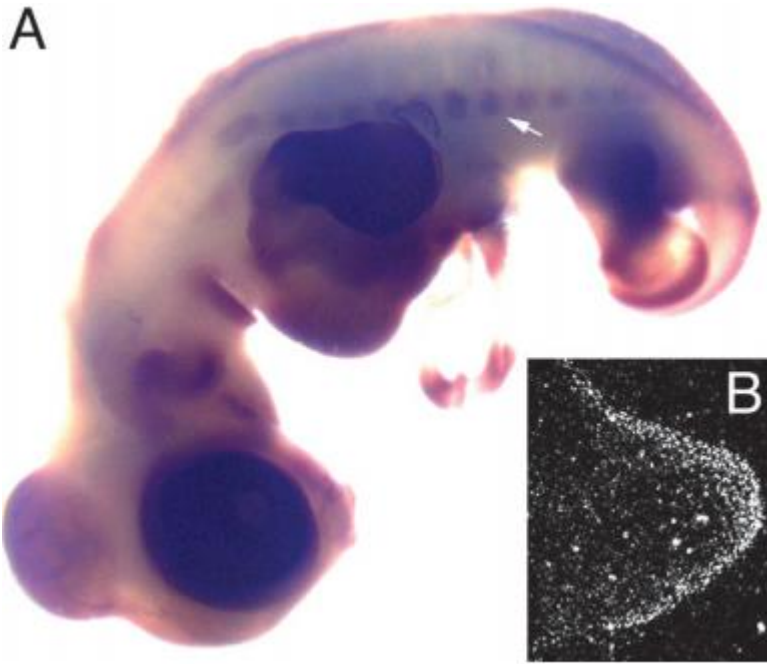
le mésenchyme CR est dérivé exclusivement du dermatome et qu'il s'agit d'une structure primaxiale formant la partie ventrolatérale du domaine axial.

L'ensemble du composant mésenchymateux de la carapace (y compris les côtes et le CR) soit d'origine somite.

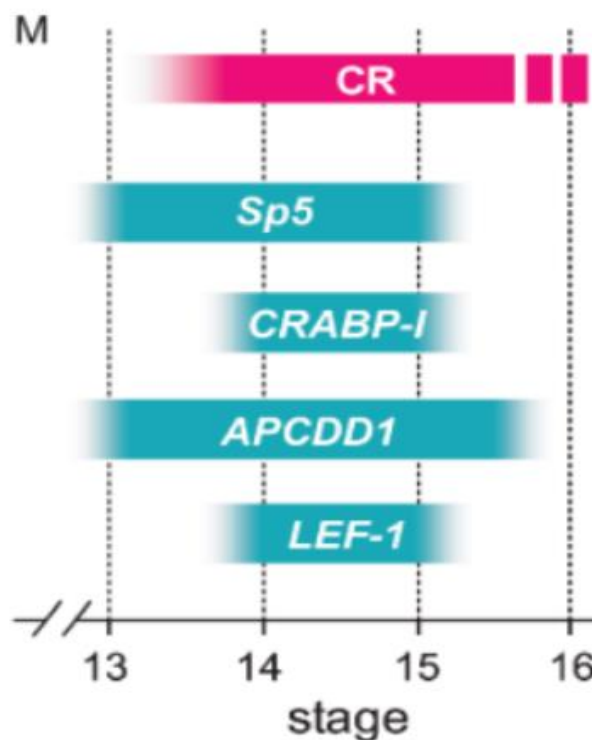
(Hiroshi Nagashima¹, Shigehiro Kuraku¹, Katsuhisa Uchida², Yoshie Kawashima Ohya¹, Yuichi Narita¹ and Shigeru Kuratani¹)



(2007) « On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function and the chelonian body plan »)



JUDITH CEBRA-THOMAS¹ , FRASER TANI , SEETA SISTLAI¹ , EILEEN ESTES¹ , GUNES BENDER¹ , CHRISTINE KIM² , PAUL RICCIO¹ , AND SCOTT F. GILBERT¹ (2005) « How the Turtle Forms its Shell: A Paracrine Hypothesis of Carapace Formation » JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY (MOL DEV EVOL) 304B:558–569



Nous avons réalisé une hybridation in situ pour examiner l'expression des quatre gènes aux stades 12 à 16 embryons de *P. sinensis* . Nos analyses ont détecté une expression spécifique de Sp5 dans le mésenchyme, CRABP-I dans l'ectoderme, et APCDD1 et LEF-1 dans le mésenchyme et l'ectoderme

du CR. L'expression CR spécifique de Sp5 et APCDD1 a été détectée à partir du stade 13, et celle de CRABP-I et LEF-1 à partir du stade 14. Les signaux des quatre ADNc sont devenus indétectables au stade 16

le CR est vraiment une nouveauté évolutive qui a ajouté un nouveau modèle à ces contraintes de développement ancestrales (Müller et Wagner 1991), même en termes d'expression génique.

Quel mécanisme aurait pu amener une régulation amont de novo de ces gènes préexistants pour qu'ils soient exprimés dans le CR?

Une possibilité est que ces gènes aient subi des duplications de gènes spécifiques à la lignée des tortues, avec une relaxation ultérieure de la contrainte fonctionnelle (néo fonctionnalisation; Force 1999).

L'un des doublons aurait alors adopté une nouvelle régulation en amont dans le CR, alors que l'expression de l'autre gène est restée inchangée.

Par conséquent, nous supposons que l'acquisition spécifique à la tortue de l'expression de novo dans le CR n'impliquait pas nécessairement la création de gènes nouveaux ou dupliqués.

Parmi les quatre gènes associés au CR, LEF-1 a fourni des informations supplémentaires sur les mécanismes qui ont facilité l'expression de novogène.

En réponse aux signaux Wnt, le niveau de b-caténine augmente et la b-caténine est transférée dans le noyau cellulaire, où elle interagit avec un certain membre de la famille TCF / LEF 1 pour contrôler l'activité des gènes cibles .

Dans cette étude, nous avons observé la localisation nu-claire de la b-caténine dans l'ectoderme CR .

Ce phénomène a également été détecté de manière spécifique au CR au moment de la formation du CR.

Ces résultats suggèrent que la voie canonique du Wnt est activée dans l'ectoderme CR et contrôle la phase initiale du développement de la carapace.

En réponse aux signaux Wnt, le niveau de b-caténine augmente et la b-caténine est transférée dans le noyau cellulaire, où elle interagit avec un certain membre de la famille TCF / LEF 1 pour contrôler l'activité des gènes cibles.

Dans cette étude, nous avons observé la localisation nu-claire de la b-caténine dans l'ectoderme CR .

Ce phénomène a également été détecté de manière spécifique au CR au moment de la formation du CR.

Ces résultats suggèrent que la voie canonique du Wnt est activée dans l'ectoderme CR et contrôle la phase initiale du développement de la carapace.

APCDD1 est l'une des cibles transcriptionnelles directes du complexe composé de b-caténine et de TCF / LEF-1 (Takahashi et al. 2002). Il est intéressant de noter que, chez *P. sinensis*, LEF-1 et APCDD1 sont co-exprimés à la fois dans l'ectoderme et le mésenchyme du CR. Le fait que tous les quatre membres de la famille TCF / LEF-1 peuvent se lier à des éléments de réponse identiques suggère une interaction réglementaire entre LEF-1 et APCDD1 dans le CR. Ces faits impliquent qu'une molécule en amont, telle que Wnt, a provoqué l'altération brusque des modèles d'expression de gènes multipliés en aval. La recherche de gènes Wnt exprimés dans le CR est en cours

Cependant, il existe une différence cruciale entre le CR et le bourgeon du membre en ce que Fgf10 et Fgf8, qui jouent un rôle central dans le développement du membre amniote en coopération avec la voie Wnt, ne sont pas exprimés dans le développement de CR de *P. sinensis*

(Kuraku, S., Usuda, R. and Kuratani, S. (2005). Comprehensive survey of carapacial ridge-specific genes in turtle implies co-option of some regulatory genes in carapace evolution. *Evol. Dev.* 7,3-17)

Chez les tortues à carapace dure, l'anatomie du développement indique que les côtes ne parviennent pas à s'étendre dans le domaine abaxial parce que leur trajectoire de croissance est déplacée et non arrêtée

Yntema a montré que lorsque des somites individuels étaient disparus, le CR s'effondrait dans la région piégeant habituellement les côtes, et aucune coquille ne s'y formait

La côte embryonnaire se développe dorso-latéralement jusqu'à ce qu'elle atteigne le mésenchyme du CR, puis la pointe de la côte se replie en dessous. Il semble que l'extrémité de la côte suit un flux de cellules myotomiques ventralement

Cependant, chez les embryons de *Pelodiscus sinensis*, l'ossification des côtes s'achève rapidement, empêchant les côtes de continuer à se répandre avec la carapace. Cela ne se produit pas dans les tortues à carapace dure jusqu'à après l'éclosion lorsque la propagation continue du céphalothorax au-delà des côtes fournit la région qui donne naissance aux os périphériques.

(Rice R, Riccio P, Gilbert SF, Cebra-Thomas J. 2015. Emerging from the rib: Resolving the turtle controversies. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 324B:208–220.)

Chez la tortue à carapace molle *Pelodiscus sinensis*, le CR semble jouer un rôle différent. Le CR a pour fonction de réguler la croissance des côtes dans une direction rostro-caudale plutôt que dans une direction dorso-ventrale.

Il est proposé que, chez cette espèce, le CR soit nécessaire pour former le motif de côtes en éventail, à travers la croissance marginale du primordium carapacial.

Ils supposent que cette croissance des côtes arrêtée est due à :

- 1 La déviation des cellules précurseurs des côtes par le CR.
- 2 Le développement du myotome altéré dans le somite.
- 3 Les différences possibles dans le mésoderme de la plaque latérale.

Les preuves de ce modèle sont en grande partie circonstanciées, mais cohérentes.

microcautérisation du *Pelodiscus* CR entraîne la croissance des côtes. Le motif rostrocaudal en forme d'éventail a disparu et les extrémités distales de chaque côte se développent l'une vers l'autre. Lorsqu'un CR ectopique a été greffé sur le flanc d'un embryon de *Pelodiscus*, le motif des côtes n'a pas changé. Par conséquent, le CR de *Pelodiscus* ne semble pas signaler le motif dorsoventral des côtes, mais est utilisé pour les dévier en un motif en éventail.

Deuxièmement, alors que la partie proximale de chaque côte provient du sclérotome des somites, la partie distale des côtes (c'est-à-dire la partie qui pénètre dans la région ventrale) proviendrait du syndétome entre le sclérotome et le myotome. La présence de ces cellules dépend de l'activité inductive du myotome

Il est donc possible que Myf5 modifié puisse influencer la minceur de la plaque musculaire de la tortue ainsi que l'arrêt axial des côtes qui dépendent de ces muscles.

Troisièmement, le mésoderme de la plaque latérale des embryons de tortues peut différer de ceux des autres vertébrés. L'expression de *Hoxc-6*, qui se trouve généralement dans les thoraces des vertébrés, et qui est importante pour que le syndétome génère la partie distale de la côte, fait défaut chez ces tortues.

(Rice R, Riccio P, Gilbert SF, Cebra-Thomas J. 2015. Emerging from the rib: Resolving the turtle controversies. J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.) 324B:208–220.)

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ede.12351>

3.2. Formation du plastron

La partie antérieure du plastron contient un os d'entoplastron rostral médial et deux os d'épiplastron rostral latéraux qui se développeront et sutureront ensemble pour former une plaque osseuse antérieure. On pense que l'entoplastron est dérivé de l'os de l'interclavicule, alors que les épiplastres appariés sont considérés comme homologues des clavicules

On pense que trois paires d'os de plastron latéraux - l'hyoplastron et l'hypoplastron situés au centre et les os du xiphiplastron postérieur - sont dérivées des paires de gastralia vues comme des côtes ventrales flottantes dans de nombreux groupes de reptiles. Cette position est renforcée par la paire gastralia vu former une structure en forme de plastron dans la tortue-tige *Pappochelys*

(Schoch RR, Sues HD (2015) *Une tortue-tige du Trias moyen et évolution du plan corporel de la tortue*. *Nature* 523 (7562): 584 - 587)

et (Ritva Rice, Aki Kallonen, Judith Cebra-Thomas, and Scott F. Gilbert (2016) « Development of the turtle plastron, the order-defining skeletal structure » *Proceedings of the National Academy of Sciences*)

Les extrémités postérieures des os de l'hyoplastron, ainsi que les extrémités antérieures de l'hypoplastron, forment une fontanelle ombilicale à la ligne médiane du plastron. De plus, les processus s'étendent dorsalement à partir de l'hyoplastron et de l'hypoplastron pour former un pont qui relie le plastron aux côtes et à la carapace.

Chez certaines tortues (en particulier les lignées anciennes), un autre ensemble d'os de plastron appariés, le mésoplastron, se trouve entre l'hyoplastron et l'hypoplastron.

L'os et le cartilage proviennent de condensations mésenchymateuses formées par des cellules progénitrices ostéochondrogéniques, capables de se différencier soit en chondrocytes ou en ostéoblastes en fonction de leur régulation moléculaire via des facteurs de transcription clés et des voies de signalisation.

Ce double potentiel dans les cellules ostéochondroprogénitrices est largement dû à la coexpression d'un facteur de transcription chondrogénique *Sox9* et d'un facteur de transcription ostéochondrogénique *Runx2*. Pour que les cellules ostéochondroprogénitrices s'engagent dans une voie ostéogénique, le potentiel chondrogénique doit être supprimé ; cela se produit par l'inhibition de l'expression de *Sox9*, tout en induisant ou en maintenant celle de *Runx2*

La coexpression du facteur de transcription *Twist* avec *Runx2* dans des cellules ostéoprogénitrices maintient ces cellules dans un état prolifératif et indifférencié - *Twist* lie directement le domaine de liaison à l'ADN de *Runx2* pour inhiber sa fonction. Une fois l'expression de *Twist* désactivée, *Runx2* est capable d'induire l'expression d'*Osterix* (*Osx*). Cette régulation moléculaire assure la différenciation et la maturation ostéogéniques. L'engagement dans une lignée cellulaire ostéogénique nécessite également l'activation séquentielle de Hedgehog et la signalisation canonique Wnt / β -caténine dans les cellules ostéoprogénitrices

(Stephen J. Rodda, Andrew P. McMahon; Distinct roles for Hedgehog and canonical Wnt signaling in specification, differentiation and maintenance of osteoblast progenitors. *Development*)

D'autres systèmes de régulation critiques dans la formation osseuse intramembraneuse comprennent le facteur de transcription induit par la BMP *Msx2*, qui favorise la prolifération des préostéoblastes, tout en supprimant la différenciation.

(Kim HJ, Rice DP, Kettunen PJ, Thesleff I (1998) *FGF-, BMP- and Shh-mediated signalling pathways in the regulation of cranial suture morphogenesis and calvarial bone development. Development*)

L'anlage sternal commence par des condensations mésenchymateuses qui expriment *Runx1* et *Runx2*. Ces facteurs de transcription coopèrent pour induire l'expression de *Sox5* et *Sox6*. *Sox5* et *Sox6* initient la chondrogenèse dans les cellules condensées et conduisent ensuite à l'induction de l'expression du collagène de type II, un composant de la matrice extracellulaire spécifique des chondrocytes

Lorsque seule l'expression de *Runx2* est régulée à la hausse dans le mésenchyme de la plaque latérale avant la morphogenèse sternale, elle interfère avec la chondrogenèse et favorise la formation d'os intramembraneux ectopique dans le mésenchyme ventral.

(Maeno T, et al. (2011) *Early onset of Runx2 expression caused craniosynostosis, ectopic bone formation, and limb defects. Bone* 49(4):673–682)

Les gastralia reptiliennes, les homologues des os du plastron postérieur, se développent de manière similaire aux os du plastron dans le mésenchyme ventral par ossification intramembraneuse. Malgré leurs similitudes apparentes, ils ne sont pas égaux. Chaque os gastralien se compose d'un élément osseux latéral et médial qui s'articulent les uns avec les autres, et les os gastraliens ne forment pas de spicules osseux. Alors que les os du plastron commencent à se minéraliser à partir de la périphé-

rie du ventrum dans une légère préférence antérieure à postérieure. (Gilbert SF, Loredó GA, Brukman A, Burke AC (2001) *Morphogenesis of the turtle shell: The development of a novel structure in tetrapod evolution. Evol Dev* 3(2):47–58)

les gastralias se minéralisent dans une séquence postérieure à antérieure de telle sorte que la rangée postérieure d'éléments latéraux appariés de gastralia se minéralisent en premier. Une fois les éléments latéraux minéralisés, les éléments médiaux commencent à se minéraliser en recommençant à l'extrémité postérieure. D'autres os dermiques exosquelettiques trouvés dans divers taxons reptiliens comprennent les ostéodermes, qui diffèrent des os de plastron en ce qu'ils s'ossifient via la métaplasie du tissu conjonctif fibreux dans l'os (Vickaryous MK, Hall BK (2008) *Development of the dermal skeleton in Alligator mississippiensis (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. J Morphol* 269(4):398–422)

le mésenchyme ventral de la tortue est biaisé pour former de l'os au détriment du cartilage de la même manière que l'ectomesenchyme calvarial et facial, le tissu le plus étudié pour la régulation moléculaire de l'ossification intramembraneuse. Chez les tortues, à partir du stade de développement Greenbaum 15, nous avons observé une série de condensations mésenchymateuses correspondant à chaque os du plastron se formant dans les bords latéraux du mésenchyme ventral sous les bourgeons des membres antérieurs et postérieurs. Chaque condensation a suivi le code transcriptionnel conduisant à l'engagement de la lignée ostéogénique; initialement Sox9 l'expression de cellules précurseurs ostéochondrogéniques a supprimé leur potentiel chondrogénique et a commencé à exprimer des gènes dirigeant l'ostéogenèse. Nous montrons également que des condensations ostéogéniques de mésoplaston appariées transitoires se sont formées entre les condensations hyo- et hypoplaston aux premiers stades du développement de l'os du plastron. La caractérisation de la croissance osseuse du plastron a démontré que la formation de spicules osseux est intrinsèque au développement et à la structuration de l'os du plastron, et que leur croissance est dirigée par la signalisation ostéogénique.

(Gonçalves Vieira L, Quagliatto Santos AL, Campos Lima F, Souza Pinto JG (2009) *Ontogeny of the plastron of the giant Amazon River turtle, Podocnemis expansa (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae). Zoolog Sci* 26(7):491–495)

chez *P. expansa*, le futur plastron peut être identifié par onze centres d'ossification dans la région ventrale

Au stade 16, la plupart des os du plastron, ainsi que les éléments de la carapace, présentent des centres d'ossification.

La coloration Alizarin Red S a indiqué la séquence d'ossification suivante: d'abord l'hyoplastron et l'hypoplastron, puis l'endoplastron suivi du xiphoplastron, et enfin le mésoplastron.

Le centre d'ossification de l'os de l'épioplastron apparaît au stade 17. Tous ces éléments ont des centres d'ossification indépendants et suivent un schéma de développement irrégulier, en particulier l'hyoplastron et l'hypoplastron. Ceux-ci forment des spicules osseux le long de la ligne médiane avec l'os contre-latéral et entre les os voisins, qui finissent par fusionner.

Deux fontanelles sont formées lors du développement osseux dans le plastron, une crânienne, située entre les os de l'hyoplastron caudolatéralement et l'os de l'endoplastron crânialement, et l'autre caudale, située entre l'hyoplastron crânialement, l'hypoplastron latéralement et le xiphoplastron caudal. La fontanelle caudale est plus grande et reste tout au long de la période embryonnaire.

Au sixième mois après l'éclosion, une petite zone centrale irrégulière dépourvue d'ossification est également visible. Il s'agit de la fontanelle caudale, qui correspond aux parties médiales des os de l'hyoplastron et de l'hypoplastron.

La fermeture complète de cette fontanelle n'a été observée qu'après le 7ème mois après l'éclosion, ce qui diffère des résultats pour la carapace, qui forme une armure rigide 46 jours après l'éclosion. Le plastron commence à s'ossifier entre les stades 19 et 20 chez *A. spinifera*, (Sheil, 2003), et entre les stades 20 et 21 chez *C. serpentina* (Rieppel, 1993c), tandis que Sheil et Greenbaum (2005), qui ont également étudié *C. serpentina*, prétend que cela se produit au stade 21. L'ossification du plastron commence plus tôt chez *P. expansa*, entre les stades 16 et 17. Rieppel (1993c) rapporte que les premiers centres d'ossification apparaissant chez *C. serpentina* sont ceux des os de la région crânienne du plastron, de l'endoplastron et de l'épioplastron, au stade 20, suivis de l'hyoplastron, de l'hypoplastron et du xiphoplastron au stade 21. Selon Sheil et Greenbaum (2005), tous les os comprenant le plastron de *C. serpentina* présentent également des centres d'ossification en stade 21. Les différences de chronologie et de séquence de formation osseuse dans ces différentes études sur la même espèce peuvent probablement s'expliquer par des variations dues aux oscillations de température au cours de l'embryogenèse.

Dans *A. spinifera* (Sheil, 2003) a constaté que, contrairement à *P. expansa*, la séquence d'émergence des centres d'ossification est craniocaudale, c'est-à-dire endoplastron, hyoplastron, hypoplastron et xiphoplastron, le mésoplastron étant absent. L'os de l'épioplastron chez *A. spinifera* et *P. expansa* ne montre des centres d'ossification que plus tard, au stade 20

Selon Li et al. (2008), le plastron d'un fossile d'*Odontochelys* vieux de 240 millions d'années s'est complètement formé alors que sa carapace ne l'était pas. Gilbert et coll. (2001) ont donc déduit que le plastron a évolué avant la carapace, ce qui reflète peut-être le schéma d'ossification au cours du développement embryonnaire des Testudines vivantes. Cependant, Reisz et Head (2008) estiment que cette variation n'est pas totalement pertinente, même si elle est plausible. Chez *P. expansa*, nous

avons constaté que les éléments du plastron et de la carapace commençaient à s'ossifier au cours du même stade embryonnaire, et que, contrairement aux conclusions de Gilbert et al. (2001), l'ossification du plastron est conclue après celle de la carapace

Les études histologiques de Gilbert et al. (2001) confirment que tous les os du plastron s'ossifient par voie intramembranaire, sans précurseurs de cartilage. Chez *P. expansa*, aucune réaction au bleu Alcian n'a été détectée dans les os du plastron au cours du développement.

La présence de spicules osseux insérés entre des os voisins lors de l'ossification du plastron a été observée chez *C. serpentina*, *T. scripta* (Gilbert et al., 2001) et *P. expansa*. Pour Gilbert et al. (2001), c'était inattendu, car la ligne médiane forme une division entre les paires d'os sur les côtés opposés du plastron. Lorsque les spicules traversent la ligne médiane, ils ne fusionnent pas immédiatement, et il est possible que ce soit une condition préalable à la croissance continue du plastron pendant le développement

(Gonçalves Vieira L, Quagliatto Santos AL, Campos Lima F, Souza Pinto JG (2009) *Ontogeny of the plastron of the giant Amazon River turtle, Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae). *Zoolog Sci* 26(7):491–495)

(Gilbert SF, Loredó GA, Brukman A, Burke AC (2001) Morphogenesis of the turtle shell: the development of novel structure in tetrapod evolution. *Evol Dev* 3: 47–58)

(Sheil CA, Greenbaum E (2005) Reconsideration of skeletal development of *Chelydra serpentina* (Reptilia: Testudinata: Chelydridae): evidence for intraspecific variation. *J Zool* 265: 235–267)

(Rieppel O (1993c) Studies on skeleton formation in reptiles: Patterns of ossification in the skeleton of *Chelydra serpentina* (Reptilia, Testudines). *J Zool* 231: 487–509)

Pour *Trachemys scriptadès* ; Au stade de développement G17, neuf zones définies encerclant la périphérie du mésenchyme ventral étaient plus denses (c'est-à-dire plus condensées) que le mésenchyme environnant. Les emplacements de ces condensations correspondaient à l'emplacement des neuf futurs os de plastron. Une matrice extracellulaire au centre et des cellules mésenchymateuses condensées l'entourant, indiquant que les os du plastron en développement sont des ostéoïdes à ce stade.

Rien ne ressemblant à de l'anlagène de cartilage sternal en forme de bâtonnet n'a été observé dans les échantillons imagés en μ CT, ce qui indique que le développement du sternum n'a pas été initié chez la tortue.

L'initiation des os du plastron a été observée à G15 lorsque les condensations mésenchymateuses ostéochondrogéniques pour le hypo-, l'hypo- et le xiphiplastron exprimaient *Sox9* dans des régions distinctes sur les bords latéraux du mésenchyme ventral entre les membres *antérieurs* et postérieurs, mais *n'exprimaient* pas encore *Runx2*.

Par G16, les modèles d'expression de *Sox9* et *Runx2* ont été inversés, indiquant que le potentiel chondrogénique avait été supprimé et que les condensations avaient entraîné un sort ostéogène.

les os du plastron présentaient les mêmes combinaisons et la même séquence de facteurs de transcription ostéogéniques trouvés dans tout os intramembraneux en développement: les centres des condensations exprimaient des facteurs ostéogéniques qui conduisent l'ostéogenèse vers la différenciation (*Msx2* , *Runx2* et *Osx*), tandis que les fronts ostéogéniques de les condensations ont été maintenues sous forme d'ostéoprogéniteurs prolifératifs (*Twist1* et *Runx2*) pour permettre une croissance ultérieure.

De manière surprenante, le mince mésenchyme ventral entre les condensations osseuses du plastron latéral opposé n'était pas indifférencié mais présentait également un potentiel ostéogénique en exprimant *Runx2* par G15, et *Runx2* , *Msx2* et *Twist1* par G16

Le mésenchyme pré-squelettique, avant identité ostéogénique ou chondrogénique, exprime *Prrx1*. Chez les tortues, au stade de développement G16, le mésenchyme ventral central et les régions latérales du mésenchyme ventral qui correspondent aux sites d'initiation osseuse du plastron ont exprimé *Prrx1*

(Gonçalves Vieira L, Quagliatto Santos AL, Campos Lima F, Souza Pinto JG (2009) *Ontogeny of the plastron of the giant Amazon River turtle, Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae). *Zoolog Sci* 26(7):491-495)

Pour relier les exosquelettes dorsal et ventral, les os hyo- et hypoplastrons développent des extensions à partir de leurs bords latéraux qui atteignent sous la cage thoracique dans la carapace.

En G21, les os du plastron se sont développés pour couvrir une partie importante du plastron en formation. Chaque plaque osseuse du plastron était formée d'un noyau osseux trabéculaire, avec de vastes spicules osseux rayonnant loin de lui et minéralisant.

En G21, les os du plastron se sont développés pour couvrir une partie importante du plastron en formation. Chaque plaque osseuse du plastron était formée d'un noyau osseux trabéculaire, avec de vastes spicules osseux rayonnant loin de lui et minéralisant.

(Gonçalves Vieira L, Quagliatto Santos AL, Campos Lima F, Souza Pinto JG (2009) *Ontogeny of the plastron of the giant Amazon River turtle, Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae). *Zoolog Sci* 26(7):491-495)

Les préostéoblastes de tortues entourent la plaque osseuse du plastron à G18, un stade qui est avant le dépôt minéral, et les spicules osseux à G22 ont montré une localisation nucléaire de la β -caténine indiquant une signalisation canonique Wnt active.

la suppression de la chondrogenèse dans le mésenchyme ventral de la tortue, empêchant la formation de structures cartilagineuses abaxiales

(Gonçalves Vieira L, Quagliatto Santos AL, Campos Lima F, Souza Pinto JG (2009) *Ontogeny of the plastron of the giant Amazon River turtle, Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae). *Zoolog Sci* 26(7):491–495)

Les condensations mésenchymateuses des os intramembraneux, comme ceux du crâne, sont des condensations ostéochondrogéniques exprimant Sox9

(Akiyama H, et al. (2005) *Osteo-chondroprogenitor cells are derived from Sox9 expressing precursors*. *Proc Natl Acad Sci USA* 102(41):14665–14670).

Peu de temps après leur formation, le potentiel chondrogénique est supprimé et les cellules condensées s'engagent dans l'ostéogenèse. Cela semble également vrai dans le plastron de la tortue: les condensations ostéochondrogéniques précoces en G15 ont supprimé leur potentiel chondrogénique par G16 et se sont engagées dans l'ostéogenèse. Les condensations osseuses du plastron contenaient les informations de configuration intrinsèques nécessaires pour devenir des os de plastron entièrement modelés

(Gonçalves Vieira L, Quagliatto Santos AL, Campos Lima F, Souza Pinto JG (2009) *Ontogeny of the plastron of the giant Amazon River turtle, Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines, Podocnemididae). *Zoolog Sci* 26(7):491–495)

La formation de centres d'ossification indépendants dans le mésenchyme et le derme est claire dans le plastron (Jacqueline E Moustakas-Verho (2017) « Patterning of the turtle shell » *Current Opinion in Genetics & Development*)

<https://www.pnas.org/content/113/19/5317>

3.3. Formation de la dossière

La majeure partie squelettique de la dossière est formée uniquement à partir de l'endosquelette et n'a pas de partie formée par de l'osteoderme comme on le pensait auparavant

(Tatsuya Hirasawa¹ , Hiroshi Nagashima² & Shigeru Kuratani (2013) « The endoskeletal origin of the turtle carapace » NATURE COMMUNICATIONS)

La partie osseuse de la dossière est composée des plaques costales et plaques neurales qui découlent respectivement des côtes et des vertèbres

Au stade 17 : les muscles intercostaux sont encore présents mais sont entouré de tissus conjonctifs

Au stade 18 : début de la dégénérescence des muscles intercostaux, les côtes sont encapsulée dans du tissu conjonctif sous le derme.

Stade 23 : les muscles intercostaux ont totalement disparu. Le périoste des côtes se dilate crânialement et caudalement

Stade 27 : la dilatation du périoste a progresser de manière à former des trabécules osseux à partir des côtes et s'enfonçant dans le tissu conjonctif sous-cutané.

Ces trabécules osseux continueront leur progression après l'éclosion pour rejoindre le trabécule opposé et ainsi former la plaque costale.

(Tatsuya Hirasawa¹ , Hiroshi Nagashima² & Shigeru Kuratani (2013) « The endoskeletal origin of the turtle carapace » NATURE COMMUNICATIONS)

Des preuves de développement et des attachements musculaires suggèrent que l'os nuchal est dérivé de la cleithra de la ceinture pectorale tétrapode ancestrale

(2013 **Homology of the enigmatic nuchal bone reveals novel reorganization of the shoulder girdle in the evolution of the turtle shell**)

la signalisation du facteur de croissance des fibroblastes (FGF) dans le derme dorsolatéral maintient le CR de chaque côté de l'embryon de tortue et que la signalisation FGF du CR modifie la migration des précurseurs des côtes de sorte que les côtes se développent dorsolatéralement dans le derme (plutôt que de former un cage thoracique).

Dans le second processus, les côtes en développement sécrètent des protéines morphogénétiques osseuses (BMP) qui induisent les os costaux qui forment la plaque de la carapace.

Nos études suggèrent que les BMP produites lors de l'ossification endochondrale normale de la côte induisent une formation osseuse intramembraneuse dans le derme qui l'entoure. Le signal BMP est ensuite propagé par les os en développement.

Cette vague d'ossification procède de chaque côte jusqu'à ce que les régions dermiques ossifiées se rencontrent et forment les sutures apposant les os costaux de la carapace

(JUDITH CEBRA-THOMAS¹ , FRASER TAN¹ , SEETA SISTLA¹ , EILEEN ESTES¹ , GUNES BENDER¹ , CHRISTINE KIM² , PAUL RICCIO (2005) « How the Turtle Forms its Shell: A Paracrine Hypothesis of Carapace Formation » JOURNAL OF EXPERIMENTAL ZOOLOGY (MOL DEV EVOL))

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/jmor.21050>

3.4. Déplacement de la ceinture pectorale en intrathoracique

3.5. Écailles de la carapace

Le motif du bouclier épidermique se développe bien avant que les os de la coquille ne commencent à se calcifier, et le derme sous-jacent peut jouer un rôle majeur dans la formation des écailles épidermiques (Scott F. Gilbert,^{a,*} Grace A. Lored,^b Alla Brukman,^a and Ann C. Burke^c (2001) « Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution » EVOLUTION & DEVELOPMENT 3:2, 47–58)

L'ectoderme recouvrant la coquille produit des écailles épidermiques qui forment un motif phylogénétiquement stable.

(Jacqueline E Moustakas-Verho (2017) « Patterning of the turtle shell » Current Opinion in Genetics & Development)

Contrairement aux écailles, aux plumes et aux poils, les écailles de tortue poussent radialement dans le plan de l'épiderme ;

<https://academic.oup.com/mbe/article/33/3/726/2579482>

= génétique écaille

3.6. Quelques particularités selon l'espèce de tortue

4. Conclusion

5. Références