

## 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**

## **CHELONIAN SHELL EMBRYOLOGY**

**Milan CLEMENT**

**Travail de fin d'étude**

Présenté en vue de l'obtention du grade de  
Médecin Vétérinaire

**Année Académique 2020/2021**

**Le contenu de ce travail n'engage que son auteur**

# **EMBRYOLOGIE DE LA CARAPACE CHÉLONIENNE**

## **CHELONIAN SHELL EMBRYOLOGY**

**Milan CLEMENT**

Tuteur : Luc Grobet, DVM, PhD

**Travail de fin d'étude**

Présenté en vue de l'obtention du grade de  
Médecin Vétérinaire

**Année Académique 2020/2021**

**Le contenu de ce travail n'engage que son auteur**

# **L'EMBRYOLOGIE DE LA CARAPACE CHÉLONIENNE**

## **Objectif du travail :**

L'objectif de ce travail de fin d'étude 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 le rôle de cette dernière.

Une anatomie globale des différentes parties qui composent cette carapace sera décrite ; comme le plastron et la dossière.

Le « staging » embryonnaire des chéloniens sera exposé afin de permettre une meilleure compréhension de la partie « embryologie ».

Le développement embryologique sera ensuite développé d'un point de vue morphologique mais également du point de vue causal selon les avancées scientifiques dans ce domaine.

Enfin, la conclusion abordera 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 ».

Cette carapace est une apomorphie, car l'ancêtre commun des chéloniens n'en possédait pas (*Milletrita rubidgei*), mais elle n'est pas une nouvelle structure à proprement parler. Elle résulte de la modification de structures pré-existantes telles que les côtes, les vertèbres et gastralias (cartilages de l'abdomen chez certains reptiles).

La crête carapaciale est le nouvel élément-clé embryologique dans l'apparition de cette carapace.

### **Aim of this work :**

The aim of this end-of-study work is to present the embryological development of the Chelonian's shell by introducing the order of chelonians, the evolutionary origin of their shell and her role.

A global anatomy of the different parts that make up this shell will be described ; such as the plastron and the carapace.

The chelonian's embryonic "staging" will be presented to allow a better understanding of the "embryology" part. Then embryological development will be developed from a morphological point of view and also from a causal point of view according to scientific progress in this field of study.

The conclusion will approach unclear points that still need to be clarified as well as some hypothesis on the embryology of the Chelonian shell.

### **Summary :**

The Chelonian order includes all the reptiles characterized by having a shell. They are more commonly called " turtles" or "testudines".

The shell is an apomorphy, because the common ancestor of the chelonians did not have one (Milleretta rubidgei), but shell is not a new structure. It results from the modification of pre-existing structure such as the ribs, vertebrae and gastralias (cartilages of the abdomen in some reptiles).

The carapacial crest is the new embryological key element in the appearance of this shell.

## **Remerciements**

Tout d'abord, je souhaite remercier le Professeur Luc Grobet, mon promoteur, pour son aide précieuse et sa gentillesse durant la rédaction de ce travail.

Ensuite, je souhaite remercier mes parents, qui m'ont soutenu durant toutes ses années et qui m'ont permis de réaliser mes études.

Je remercie également le reste de ma famille et tout particulièrement ma grand-mère pour son aide et sa bienveillance.

Merci à Margaux, pour toutes ses petites attentions et sa présence à mes côtés qui a su me motiver durant cette période et dans la vie de tous les jours.

Et enfin, merci à Citronnelle pour ses ronronnements encourageants durant mes heures de travail à la maison.

## Table des matières

1.Introduction.....	7
1.1.Les Chéloniens.....	7
1.2.L'origine des chéloniens et de leurs carapaces.....	8
1.3.Utilité de la carapace.....	11
1.3.1.Protection.....	11
1.3.2.Hydrodynamique.....	11
1.3.3.Camouflage.....	12
1.3.4.Stockage d'ions.....	12
2.Anatomie.....	13
2.1.Le Plastron.....	13
2.2.La Dossière.....	16
2.3.Les Écailles.....	17
2.4.La Ceinture Pectorale.....	19
2.4.1.Partie squelettique.....	19
2.4.2.Partie musculaire.....	20
3.Embryologie.....	20
3.1.Stades embryonnaires.....	20
3.1.1.Stades embryonnaires de Chelydra serpentina selon Yntema.....	22
3.1.2.Stades embryonnaires selon Greenbaum.....	23
3.2.Formation de la crête carapaciale.....	27
3.3.Formation du plastron.....	30
3.4.Formation de la dossière.....	33
3.5.Formation de la ceinture pectorale.....	38
3.5.1.Partie squelettique.....	38
3.5.2.Partie musculaire.....	39
3.6.Écailles de la carapace.....	42
4.Conclusion.....	46
5.Références.....	48

# 1. Introduction

## 1.1. Les Chéloniens

Les chéloniens sont l'ensemble des reptiles terrestres, d'eau douce et marins qui ont un bec corné édenté et une carapace (Fig.1) constituées de plaques cutanées et osseuses. Ces dernières sont généralement couvertes d'écailles cornées entourant le tronc et dans lesquels la tête, les membres et la queue peuvent généralement être renfermés (Dictionnaire Merriam-Webster 2021).

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 et al., 2019).

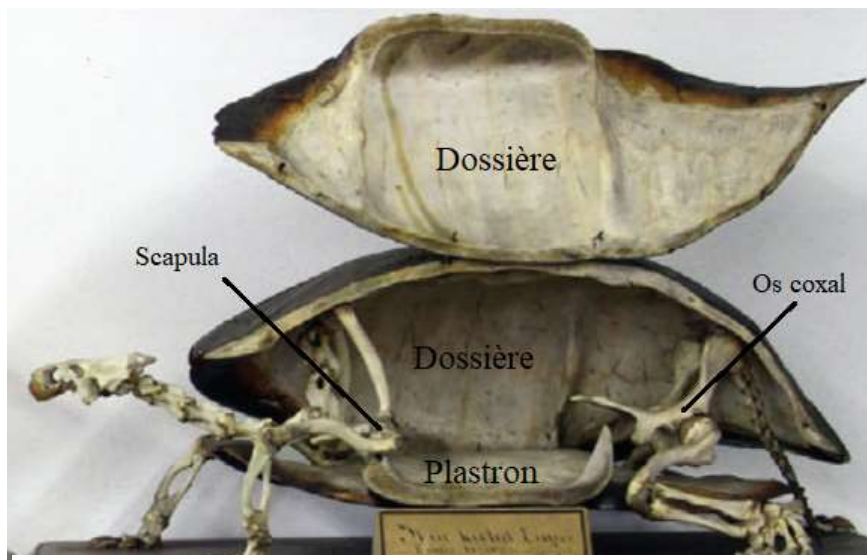


Figure 1 : photographie d'une reconstitution squelettique d'une tortue dont la carapace a été ouverte. La carapace est divisée en deux parties, une partie dorsale « la dossière » et une partie ventrale « le plastron ». Le bassin et les épaules se situent à l'intérieur de la carapace (D'après une photographie de : the Wagner Free Institute of Science).

## 1.2. L'origine des chéloniens et de leurs carapaces

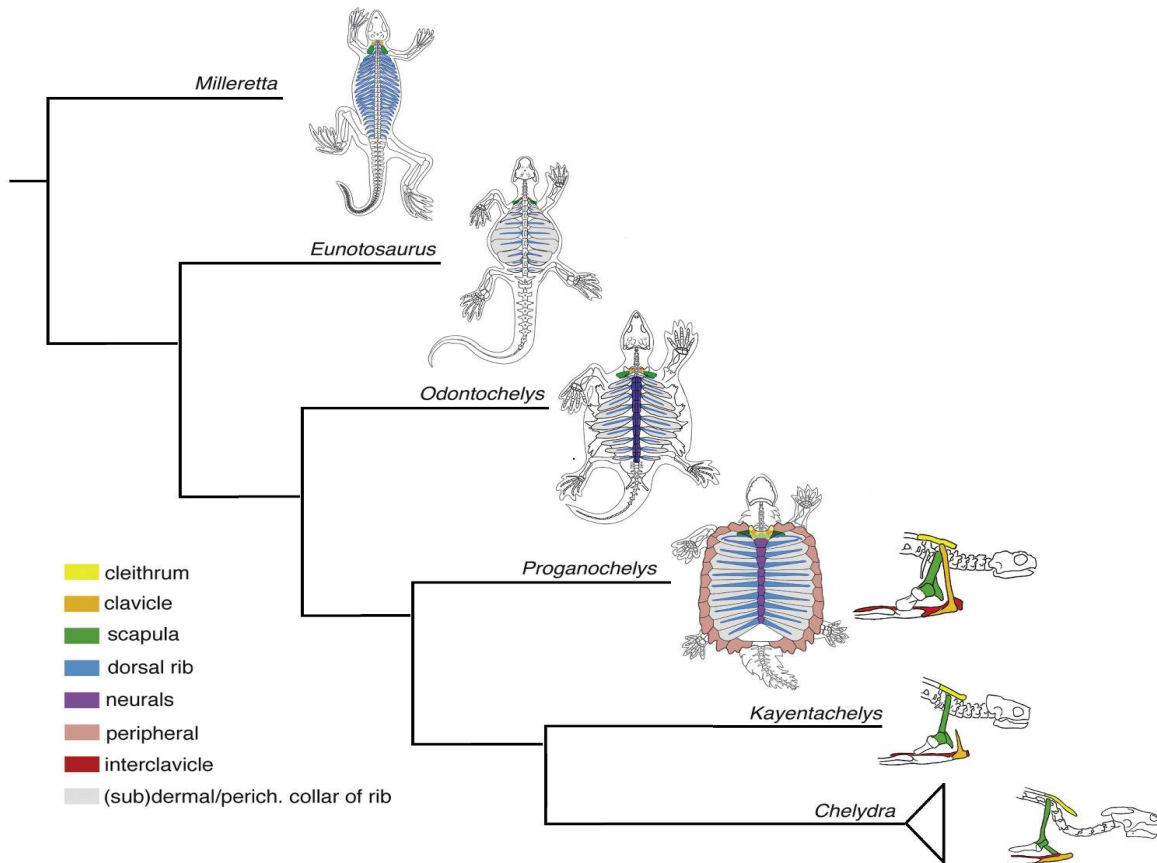


Figure 2 : Arbre phylogénétique des chéloniens schématisant les caractéristiques principales de l'évolution de la carapace chélonienne (D'après Lyson et Al. 2013a).

### *Eunotosaurus*

*Eunotosaurus africanus* est un reptile qui vivait durant le Permien il y a environ 260 millions d'années. Il est considéré comme l'ancêtre le plus ancien des tortues par un grand nombre de phylogénéticiens (Lyson et al., 2010 et 2013). Car il est pourvu de l'ensemble des futurs os ventraux qui formeront le plastron plus tard dans l'évolution. Il possède également une réorganisation des muscles respiratoires en région ventrale des côtes, et il possède également des côtes en forme de « T », créant ainsi les prémices d'une carapace (bien que de nombreux éléments soient encore manquants (Fig. 2)). En effet il ne possédait que 9 paires de côtes ainsi que 9 vertèbres du tronc et non 10 paires de côtes et 10 vertèbres, comme les tortues actuelles. Il ne bénéficie pas non plus d'écailles cornées sur son tronc, ses côtes n'ont pas la disposition typique en « éventail » et progressent ventralement jusqu'à un sternum rudimentaire (Fig. 3 ; Lyson et al., 2010 et 2013).

## Millereta

*Millereta rubidgei* semble avoir eu un ancêtre commun avec *Eunotosaurus* car elle possède des côtes avec une excroissance mais d'un seul côté uniquement (Fig.2), leurs donnant une forme en « L ». Les analyses phylogéniques concluent que *Millereta* est une espèce de reptile qui s'est écartée de la branche des tortues avant *Eunotosaurus* (Lyson et al., 2010).

## Odontochelys

*Odontochelys* est un ancêtre de la tortue, vivant il y a environ 220 millions d'années durant le Trias supérieur (Lyson et al., 2010).

Comparé à l'*Eunotosaurus*, il possède un élargissement des processus épineux des vertèbres du tronc et ses côtes se trouvent en zone axiale (elles n'ont pas progressé ventralement (Fig. 2 et 3)).

Ses os ventraux (gastralias) au nombre de 5 paires sont quant à eux plus développés que ceux d'*Eunotosaurus*. Il n'a pas conservé de sternum (Fig.3 ; Li et al., 2008).

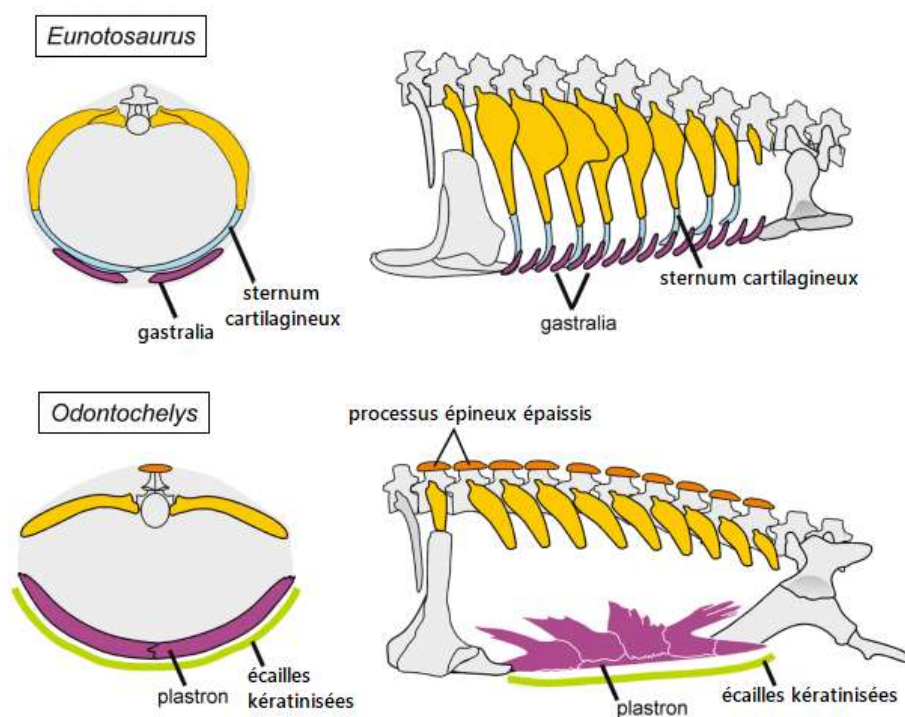


Figure 3 : Comparaison entre *Eunotosaurus* et *Odontochelys* (deux ancêtres d'il y a respectivement 260 et 220 millions d'années) ; *Eunotosaurus* possède l'ensemble des os (gastralias) qui formeront plus tard dans l'évolution un plastron, on observe également des côtes avec des processus latéraux mais progressant ventralement jusqu'à un sternum cartilagineux. L'*Odontochelys* possède des gastralias beaucoup plus évolués avec un recouvrement d'écailles kératinisées. Ses côtes restent ventralement dans le tronc et les vertèbres forment des processus épineux modifiés (qui formeront plus tard les plaques neurales dans l'évolution de la tortue) (D'après Schoch, et al., 2019).

### ***Proganochélyys***

*Proganochélyys*, quant à lui, est une tortue ayant vécu il y a 210 millions d'années. Sa carapace est bien plus développée que celle d'*Eunotosaurus*, mais elle reste primitive et possède déjà le pont qui relie la dossière au plastron. C'est chez elle qu'on observe le phénomène particulier qui est l'encapsulation de la ceinture pectorale (qui équivaut à l'épaule chez les chéloniens) à l'intérieur de la carapace (Fig.2).

Elle possède 10 paires de côtes avec une ossification périphérique plus prononcée et 10 vertèbres pour la dossière. Son plastron est composé de 4 paires de gastralias.

*Proganochélyys* possède toujours un processus claviculaire (Fig.2).

Ce dernier, formant un lien entre la dossière et le plastron, disparaîtra petit à petit au fur et à mesure de l'évolution. Elle débutera par une légère réduction dorsale du processus (comme chez *Kayentachélyys*) et ensuite une disparition dorsale totale (comme chez *Chelydra*) (Fig.2 ; Lyson, et al., 2013a).

## 1.3.Utilité de la carapace

### 1.3.1. Protection

L'agencement sophistiqué des zones alternées d'éléments souples (sutures) et rigides (côtes) dans la carapace (Fig.4) représente un moyen ingénieux d'obtenir à la fois une rigidité et une ténacité élevées (la ténacité en mécanique est la capacité d'un matériau à résister à la propagation d'une fissure), ce qui est crucial pour résister aux attaques des prédateurs (Achrai et al., 2014).

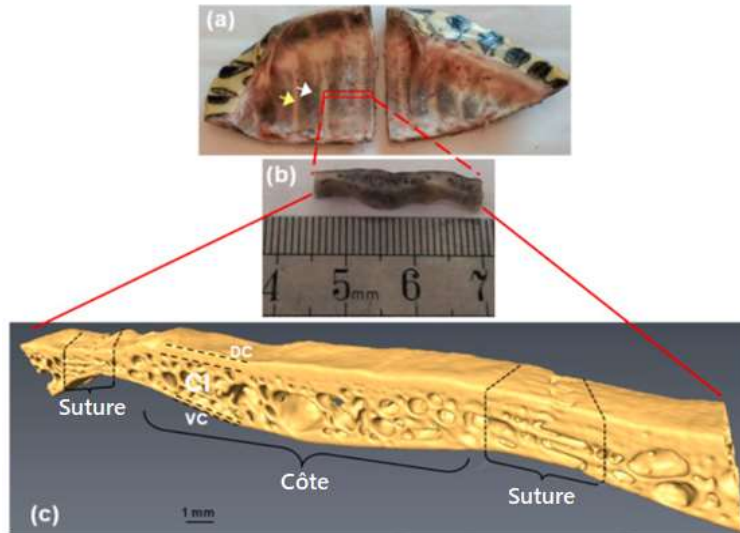


Figure 4 : (a) Vue ventrale de la dossière, la flèche blanche indique une côte et la flèche jaune indique une suture. (b) représente une section de côte entourée de chaque côté par une suture. (c) représentation de l'image (b) obtenue par tomographie (Achrai et al., 2014).

### 1.3.2. Hydrodynamique

La carapace ayant un volume conséquent, elle crée malheureusement des résistances lors des déplacements sous l'eau. Pour les contrer, les tortues d'eau douce et marines ont vu leur carapace évoluer afin de trouver un compromis entre robustesse et propriété hydrodynamique afin de se mouvoir dans l'eau tout en gardant la propriété protectrice de celle-ci.

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 en comparaison à celles vivant dans les milieux lentiques. La robustesse des carapaces « lotiques » est donc diminuée d'environ 27% en moyenne 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 et al., 2011).

### 1.3.3. Camouflage

La carapace de tortue a également un rôle de camouflage dans son environnement, que ce soit la similitude entre la carapace des tortues terrestres avec des roches ou bien la couleur et la texture de la carapace des tortues d'eau douce se fondant dans le décor des milieux aquatiques (Fig.5).

Elles permettent ainsi aux tortues d'être moins visibles par ses prédateurs mais également par ses proies (Xiao et al., 2016).



*Figure 5 : Photographie de Sacalia quadriocellata dans son environnement (Xiao et al., 2016).*

### 1.3.4. Stockage d'ions

La carapace étant un grand volume de structures osseuses, elle permet de stocker des ions comme le Calcium, le Magnésium et le Phosphate, mais également de tamponner l'acidose systémique induite par l'apnée lors de la plongée, en captant dans les parties osseuses du CO<sub>2</sub> et du lactate (Jackson et al., 1999).

## 2. Anatomie

### 2.1. Le Plastron

Le plastron (Fig.1) est très certainement la première partie de la carapace de tortue à avoir vu le jour car jusqu'à présent, les tortues les plus anciennes découvertes par la paléontologie sont ; *Odontochelys* (Fig. 2 et 3) et *Pappachelys*. Et elles possédaient des os ventraux formant les prémices d'un plastron (mais leurs carapaces étaient partielles, seules des côtes modifiées étaient présentes) (Schoch et al., 2015).

Si l'on prend l'exemple de l'*Eunotosaurus* (un ancêtre de la tortue) (Fig. 2 et 3), on observe que celui-ci possède tous les os du plastron (bien que non ossifiés entre eux) et qu'il n'a pas encore les éléments formant la carapace sauf les côtes en forme de « T » (Lyson, 2013a).

Le plastron est formé d'un entoplastron (interclavicule), d'un épiplastre (clavicules) et de trois à cinq os appariés (homologues de gastralia) (Fig. 6 et 7 ; Moustakas-Verho et al., 2017).

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

On suppose que trois paires d'os de plastron latéraux (l'hyoplastron et l'hypoplastron situés au centre et les os du xiphiplastron en position postérieure) sont dérivées des paires de gastralia vues comme des côtes ventrales flottantes dans de nombreux groupes de reptiles. Cette position est renforcée par les paires de gastralia qui forment une structure ressemblant à un plastron primitif dans la tortue-tige *Pappochelys* (Schoch et al., 2015) (Rice et al., 2016).

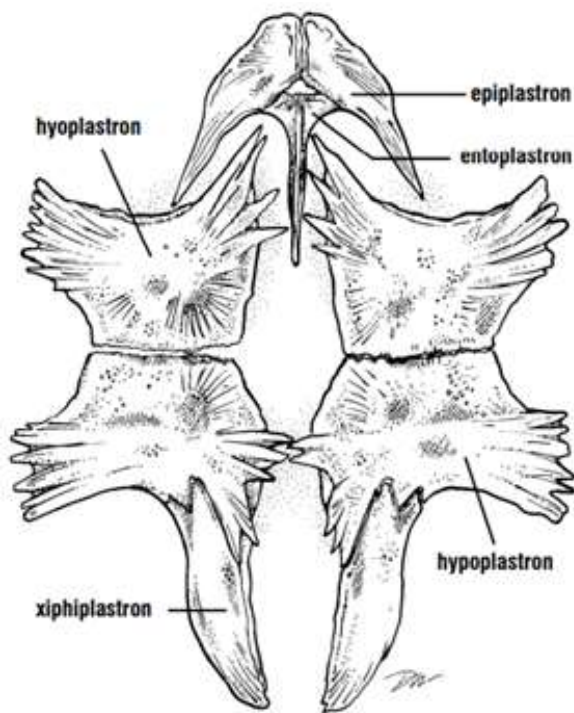


Figure 6 : représentation des différents os du plastron chez les tortues marines (Wyneken 2001).

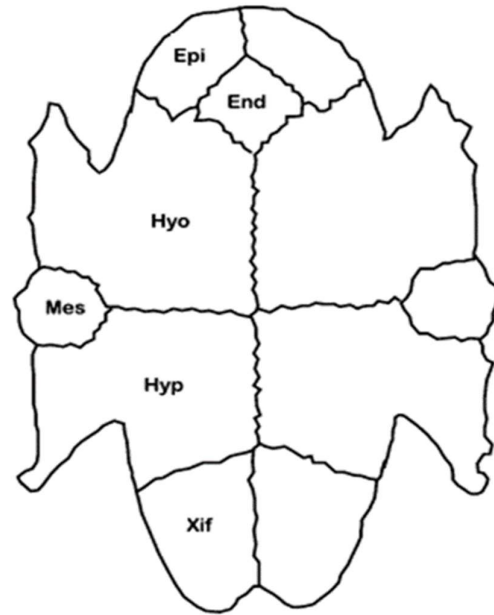


Figure 7 : Schéma des os du plastron de *Podocnemis expansa* avec ses os supplémentaires ; les mésoplas-trons (Vieira et al., 2009).

**Epiplastron** : L'os épiplastron apparié à son homologue est en forme d'arc, formant le bord crânien du plastron. Il est articulé médialement avec sa partie contre-latérale, avec le bord cranio-latéral de l'entoplastron et avec le bord cranio-latéral de l'hyoplastron (Fig. 6 et 7 ; Vieira et al., 2009) (Wyneken 2001).

**Endoplastron** : Il s'agit d'un os isolé en forme de diamant et situé médialement. Il est articulé avec les bords caudo-médiaux des os de l'épiplastron et avec les bords craniomédiaux des os de l'hyoplastron (Fig. 6 et 7 ; Vieira et al., 2009) (Wyneken 2001).

**Hyoplastron** : Il s'agit d'un os apparié avec son homologue, grand et de forme irrégulière sur le bord latéral. Chaque hyoplastron est articulé médialement avec sa partie contre-latérale, avec le bord caudo-médial de l'entoplastron, le bord caudolatéral de l'épiplastron, le bord crânien de l'hypoplastron, et enfin caudo-latéralement avec le mésoplastron (Fig. 6 et 7). 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 (Vieira et al., 2009) (Wyneken 2001).

**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 xiphiplastron et craniolatéralement au mésoplastron (Fig. 6 et 7). 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 (Vieira et al., 2009) (Wyneken 2001).

**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 (Fig. 7 ; Vieira et al., 2009) (Wyneken 2001).

**Xiphiplastron** : C'est aussi un os apparié, approximativement rectangulaire, avec la face caudale plus petite que la face crâniale, formant le bord caudal du plastron. L'incisure caudale (dans la région caudo-médiale) est peu développée chez les femelles et en forme de « U » chez les mâles. La face dorsale du xiphiplastron est fusionnée avec la taille pelvienne, représentée par les cicatrices pubiennes (crâniennes) et ischémiques (caudales). Chaque os de xiphiplastron est articulé médialement à son os contro-latéral et au bord caudal de l'os de l'hypoplastron (Fig. 6 et 7 ; Vieira et al., 2009) (Wyneken 2001).

## 2.2. La Dossière

La dossière se divise en 4 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 comprend l'ensemble des écailles recouvrant les plaques costales et neurales (Gilbert et al., 2001).

L'ensemble des tortues ont une dossière comprenant 10 vertèbres qui sont chacune rattachées à une paire de côtes (Fig. 8).

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

Les côtes s'orientent de manière radiale, en forme « d'éventail » (Wyneken 2001) (Kuratani et al., 2011).

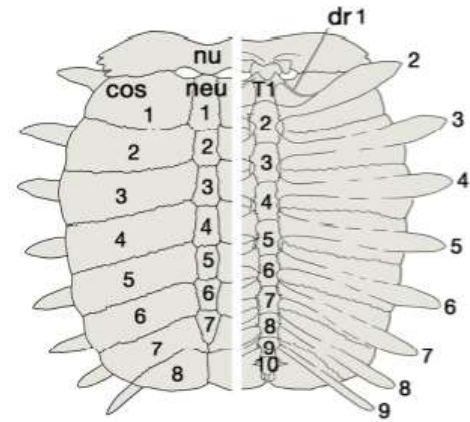


Figure 8 : schéma de la vue dorsale (à gauche) et ventrale (à droite) des os et plaques osseuses de *Pelodiscus sinensis* sans la partie périphérique. Cos, plaque costale ; dr, côte ; neu, plaque neurale ; nu, os nuchal (Kuratani. et al., 2011).

Enfin, il reste une quatrième partie à la dossière qui est celle des os formant sa périphérie.

Cette partie est composée par les os pygal et suprapygal, l'os nuchal et les os périphériques (Fig. 9).

Les os pygal et suprapygal forment l'extrémité caudale de la périphérie de la dossière, l'os nuchal forme l'extrémité crâniale. Et enfin les os périphériques qui sont au nombre de onze paires, forment les parties latérales de la périphérie.

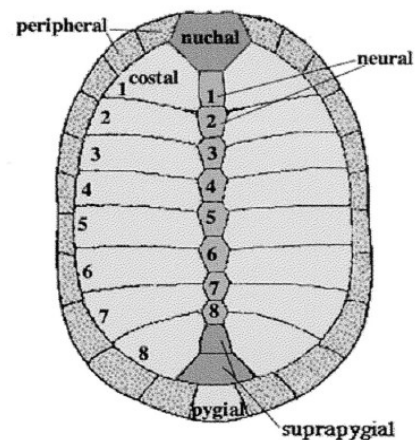


Figure 9 : représentation schématisée des os de *Chelydra serpentina* (Gilbert et al., 2001).

### 2.3. Les Écailles

La carapace de tortue est recouverte par de grandes écailles épidermiques (sauf quelques espèces telles que les tortues à carapace molle et tortues Luth). Ces écailles forment un véritable bouclier corné. Elles sont délimitées entre elles par de fines dépressions cutanées : les sillons cornés.

Les écailles ont également la particularité de former une mosaïque spécifique qui n'est pas observée chez les autres saurophidiens (reptiles à écailles).

Sur la carapace, les écailles forment cinq rangées tandis que sur le plastron elles ne forment que deux rangées (Fig. 10).

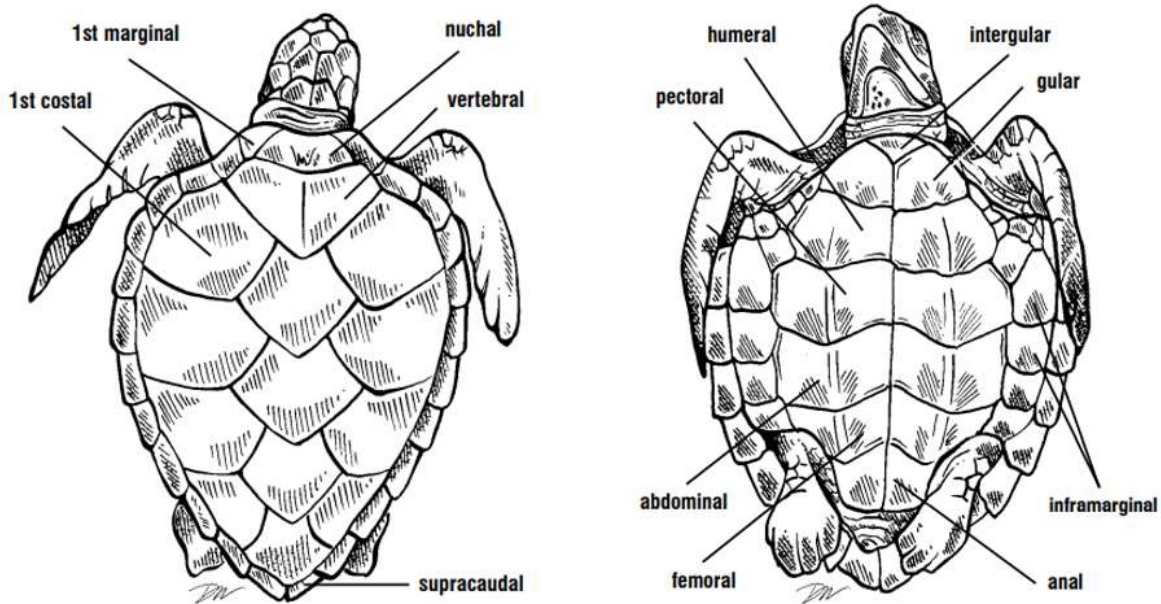


Figure 10 : Représentation des écailles de la dossière (à gauche) et du plastron (à droite) (Wyneken 2001).

Au sein d'une même espèce, le nombre d'écailles sur la carapace ne varie pas. Cependant, entre espèces différentes, ce nombre peut varier légèrement mais est le plus souvent de trente-huit écailles pour la dossière et de seize pour le plastron (Gilbert S.F. et al., 2001).

Certaines tortues font exception à cette règle, telle que *Dermochelys coriacea* (tortue Luth) qui présente des tubercules formant cinq rangées longitudinales sur la dossière (ils sont renforcés par la présence de tissus osseux incrustés en son sein) (Fig. 11 ; Moustakas-Verho et al., 2015).

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



***Dermochelys coriacea***

*Figure 11 : représentation dorsale d'une tortue luth à l'éclosion (Moustakas-Verho J.E. et al., 2015).*

## 2.4. La Ceinture Pectorale

### 2.4.1. Partie squelettique

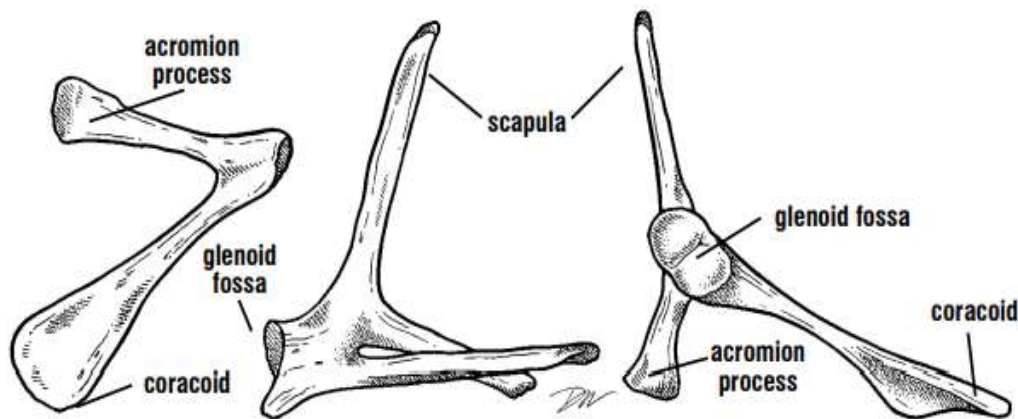
La ceinture pectorale de la tortue se compose de la scapula, des processus coracoïdes et de l'acromion (Fig. 12).

L'acromion s'étend médialement pour s'articuler avec l'entoplastron via des ligaments.

Le processus coracoïde permet à la majorité des muscles rétracteurs des nageoires et des abducteurs d'être attachés au squelette (Wyneken 2001).

Sur le corps de la scapula vient s'insérer les origines du grand dorsal (extenseur du membre) et des muscles pectoraux (fléchisseurs du membre) (Kuratani et al., 2011).

D'un point de vue phylogénique, chez la tortue primitive *Proganochelys*, un processus dorsal s'étendant de l'épiplastron à la carapace agissait comme une clavicule. Mais chez les tortues modernes, ce processus dorsal est absent. Au lieu de cela, le processus acromion de la scapula s'est modifié afin de fournir un contact entre la carapace et l'entoplastron remplaçant ainsi la clavicule (Rice et al., 2016) (Wyneken 2001).



*Figure 12 : représentation de la scapula en vue ventrale, caudale et crâniale. Avec ses processus acromial et coracoïde ainsi que sa cavité glénoïdale (Wyneken 2001).*

### 2.4.2. Partie musculaire

Les muscles de la scapula sont les muscles « profonds » de la ceinture pectorale et se composent du dentelé antérieur ainsi que du complexe élévateur scapulaire et rhomboïde (Fig. 13).

Le dentelé antérieur possède des insertions dans la partie dorsale de la scapula et la partie distale de la deuxième côte. Il a un rôle dans le maintien de la scapula dans le tronc et permet d'extérioriser le membre (Fig. 13).

Le complexe élévateur scapulaire et rhomboïde s'insère sur le processus coracoïde et s'attache sur l'os nuchal et le bord crânio-dorsal des os du plastron.

Les muscles superficiels de la ceinture pectorale sont ceux reliant l'humérus au tronc : le grand dorsal et les muscles pectoraux.

Le grand dorsal s'insère sur le processus médial de l'humérus et l'os nuchal. Il permet l'extension de l'épaule (Fig. 13).

Les muscles pectoraux s'insèrent sur le processus latéral de l'humérus et sur la face dorsale des os du plastron. Ils permettent le fléchissement de l'épaule (Fig. 13 ; Kuratani et al., 2011).

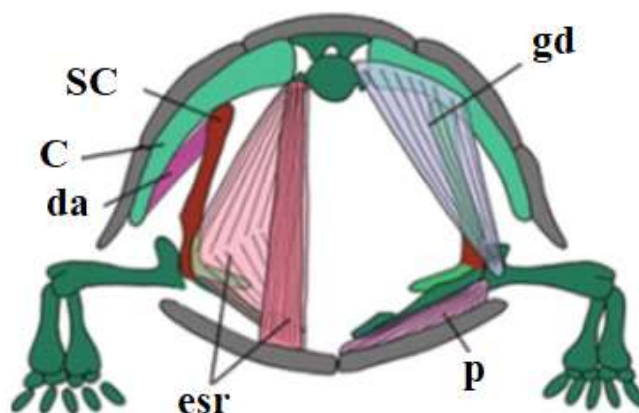


Figure 13 : comparaison entre les muscles profonds (à gauche) et superficiels (à droite) de la ceinture pectorale. (da, dentelé antérieur ; esr, complexe élévateur scapulaire et rhomboïde ; gd, le grand dorsal ; p, muscles pectoraux ; sc, scapula ; c, côte) (d'après Nagashima, H., et al. 2009).

### 3. Embryologie

#### 3.1. Stades embryonnaires

L'œuf de tortue est pondu aux environs de la moitié du stade gastrula (Gilland et al., 2004).

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 ont tenté 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 (O'Rahilly et al., 1987).

Pour les tortues, les variations d'espèce au sein de l'ordre des chéloniens ont occasionné 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 1968).

*Chelydra serpentina* reste l'exemple type pour les tortues d'eau douce et terrestres, mais ses stades ne correspondent pas tout à fait à ceux des tortues marines. Celles-ci ont donc été étudiées par Miller qui s'est basé sur six 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 1985).

L'embryologie des tortues de mer se base sur les 32 stades de Miller, tandis que celle des tortues terrestres et d'eau douce se fonde sur les 27 stades établis par Yntema (Werneburg 2009).

### 3.1.1. Stades embryonnaires de *Chelydra serpentina* selon Yntema

Seuls les stades comprenant une description en rapport avec la carapace sont repris ci-dessous (Yntema 1968).

Stade	Semaine	Critères morphologiques
14	6	Une rainure sur le tronc latéral indique une démarcation de la carapace.
15	7	La carapace est clairement limitée latéralement mais indistinctement crânialement et caudalement. Les écailles centrales et latérales sont vaguement délimitées. Des zones pigmentées se sont formées sur certaines des écailles centrales le long des deux côtés de la ligne médiane.
16	8	La carapace est clairement limitée sur sa périphérie. Les écailles centrales et latérales sont encore vaguement délimitées. Des zones pigmentées se sont formées sur certaines des écailles latérales
17	9	Les écailles centrales et latérales sont distinctement délimitées mais les écailles marginales ne le sont pas.
18	10	Les écailles marginales sont plus clairement délimitées.
19	11	Il y a une rangée médiane de taches pigmentaires sur les écailles centrales latérales à la ligne médiane et une rangée latérale sur 5 ou 6 écailles latérales près de leurs marges médianes.
20	12	Les écailles centrales et latérales sont grises avec des pigments. Sur les écailles marginales, la pigmentation est claire.
21	13	Les écailles centrales et latérales sont légèrement ondulées. Des taches pigmentaires se trouvent dans les rainures entre les lamelles marginales.
22	14	La pigmentation a augmenté mais elle ne se rapproche pas encore du noir. Le relief des écailles a augmenté.
23	15	Les changements de carapace ne sont pas assez différentiables pour les interpréter. Les écailles centrales et latérales sont plus rugueuses. Les lames marginales postérieures forment un bord nettement dentelé. La pigmentation a augmenté pour produire une coquille sombre mais pas noire.
24	17	Les écailles centrales forment une crête dorsale. Une pigmentation accrue entraîne une carapace noire.
25	19	La crête dorsale est réduite. La hernie ombilicale est présente et contient une partie du sac vitellin.
26	20	La carapace s'aplatit légèrement lorsque l'individu écloit. La hernie ombilicale peut ne pas être présente et sa position est alors représentée par une zone molle dans le plastron. Dans d'autres cas, un sac vitellin relativement petit peut persister.

Malheureusement Yntema ne mentionne pratiquement pas le développement du plastron dans ses observations car il préfère utiliser les caractéristiques de la tête, des membres et de la dossière pour établir ses stades embryonnaires à partir du stade 14 (Yntema 1968).

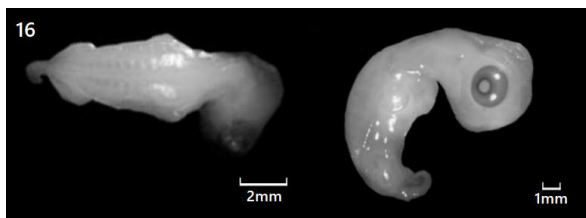
### 3.1.2. Stades embryonnaires selon Greenbaum

Greenbaum s'est basé sur les stades énoncés par Yntema pour décrire le développement de *Trachemys scripta* mais avec plus de critères. Il utilise les caractéristiques de la tête, des membres, de la dossière, du plastron et de la queue afin d'obtenir une description plus précise des stades (Fig. 14 ; Greenbaum 2002).

**Stade 15** : Une crête longitudinale irrégulière est présente sur le flanc de l'embryon dorsal au membre antérieur. La crête s'étend de la base du membre antérieur à la base du membre postérieur et représente la démarcation latérale de la carapace. Des plis dorsaux indistincts signalent le développement d'écailles carapaciales.



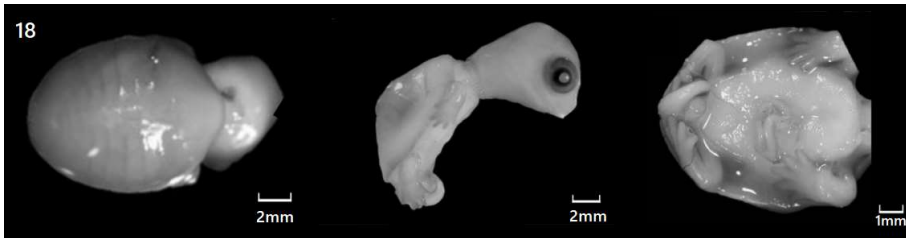
**Stade 16** : La crête latérale de la carapace est devenue plus épaisse et le bord antérieur de la carapace est présent. Les côtes sont visibles sous la carapace de certains individus.



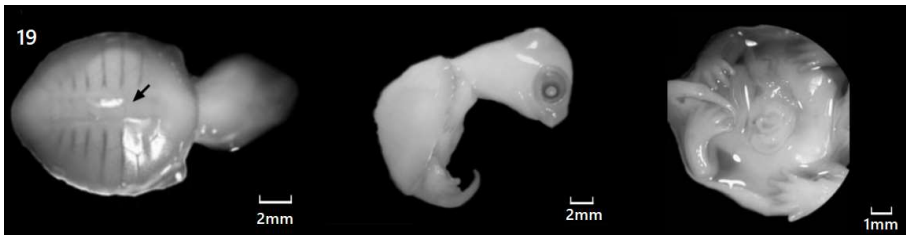
**Stade 17** : Les côtes sont visibles sous la carapace chez tous les individus. Les écailles marginales commencent à apparaître. Les marges du pont et du plastron sont indiquées par des crêtes. La hernie de l'anse intestinale est visible et la flèche pointe vers le bord antérieur naissant du plastron.



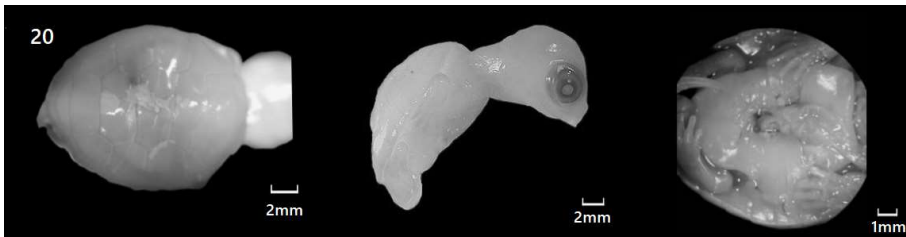
**Stade 18 :** Les bordures des écailles marginales et vertébrales sont distinctes. Les écailles pleurales débutent leur apparition. Le bord du plastron est plus net et les bords des écailles du plastron sont faiblement visibles. Les plaques axillaires, infra marginales et inguinales sont faiblement perceptibles.



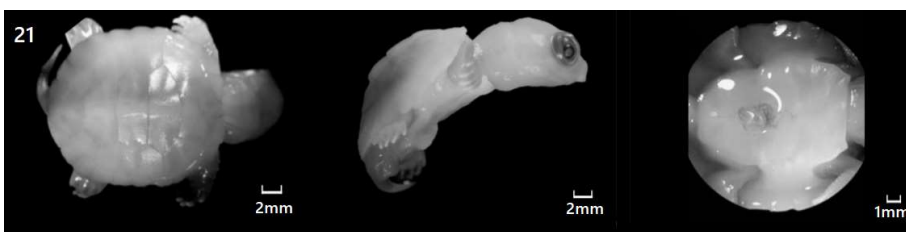
**Stade 19 :** Toutes les écailles de la carapace, du pont et du plastron sont distinctes. Une crête dorsale est présente le long de la ligne médiane de la carapace.



**Stade 20 :** La pigmentation se produit le long du côté médian et des côtés latéraux des écailles vertébrales, sur la plupart des écailles pleurales et entre les écailles marginales.



**Stade 21 :** Sous un fort grossissement à la loupe, la ligne médiane de la carapace apparaît rugueuse.



**Stade 22 :** La pigmentation des écailles pleurales et vertébrales est plus importante.



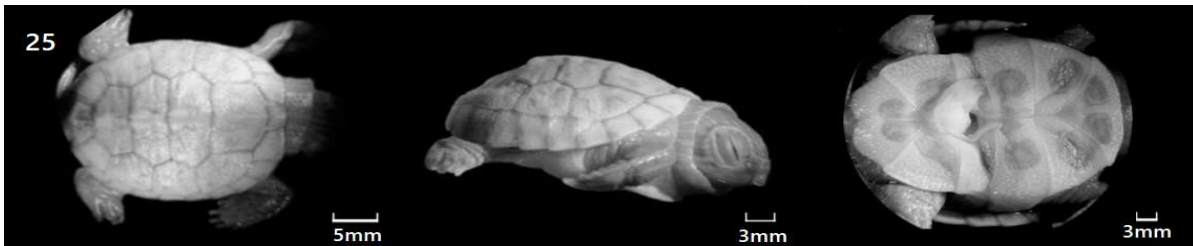
**Stade 23 :** La carapace est plus pigmentée et porte une ligne jaunâtre irrégulière le long de sa ligne médiane. De petits ocelles (taches rondes dont le centre est d'une autre couleur que la circonférence) se forment autour des bords des écailles marginales. Les écailles carapaciales sont plus rugueuses. Il y a une pigmentation clairsemée sur certaines écailles du plastron. La flèche indique la hernie intestinale encore présente.



**Stade 24 :** La pigmentation de la carapace a pris un motif reconnaissable de rayures. Des ocelles distincts sont présents sur les écailles. Le plastron est rugueux. La flèche indique l'absence de la hernie intestinale.



**Stade 25 :** La pigmentation de l'embryon ressemble à celle des nouveau-nés : la carapace et la peau sont verdâtres mais relativement pâles, le plastron est de couleur jaunâtre à l'exception des ocelles foncés sur chaque écaille.



**Stade 26 :** La carapace est vert foncé avec une bordure périphérique claire.

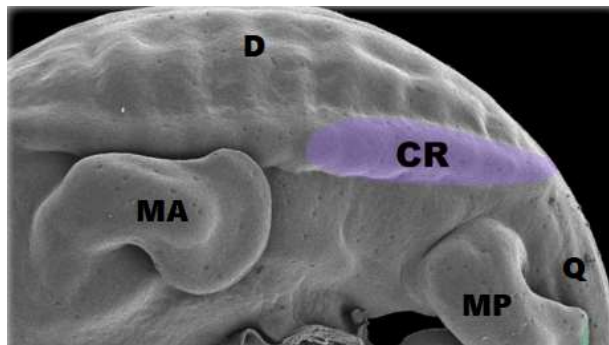


Figure 14 : Vues dorsales (à gauche), latérales (au milieu) et ventrales (à droite) des stades 15 à 26 de *Trachemys scripta* (chaque image des stades 15 à 26 a été réalisée d'après Greenbaum 2002).

### 3.2. Formation de la crête carapaciale

Le premier signe qui différencie l'embryon de tortue de 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 1968).

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 (Fig. 15 ; Cordero 2020).



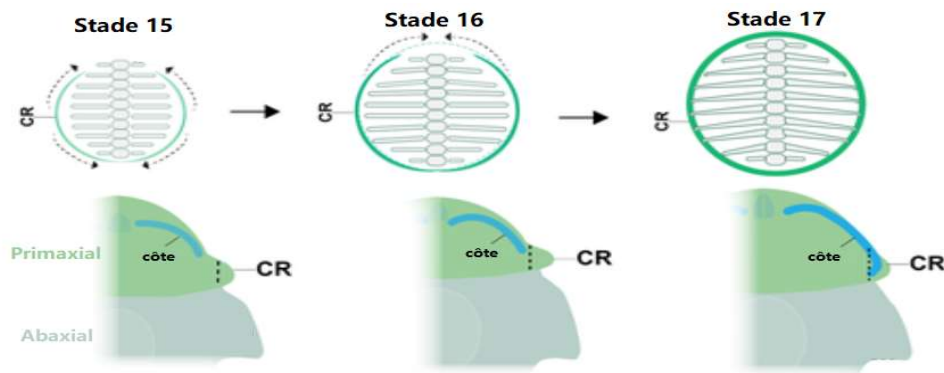
*Figure 15 : Chrysemys picta au stade 16 avec la crête carapaciale (partie postérieure colorée en mauve) D, dossière ; CR, crête carapaciale ; MA, membre antérieur ; MP, membre postérieur ; Q, queue (D'après Cordero 2020).*

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

La partie mésenchymateuse de la CR provient du sclérotome et la composante épithéliale du dermatome (Moustakas-Verho et al., 2017).

C'est durant les stades 15 et 16 que les « traits » progressent 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 (Fig. 16 ; Cordero 2020).

Au stade 16, les côtes progressent vers la CR et pénètrent sa partie mésenchymateuse au stade 17, créant ainsi un repli de la côte (Fig. 16 ; Cordero G.A. 2020).

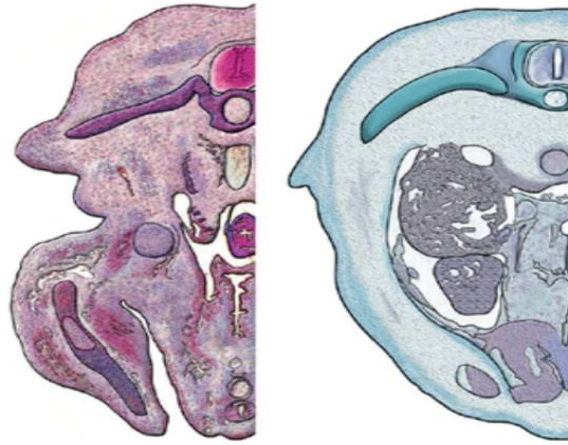


*Figure 16 : schéma de la position des côtes par rapport au CR durant le développement de la tortue. Vue dorsale en haut et transversale en bas. Les flèches en pointillés aux stades 15 et 16 représentent la progression du CR. Les côtes se rapprochent du CR durant le stade 16 et pénètrent son mésenchyme lors du stade 17 (d'après Cordero 2020).*

L'HGF (Hepatocyte Growth Factor) est exprimé dans le sclérotome et est essentiel à la formation de la CR. D'autres gènes sont importants dans le développement de la CR tel que Wnt5a (de la famille des Wnt) et Lef-1. Wnt5a est exprimé dans les deux régions de la CR tandis que Lef-1 l'est uniquement dans son mésenchyme alors que HGF est exprimé dans le sclérotome mais pas dans la CR (Moustakas-Verho et al., 2017).

En inhibant Lef-1 dans des embryons à certains stades de leur développement, il a été observé qu'il permettait de maintenir le développement de la CR (Nagashima et al., 2007) (Cordero 2020).

Le rôle de la CR n'est pas le même en fonction du type de carapace. En effet, pour les carapaces dures, les côtes sont plus allongées et ont une organisation perpendiculaire par rapport aux vertèbres et atteignent ainsi les os périphériques de la carapace, tandis que pour les carapaces dites « molles », les côtes sont plus petites, ont une organisation en « éventail » et n'atteignent pas les os périphériques (Fig. 17).



*Figure 17 : coupes transversales au niveau du tronc chez Trachemys à gauche (carapace dure) et Pelodiscus à droite (carapace molle). Chez Trachemys, il y a progression latérale jusqu'au derme dans le CR, tandis que chez Pelodiscus, les côtes sont courbées et leur croissance s'arrête dans la primaxiale de l'embryon (Rice et al., 2015).*

Pour les carapaces dures, la CR semble être un centre de signalisation qui recrute activement vers elle des cellules précurseurs des côtes et qui dévie également la croissance des côtes en direction latérale. Tandis que pour les carapaces molles, la CR semble empêcher les côtes de progresser en zone abaxiale et leur donne une organisation en éventail (Rice et al., 2015).

### 3.3. Formation du plastron

Les os du plastron se forment dans le mésenchyme ventral du tronc entre ce qui deviendra les écailles ectopiques du plastron et les viscères. Tout commence par une condensation mésenchymateuse composée de cellules précurseurs ostéochondrogéniques. Ces cellules sont capables de se différencier en chondrocytes ou en ostéoblastes selon leur régulation moléculaire. En effet, ces cellules sont capables de co exprimer un facteur de transcription chondrogénique Sox9 et un facteur de transcription ostéochondrogénique Runx2 (Maeno et al., 2011).

Pour que les os du plastron se forment, la voie chondrogénique doit être inhibée : l'expression de Sox 9 est inhibée et l'expression de Runx2 est induite ou maintenue (Maeno et al., 2011).

Pour maintenir ces cellules dans un état prolifératif et indifférencié, Runx2 est associé au facteur de transcription Twist qui l'inhibe pour que les précurseurs des os du plastron s'étendent suffisamment (Rodda et al., 2006).

De ce fait, aucune trace de chondrocytes ni de prémices de sternum ne sont observés dans le développement du plastron (Vieira et al., 2009).

Au fur et à mesure de la progression, l'expression de Twist diminue et Runx2 est capable d'induire l'expression d'Osx : cela permet la différenciation et la maturation ostéogéniques des os du plastron. D'autres facteurs jouant un rôle dans le développement ostéogénique des os du plastron ont été découverts tel que l'activation séquentielle de Hedgehog, la signalisation canonique de Wnt et la  $\beta$ -caténine dans les cellules ostéoprogénitrices (Rodda et al., 2006).

La BMP favorise, quant à elle, la prolifération des pré ostéoblastes en même temps qu'elle inhibe leur différenciation (Rodda et al., 2006).

Le stade embryonnaire où commence l'ossification dépend de l'espèce de tortue. Chez *C. serpentina* elle débute tardivement aux environs des stades 20 et 21 (Sheil et al., 2005).

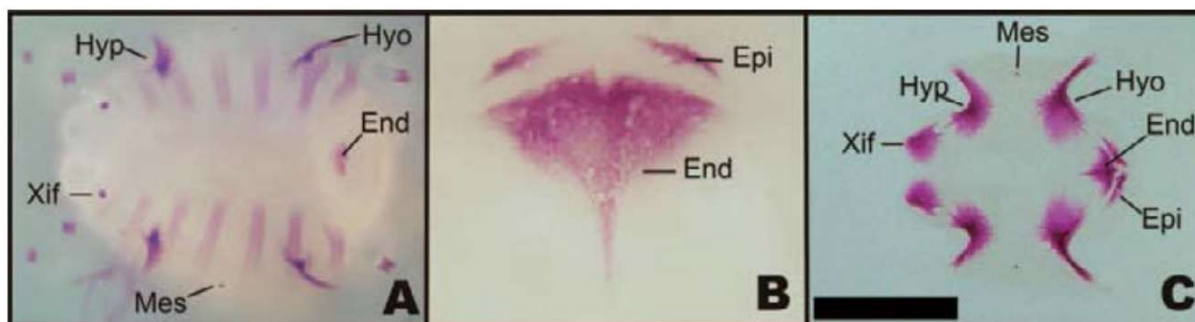


Figure 18 : développement des os du plastron de *Podocnemis expansa* ; (A) au stade 16 début du développement de l'endoplastron, hyoplastron, hypoplastron, xiphiplastron, et mesoplastron. (B) au stade 17, début du développement de l'épiplastron. (C) au stade 20, progression des os du plastron vers leurs homologues (Vieira et al., 2009).

Chez *A. spinifera* (tortue à carapace molle), elle commence vers les stades 19 et 20 (Sheil 2003)

Chez *Podocnemis expansa*, elle débute beaucoup plus tôt. En prenant *P. expansa* pour représenter la chronologie, les premiers centres d'ossification apparaissent au stade 16 et sont au nombre de 11. Les premiers à se dévoiler sont les hyoplastrons avec les hypoplastrons suivis de l'endoplastron puis les xiphiplastrons et les mésoplastrons. Les épiplastrons sont les derniers centres osseux à apparaître à partir du stade 17 (Fig. 18 ; Rice et al., 2016).

Ces centres d'ossification sont individuels pour chaque os.

Pour les espèces possédant un plastron n'ayant pas de mésoplastron, les centres d'ossifications n'apparaissent pas : le nombre de centres d'ossification est donc de neuf et non de onze.

La croissance des centres d'ossification est particulière car ils émettent des spicules osseux qui s'étendent vers les centres voisins dans le plastron et finissent par fusionner entre eux.

La présence de  $\beta$ -caténine dans les spicules en formation indique une signalisation canonique active de Wnt en son sein.

La présence d'un mésenchyme avec un potentiel ostéogénique élevé permet la croissance rapide des spicules (Rice et al., 2016).

Aux alentours du stade 21, les os hyoplastrons et hypoplastrons se développent latéralement pour rejoindre les os périphériques afin de relier le plastron à la dossière.

La fusion entre chaque centre via les spicules ne se fait pas partout. En effet, on observera la présence de deux fontanelles dans les parties crâniale et caudale du plastron en formation (Fig. 19).

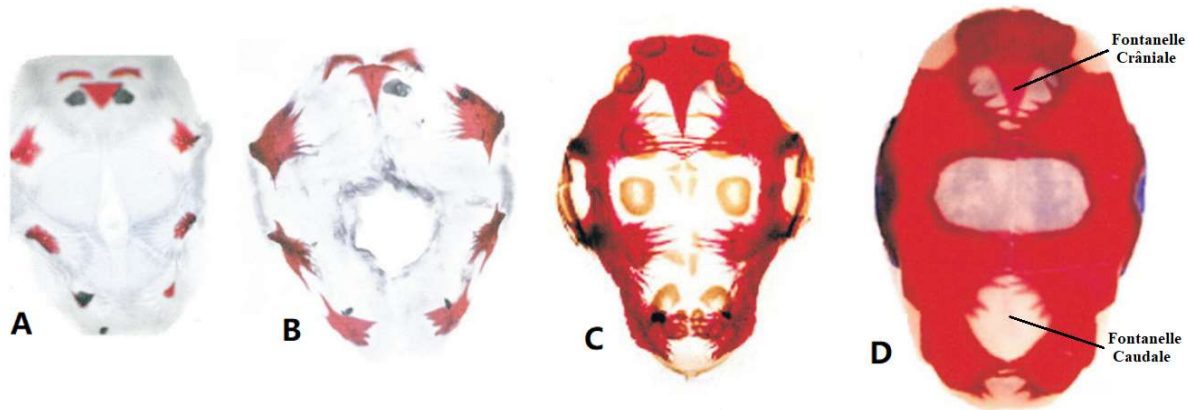


Figure 19 : évolution de l'ossification des os du plastron de *Chelydra serpentina* (A) stade 16, (B) stade 19, (C) stade 24, (D) 6 semaines post éclosion avec les deux fontanelles légendées (D'après Gilbert et al., 2001).

La fontanelle crâniale se situe crânialement par rapport aux hyoplastrons et caudalement à l'endoplastron (Fig. 19).

La fontanelle caudale quant à elle se situe entre les côtés médiaux des hypoplastrons ainsi que caudalement aux xiphiplastrons (Fig. 19).

Elle est beaucoup plus grande que la crâniale car elle permet de laisser passer la connexion entre le système digestif en développement et le sac vitellin.

Après l'éclosion, la fontanelle crâniale met peu de temps à se refermer tandis que la fontanelle caudale met généralement plus de six mois avant de se refermer.

Le plastron prend donc plus de temps à devenir totalement rigide par rapport à la dossière qui elle, met environ quarante-six jours post éclosion pour être totalement rigide (Vieira et al., 2009).

### 3.4. 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'ostéoderme comme on le pensait auparavant (Hirasawa et al., 2013).

La partie osseuse de la dossière est composée de plaques, costales et neurales qui découlent respectivement des côtes et des vertèbres (Fig. 20) ;

Au stade 17, les muscles intercostaux sont encore présents mais sont entourés de tissus conjonctifs.

Au stade 18 débute la dégénérescence des muscles intercostaux et les côtes sont encapsulées dans du tissu conjonctif sous le derme. La frontière entre les côtes et le tissu conjonctif sous-jacent est nette.

Le stade 23 est marqué par la disparition totale des muscles intercostaux et le périoste des côtes se dilate crânialement et caudalement.

Enfin, au stade 27, la dilatation du périoste progresse de manière à former des trabécules osseux à partir des côtes et ceux-ci s'enfoncent dans le tissu conjonctif sous-cutané.

Ces trabécules osseuses continuent leurs progressions après l'éclosion pour rejoindre les trabécules opposées afin de former la plaque costale (Hirasawa et al., 2013).

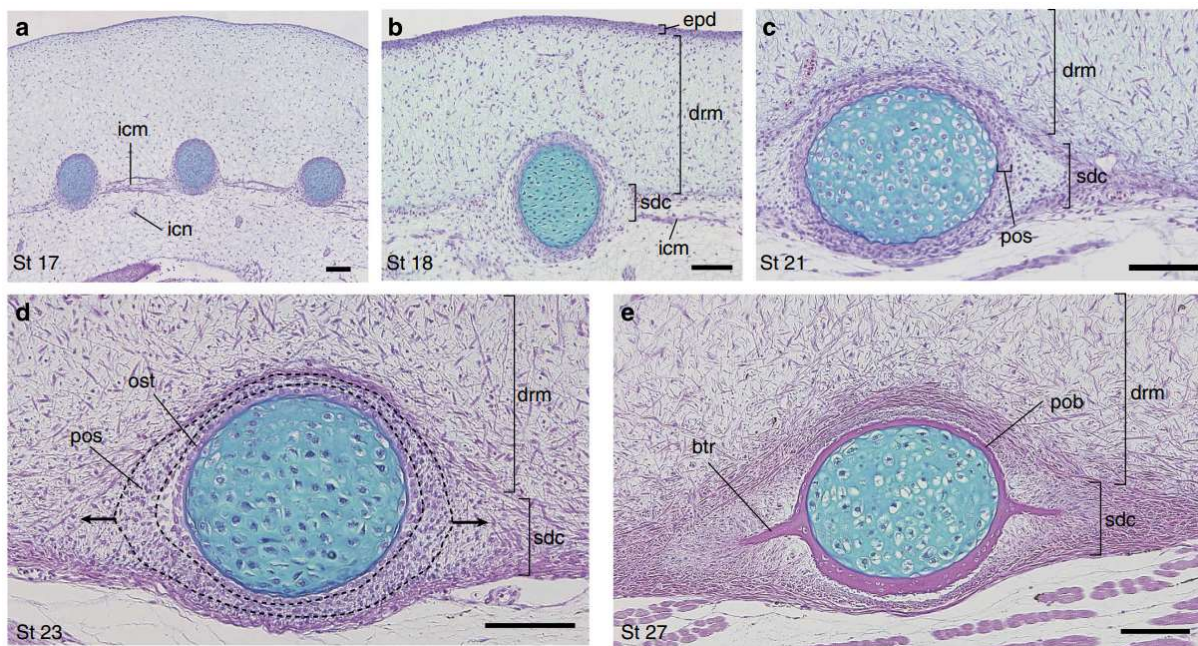


Figure 20 : Coupes transversales de côtes d'une tortue à carapace molle (*Pelodiscus sinensis*), (a) stade 17, (b) stade 18, (c) stade 21, (d) stade 23, (e) stade 27. (a – b) Barre d'échelle de 100  $\mu$ m. btr, trabécule osseux; drm, derme; epd, épiderme; icm, muscle intercostal; icn, nerf intercostal; ost, ostéoblaste; pob, os périosté; pos, périoste; sdc, tissu sous cutané (Hirasawa et al., 2013).

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.

La côte se développe dorso-latéralement jusqu'à ce qu'elle atteigne le mésenchyme de la CR, et ensuite la pointe de la côte se replie en dessous d'elle-même. Il semble que l'extrémité de la côte suive ventralement un flux de cellules myotomiques.

Cependant, chez les embryons de *Pelodiscus sinensis* (carapace molle), l'ossification des côtes s'achève rapidement, empêchant les côtes de continuer à s'étendre. Cela ne se produit pas chez les tortues à carapace dure avant l'éclosion. La propagation continue du céphalothorax au-delà des côtes fournit la région qui donne naissance aux os périphériques (Rice et al., 2015).

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

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

Des études suggèrent que cette croissance des côtes arrêtée est due à trois choses :

La déviation des cellules précurseurs des côtes par la CR. Le développement du myotome est altéré dans le somite. Et enfin, il existe des différences possibles dans le mésoderme de la plaque latérale (Nagashima et al. 2005 et 2012).

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

Premièrement, la microcautérisation de la CR chez *Pelodiscus* entraîne la croissance des côtes. Le motif rostro-caudal en forme d'éventail a disparu et les extrémités distales de chaque côte se développent l'une vers l'autre.

Lorsqu'une CR ectopique a été greffée sur le flanc d'un embryon de *Pelodiscus*, le motif des côtes n'a pas changé. Par conséquent, la CR de *Pelodiscus* ne semble pas signaler le motif dorso-ventral des côtes, mais est utilisée pour les dévier vers un motif en éventail (Rice et al., 2015).

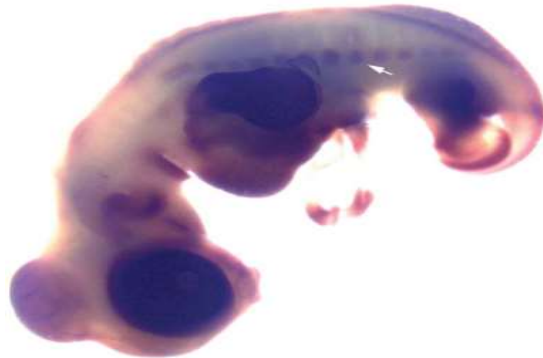
Deuxièmement, alors que la partie proximale de chaque côte provient du sclérotome des somites, la partie distale des côtes (c'est-à-dire la partie qui pénètre dans la région ventrale) proviendrait du syndétome entre le sclérotome et le myotome. La présence de ces cellules dépend de l'activité inductive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

Il est donc possible que Myf5 (Myogenic factor 5) modifié puisse influencer l'épaisseur de la plaque musculaire de la tortue ainsi que l'arrêt axial des côtes, qui dépendent de ces muscles (Rice et al., 2015).

Troisièmement, le mésoderme de la plaque latérale des embryons de tortues peut différer de ceux des autres vertébrés. L'expression de *Hoxc-6* (Homeobox protein 6), qui se trouve généralement dans le thorax des vertébrés, et qui est importante pour que le syndétome génère la partie distale de la côte, fait défaut chez ces tortues (Rice et al., 2015).

Des preuves de développement et des attachements musculaires suggèrent que l'os nuchal est dérivé de la cleithra de la ceinture pectorale d'un ancêtre des chéloniens (Lyson et al., 2013b).

La signalisation du facteur de croissance des fibroblastes (FGF) dans le derme dorsolatéral maintient la CR de chaque côté de l'embryon de tortue (Fig. 21). La signalisation FGF du CR modifie la migration des précurseurs des côtes, de sorte que les côtes se développent dorso-latéralement dans le derme plutôt que de former une cage thoracique.



*Figure 21 : la flèche indique la zone d'expression fgf8, elle se situe dans la partie distale des côtes lorsque celles-ci rentrent dans la CR (Cebra-Thomas et al., 2015).*

Dans le second processus, les côtes en développement sécrètent des protéines morphogénétiques osseuses (BMP pour Bone Morphogenetic Protein) qui induisent les os costaux qui constituent les plaques costales de la carapace (Cebra-Thomas et al., 2015).

Les BMP semblent être produites lors de l'ossification endochondrale normale de la côte, induisant une formation osseuse intra membraneuse dans le derme qui l'entoure. Le signal BMP est ensuite propagé par les os en développement (Cebra-Thomas et al., 2015).

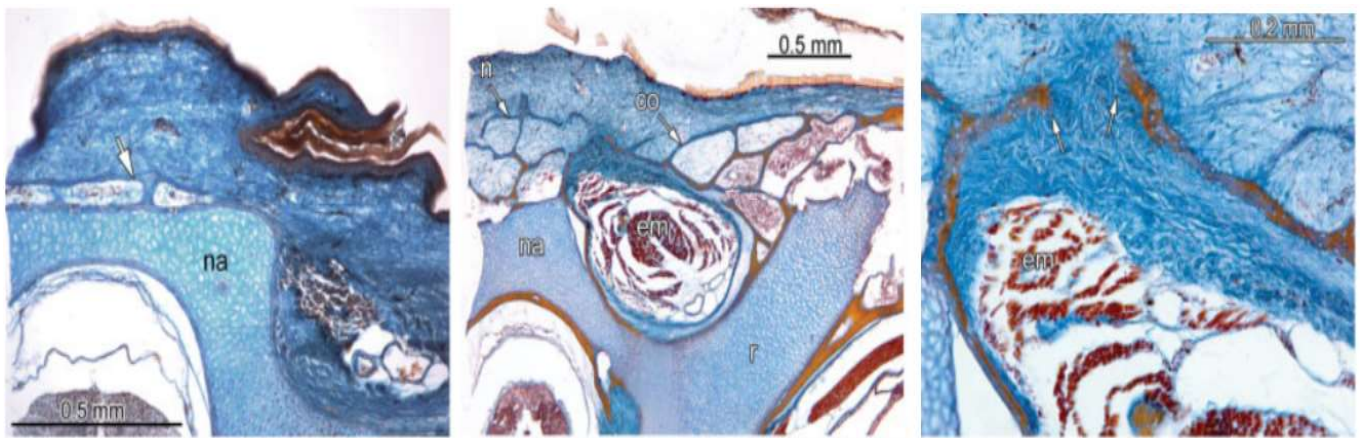
Cette vague d'ossification a lieu de chaque côté jusqu'à ce que les régions dermiques ossifiées se rencontrent et forment les sutures opposant les os costaux de la carapace (Cebra-Thomas et al., 2015).

Concernant les plaques neurales : elles sont formées à partir du périoste de l'arc neural (Fig. 22).

Les plaques neurales peuvent avoir un développement réduit voire inexistant chez certaines espèces comme les tortues à carapace molle.

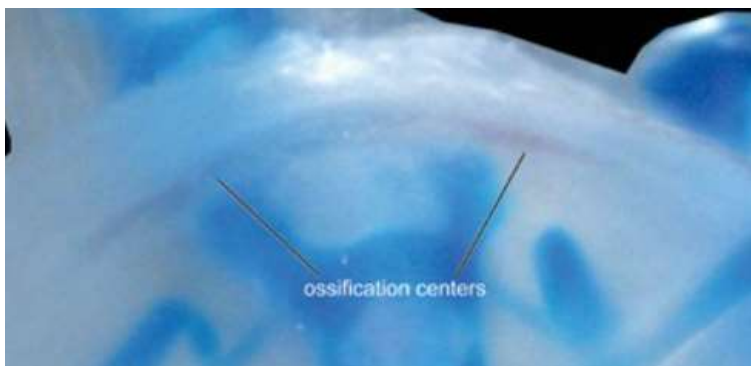
Le périoste de l'arc neural se dilate et des trabécules osseux se forment à partir du mésenchyme condensé qui l'entoure. La progression des trabécules se fait dorsalement dans un premier temps et puis dans un deuxième temps, la progression se fera latéralement de chaque côté, en passant par-dessus les muscles épaxiaux (Fig. 22 milieu).

Les trabécules des futures plaques neurales et plaques costales s'étendent vers les plaques voisines où elles seront fusionnées dès leur jonction (Fig. 22 droite ; Scheyer et al. 2008).



*Figure 22 : Images de coupes transversales dans la partie dorsale du tronc. À gauche ; la flèche indique les prémices des trabécules de la plaque neurale en développement. Au milieu ; progression latérale des trabécules des plaques neurales vers les trabécules des plaques costales. À droite, grossissement sur deux trabécules se rejoignant (l'un de la plaque neurale et l'autre de la plaque costale). co, plaque costale ; em, muscles épaxiaux ; n, plaque neurale ; na, arc neural ; r, côte (Scheyer et al. 2008).*

L'os nuchal (Fig. 8) est un os qui compose la dossière en plus des côtes et des vertèbres. Son développement commence par une condensation appariée du mésenchyme à l'extrémité crâniale du tronc. Une zone d'ossification se forme au centre de chaque condensation (Fig. 23). Cette ossification apparaît peu de temps après celle de l'épiplastron et de l'entoplastron. Ces centres finissent par fusionner en formant une fine ligne ossifiée et, par la suite, l'ossification progresse caudalement et latéralement pour former l'os nuchal (Lyson et al., 2013b).



*Figure 23 : Centre d'ossification au stade 21 de Pelodiscus sinensis (Lyson et al., 2013b).*

### 3.5. Formation de la ceinture pectorale

La ceinture pectorale se compose d'une partie osseuse (la scapula (Fig. 23)) et d'une partie musculaire.

#### 3.5.1. Partie squelettique

La formation de prémisses cartilagineuses de la scapula débute au stade 15, au niveau de la face dorsale des côtes dorsales. En comparant à d'autres amniotes, la position initiale de la scapula est bien plus crâniale.

Au stade 17 (Fig. 24a) (selon Greenbaum), on distingue clairement les trois processus de la scapula et la fosse glénoïdale.

La première partie à s'ossifier est le centre du processus dorsal au stade 21 (Fig. 24b), suivi des centres de l'acromion et du coracoïde.

L'ossification progressera vers les extrémités des processus et vers le centre. Au stade 23 (Fig. 24c), la cavité glénoïdale n'est pas encore ossifiée (Sheil et al., 2005).

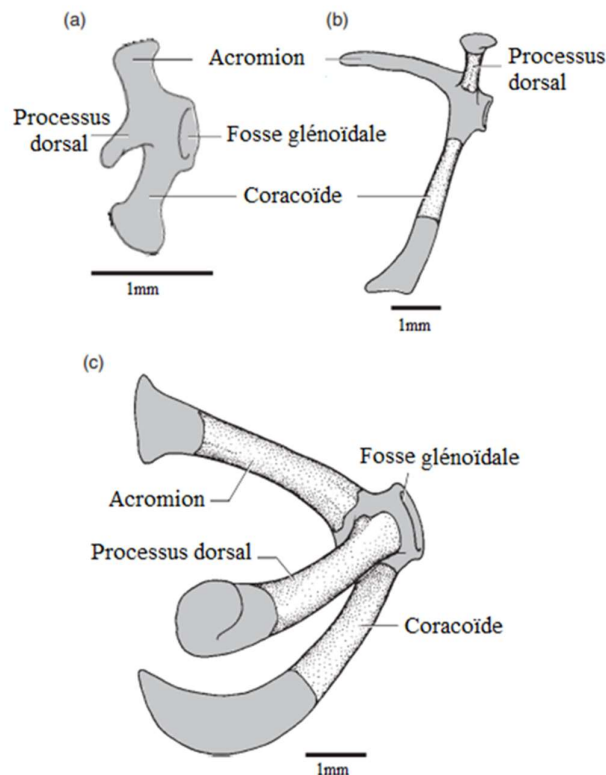


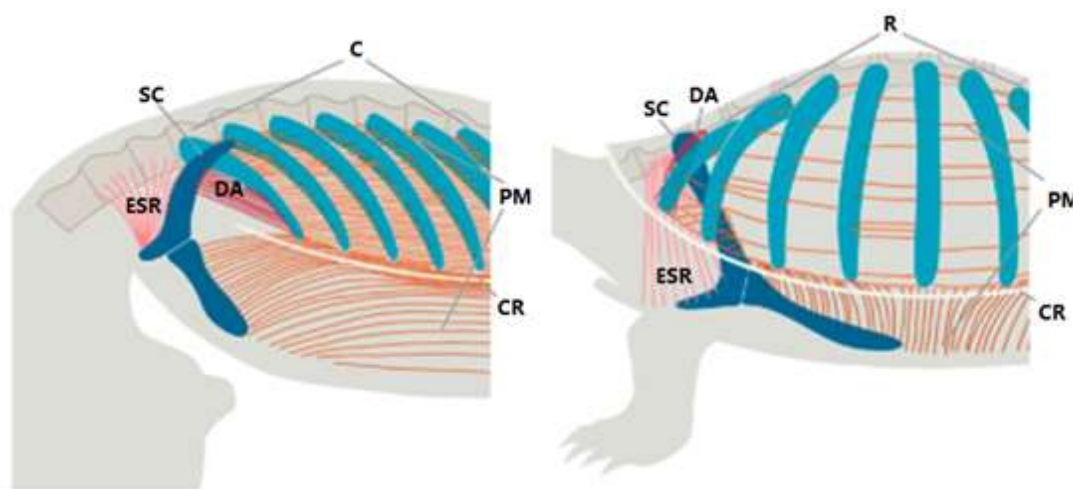
Figure 24 : schéma du développement de la scapula au stade 17 (a), 21 (b) et 23 (c) (d'après Sheil et al., 2005).

Le déplacement de la scapula à l'intérieur du tronc n'est pas encore très bien compris à ce jour. L'hypothèse la plus probable est que par sa position plus rostrale et le développement particulier des côtes, lors de la progression cranio-latérale de la deuxième côte, celle-ci fait basculer la scapula et ses muscles vers l'intérieur et ainsi l'encapsuler dans le tronc (Kuratani et al. 2011) (Nagashima et al. 2012).

### 3.5.2. Partie musculaire

Les muscles de l'épaule chez la tortue, qui sont composés du muscle dentelé antérieur (DA) et du complexe élévateur de la scapula-rhomboïde (ESR), ont un développement particulier vu le déplacement de la ceinture pectorale. Ces muscles, reliant la ceinture pectorale au tronc, dérivent directement de la plaque musculaire qui dérive elle-même du sclérotome.

Le précurseur du DA relie la partie dorsale de la scapula à la partie distale de la deuxième côte. Lorsque la CR engendre le « pliage » des bords latéraux des côtes vers l'intérieur, les prémisses de la scapula et de ses muscles (DA et ESR) suivent ce mouvement et se retrouvent ainsi emprisonnés dans la carapace en formation. Les muscles suivent donc simplement les changements topographiques des structures squelettiques (Fig. 25 et 26 ; Kuratani et al., 2011).



*Figure 25 : schéma du développement de la scapula et des muscles profonds de la ceinture pectorale au stade 15 et lorsque le développement est terminé après éclosion. C, côtes ; CR, crête carapaciale ; DA, dentelé antérieur ; ESR, élévateurs de la scapula et du rhomboïde ; pm, plaque musculaire ; SC, scapula (Kuratani et al., 2011).*

Le précurseur d'ESR relie la partie dorso crâniale de la scapula aux dernières vertèbres nucales. Durant le développement, les attaches sont les mêmes mais le muscle suit le mouvement de la scapula, qui sera étiré ventralement (Kuratani et al., 2011).

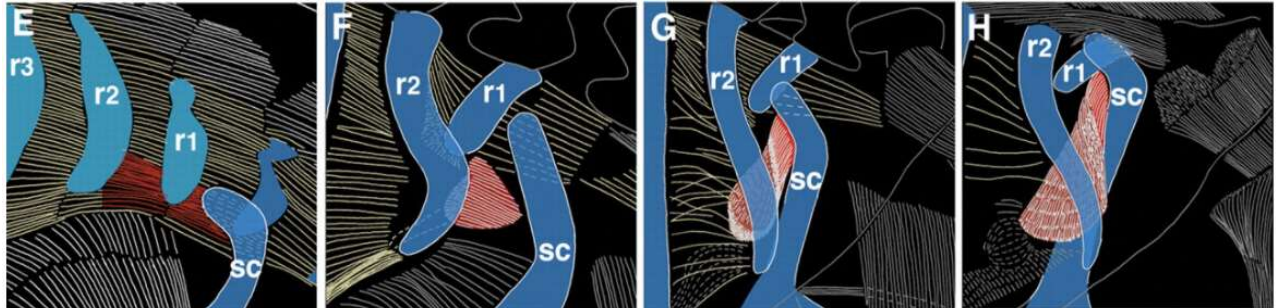


Figure 26 : schéma du développement du muscle dentelé antérieur (en rouge) par rapport aux structures osseuses (en bleu) chez *Pelodiscus sinensis* durant les stades : (E) 16, (F) 17, (G) 18 et (H) 19. r1, première côte, r2, deuxième côte ; r3, troisième côte ; sc, scapula (Nagashima et al. 2009).

Concernant les muscles superficiels reliant l'humérus au tronc, principalement le grand dorsal (latissimus dorsi) et les muscles pectoraux, leur développement est plus particulier vu qu'ils ont des sites d'insertions fort différents par rapport à la plupart des autres tétrapodes (Kuratani et al., 2011).

Tout débute au niveau du myotome, où des cellules se différencient et migrent (mmp pour migrating myogenic precursors) vers les bourgeons des membres antérieurs (Fig. 27a). Ils se différencient ensuite en myocytes et forment le grand dorsal et les muscles pectoraux (Fig. 27b ; Nagashima et al., 2012).

Le grand dorsal, contrairement à la plupart des autres amniotes, ne progresse pas en direction caudale et dorsale, mais dorsalement et crânialement pour atteindre la plaque nucale et s'y fixer (Fig. 27d).

Les muscles pectoraux, quant à eux, se fixent à la face dorsale du plastron (Fig. 27d ; Kuratani et al., 2011).

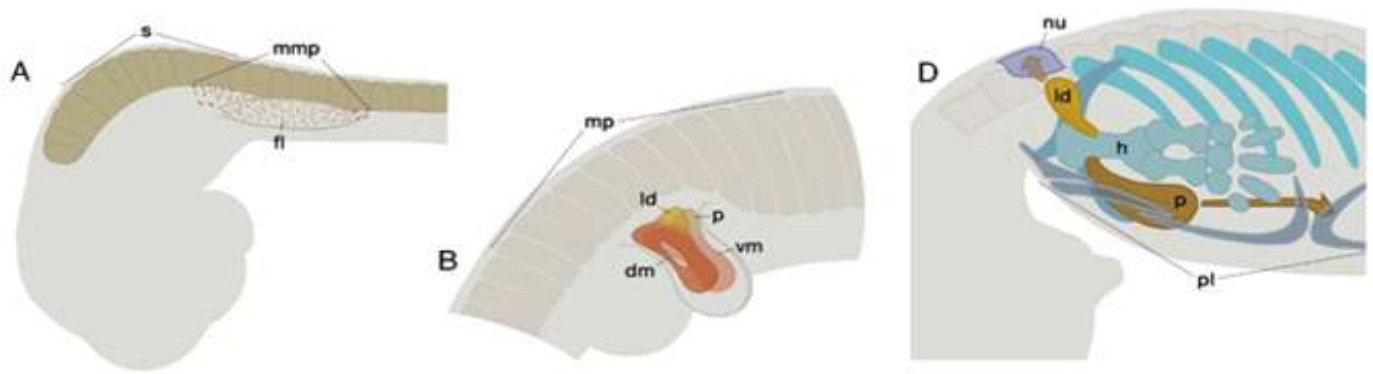


Figure 27 : (A) migration des mmp des somites vers le bourgeon des membres (B) les mmp forment les masses musculaires dorsales (futurs muscles extenseurs du membre) et ventrale (futurs muscles fléchisseurs du membre) (D) le grand dorsal s'étend pour s'insérer sur la face ventrale de l'os nuchal et le pectoral s'étend vers le plastron pour s'y insérer sur sa face dorsale. s, somites ; h, humérus ; mmp, précurseurs de myocytes en migration ; fl, bourgeon du membre antérieur ; mp, plaques musculaires ; nu, os nuchal ; dm, muscles dorsaux ; vm, muscles ventraux ; ld, grand dorsal, p, muscle pectoral (Kuratani et al., 2011).

### 3.6. Écailles de la carapace

Le motif des écailles épidermiques de la dossière et du plastron se développe bien avant que les os de la coquille ne commencent à se calcifier ; le derme sous-jacent peut jouer un rôle majeur dans la formation des écailles épidermiques (Gilbert et al. 2001).

L'ectoderme recouvrant la coquille produit des écailles épidermiques qui forment un motif phylogénétiquement stable (Moustakas-Verho et al., 2017).

Les précurseurs des écailles cornées (phanères constitués de kératine) sur la dossière et le plastron, se forment à partir d'un épaissement épidermique que l'on nomme « placode ».

Cet épiderme est différent de celui que l'on retrouve sur le reste du corps car les cellules de la couche basale possèdent une forme cylindrique et la couche basale est complétée d'une couche suprabasale.

Ces placodes apparaissent à des stades embryonnaires plus précoces que les précurseurs des écailles chez les autres saurophidiens.

Leur apparition serait liée aux signalisations de Bmp et de Shh (Sonic Hedgehog) car lorsqu'on les inhibe, le développement des placodes est perturbé et elles ne se forment pas (Moustakas-Verho et al., 2015).

Les placodes de la dossière sont réparties selon leur localisation : centrales, marginales ou pleurales (ces dernières situées entre les placodes centrales et marginales) (Fig. 28).

Elles n'apparaissent pas toutes simultanément, les premières à se former sont les précurseurs des placodes pleurales et marginales (Fig. 28 et 29 ; Cherepanov 2014).

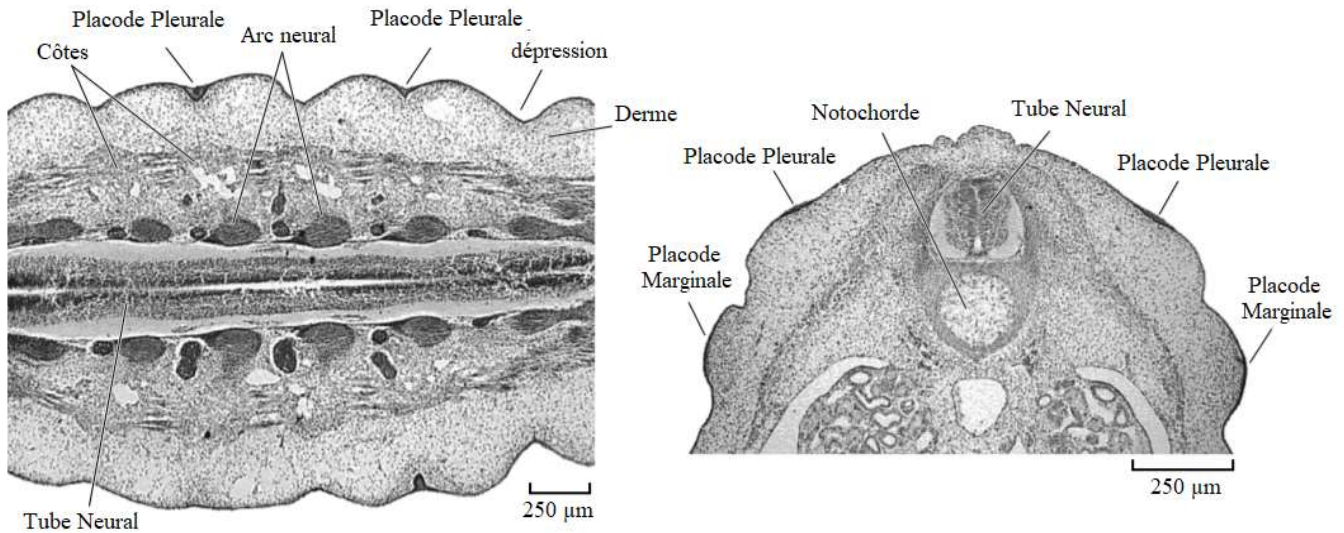


Figure 28 : coupe sagittale (à gauche) et transversale (à droite) du tronc de *Emys orbicularis* (tortue d'eau douce à carapace dure) au stade 15. (Cherepanov 2014).

Lors de la somitogenèse de l'embryon, des dépressions dans le tégument sont formées là où des fibres de collagène du myoseptum (paroi de tissu conjonctif qui sépare les myomères) sont fixées à la membrane épidermique (Fig. 30 gauche). Ces dépressions forment des plis transversaux, dont certaines délimitent la localisation des placodes. Les placodes marginales se forment au stade 13 (chez *Testudo graeca*) situées dans chacune des dépressions de la partie marginale du tronc (ce qui correspond à la zone de développement de la crête carapaciale) (Cherepanov 2014).

Tandis que les placodes pleurales se situent en alternance (dans une dépression sur deux) dans les zones II, IV, VI et VIII (la zone I correspondant à la zone où l'on retrouve la première côte et l'os costal correspondant) (Fig. 29).

Au total, l'embryon aura douze paires de placodes marginales et quatre paires de placodes pleurales. Les placodes centrales quant à elles apparaissent plus tard au stade 15 chez *Testudo graeca*, au nombre de cinq paires, de manière alternée dans les dépressions dorsales (zone I, III, V, VII et IX) (Fig. 28). Au cours de leur développement, les placodes de chaque paire centrale se rapprochent jusqu'à fusionner pour ne former que cinq placodes sur la ligne médiane (Fig. 29 droite ; Cherepanov 2014).

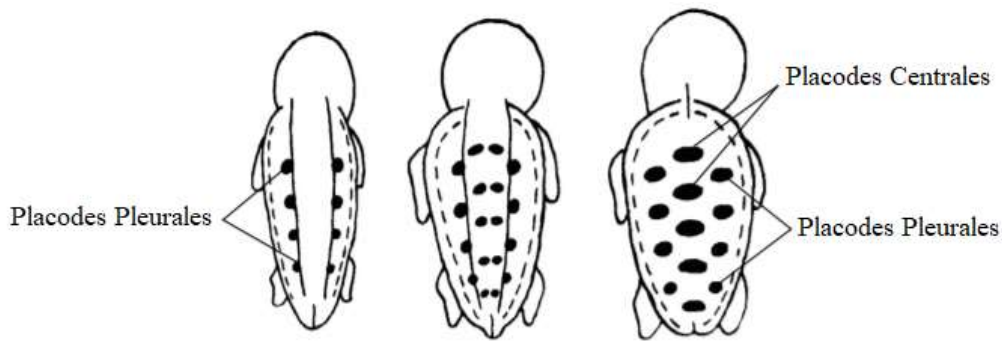


Figure 29 : schéma représentant le développement des placodes centrales et neurales aux stades 14 (gauche), 15 (centre) et 16 (droite) (Cherepanov 2014).

Les écailles du plastron apparaissent plus tard, au stade 16 chez *Testudo graeca*, sous forme de six paires (Cherepanov 2014).

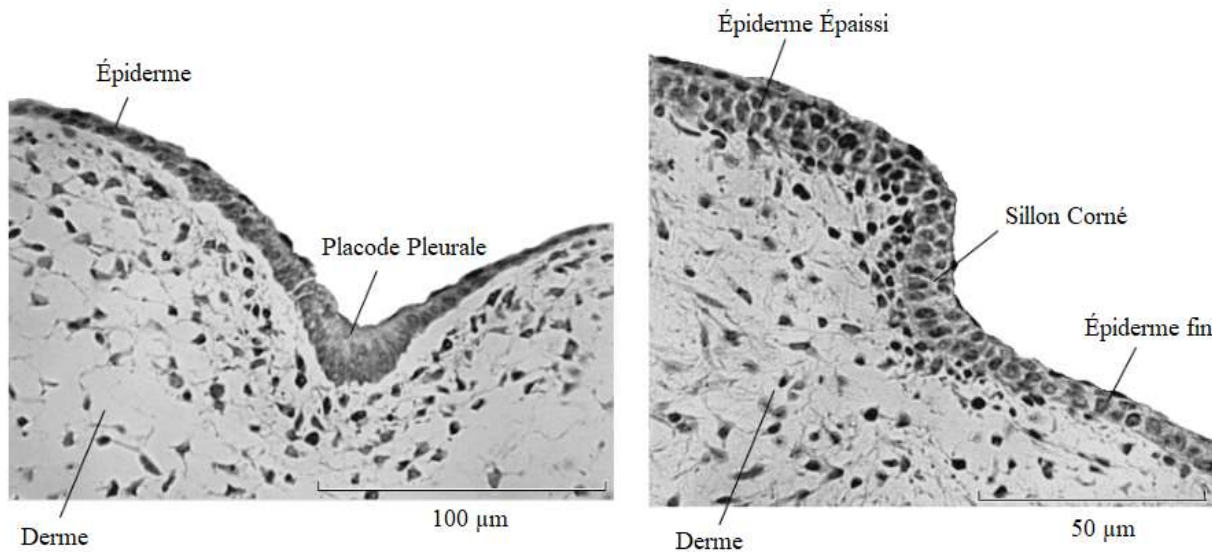


Figure 30 : coupe parasagittale dans la partie dorsale du tronc d'un embryon de *Testudo graeca* au stade 15 (à gauche) et 19 (à droite) selon Yntema, représentant le développement d'une placode pleurale (Cherepanov 2015).

Lors de la croissance embryonnaire, les placodes se développent d'abord en périphérie, en augmentant l'épaisseur du tissu cutané qui leur est périphérique. Seules de fines zones cutanées intercalées entre les placodes ne s'épaississent pas et restent fines : les jonctions entre les deux forment les sillons cornés (Fig. 30 droite).

La croissance des écailles cornées est corrélée avec la croissance de l'embryon et, également en post-éclosion, est fonction de la croissance de l'individu (Cherepanov 2015).

La surface de la carapace augmente lors de la croissance. De ce fait, les espaces inter-placodes/écailles s'élargissent et permettent ainsi à celles-ci de se développer à partir de leur périphérie.

Selon l'espèce de tortue, la croissance périphérique des écailles cornées peut ne pas être symétrique mais peut progresser de manière plus rapide dans certaines directions (Cherepanov 2015).

## 4. Conclusion

La carapace de tortue est une structure fascinante pour les embryologistes par ses nombreuses innovations ; comme les modifications et les remaniements de plusieurs structures préexistantes (côtes, vertèbres et gastralas), l'apparition d'un nouveau type d'écaille ou encore l'encapsulation de la ceinture pectorale.

Bien que l'embryologie de la carapace de tortue soit étudiée depuis de nombreuses années, plusieurs points restent encore incompris.

L'une des causes rendant l'embryologie de la carapace de tortue compliquée est la difficulté à généraliser ce domaine, dans le sens où il existe énormément de variations dans les types de carapaces de tortue. En effet, la tortue est un reptile qui a su s'adapter à de nombreux environnements et, de ce fait, les morphologies (dont celle de la carapace) varient énormément selon l'espèce. Depuis 2015, les embryologistes ont constaté que les mécanismes embryologiques pouvaient différer dans la formation de la carapace selon le type de celle-ci.

Certaines tentatives de généralisations ont d'ailleurs amené de nombreux scientifiques à commettre des erreurs. Lorsqu'on regarde les articles antérieurs à 2015, on constate qu'aucune distinction n'est faite entre les tortues à carapace dure et celles à carapace molle parce qu'on les considérait comme similaires d'un point de vue embryologique. De ce fait, plusieurs hypothèses émises à partir de carapaces dures ont été réfutées via des expériences sur des carapaces molles et inversement. Ce qui, scientifiquement parlant n'est pas correct vu que l'on compare deux expériences entre elles alors que celles-ci diffèrent par l'espèce utilisée. Pour réfuter une hypothèse, il faudrait que l'expérience permettant la comparaison soit faite avec le même protocole expérimental et donc la même espèce de tortue. L'exemple majeur de ce type d'erreur sont les hypothèses rejetées au sujet de la crête carapaciale. Il a fallu attendre 2015 pour que des scientifiques constatent qu'il y avait une différence entre les mécanismes de la crête carapaciale chez les tortues à carapace dure et chez les tortues à carapace molle.

Il ne faut pas pour autant étudier une seule espèce de tortue. Le fait d'observer diverses espèces de tortue n'est pas incorrect en soi et est même nécessaire pour découvrir les spécificités de différentes gammes de carapaces. Il faut garder un certain recul si l'on se base sur des hypothèses faites ou des faits observés sur une espèce différente de celle étudiée.

D'un point de vue pratique, il est difficilement réalisable d'inclure une seule espèce de tortue pour toutes les expériences portant sur l'embryologie. En effet selon le lieu où se situe la recherche, les

scientifiques sont généralement limités aux espèces indigènes ou fournies par des « fermes » d'élevage environnantes.

Par ailleurs, le manque de diversité est un problème souvent rencontré car de nombreuses espèces sont en voie de disparition et leur inclusion dans l'expérimentation est donc fortement réduite voire interdite. Ce qui amène parfois à des problèmes dans les tailles des échantillons comme c'est le cas dans l'établissement des stades des tortues marines selon Miller. Sur les six espèces étudiées pour établir ses stades, deux d'entre elles sont des espèces protégées : la tortue olivâtre et la tortue Luth. Comparées aux quatre autres espèces, où le nombre d'individus observés par stade avoisinait entre trente et soixante, celui pour les espèces menacées n'était que de deux individus par stade. Un nombre assez discutable pour établir des stades et leurs critères morphologiques censés représenter une population d'espèce.

Les nombres d'échantillons pour les quatre autres espèces selon Miller et ceux pour les espèces utilisées par Yntema et Greenbaum sont tout à fait acceptables. Et grâce à ces scientifiques, ces stades ont permis aux chercheurs étudiant l'embryologie des tortues de classer (quoi ?) de manière plus protocolaire qu'avant (où le classement chronologique de l'embryon se basait sur des critères choisis par les chercheurs, ce qui rendait les comparaisons entre les études très difficiles même s'il s'agissait d'études utilisant une même espèce).

Bien que les stades selon Yntema, Greenbaum et Miller ont permis de créer une meilleure cohésion par rapport aux résultats des études, ceux-ci ne sont pas sans faille. En effet, le « staging » se base sur des critères qualitatifs qui dépendent de l'observateur. Lorsque celui-ci doit par exemple déterminer s'il y a ou non présence d'une « légère » pigmentation, cela reste fortement subjectif et peut engendrer des erreurs dans l'estimation du stade.

Une autre source d'erreur dans le « staging » vient du fait que ces stades sont établis à partir d'une seule ou de quelques espèces « étalons » et qu'ils sont utilisés dans des études présentant d'autres espèces. Ces autres espèces n'ont parfois pas exactement la même croissance, donnant ainsi lieu à l'apparition de deux caractères morphologiques au même moment mais qui sont censés se dérouler à des stades différents selon le « staging » utilisé. L'observateur doit donc choisir arbitrairement le stade, ce qui pourrait mener à des erreurs.

Ces erreurs sont de moins en moins importantes car de nouveaux « staging » basés sur d'autres espèces sont créés. Certains chercheurs tentent même de créer des algorithmes mettant en commun de nombreuses données afin d'établir de nouvelles générations de « staging » plus détaillés.

L'embryologie de la carapace de tortue aura su captiver de nombreux chercheurs et continuera de le faire pour les générations futures car elle n'a pas fini de dévoiler ses secrets.

## 5. Références

- Achrai B, Bar-On B, H.D. (2014) Wagner Bending mechanics of the red-eared slider turtle carapace. *J Mech Behav Biomed Mater*, Vol 30, pp. 223-233
- Cebra-Thomas J, Tan F, Sistla S, Estes E, Bender G, Kim C, Riccio P, Gilbert SF. (2015) How the turtle forms its shell: a paracrine hypothesis of carapace formation. *J Exp Zool B Mol Dev Evol.*;304(6):558-569.
- Cherepanov G. O. (2014) Patterns of Scute Development in Turtle Shell: Symmetry and Asymmetry. *Paleontological Journal*, Vol. 48, No. 12, pp. 1275–1283
- Cherepanov G. O. (2015) Scute's Polymorphism as a Source of Evolutionary Development of the Turtle Shell. SSN 0031-0301, *Paleontological Journal*, Vol. 49, No. 14, pp. 1–10.
- Cherepanov, G. (. 2019) Morphogenetic and constructional differences of the carapace of aquatic and terrestrial turtles and their evolutionary significance. *Journal of Morphology*; 280: 1571– 1581.
- Cordero, GA. (2020) Transcriptomic similarities and differences between the limb bud AER and unique carapacial ridge of turtle embryos. *Evolution & Development*; 22: 370– 383.
- 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
- Gilland, E. H. & Burke, A. C. 2004. Gastrulation in reptiles. In: *Gastrulation: from Cells to Embryo* Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press. pp. 205–207
- Greenbaum, Eli. (2002). A standardized series of embryonic stages for the Emydid turtle *Trachemys scripta*. *Can. J. Zool.* 80. 1350-1370. 10.
- Hirasawa T, Nagashima H, Kuratani S. (2013) The endoskeletal origin of the turtle carapace. *Nat Commun* ;4:2107.

Jackson D.C, Goldberger Z, Visuri S, Armstrong R.N. (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.

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*;125(7):1241-51.

Kuratani S, Kuraku S, Nagashima H. (2011) Evolutionary developmental perspective for the origin of turtles: the folding theory for the shell based on the developmental nature of the carapacial ridge. *Evol Dev* ;13(1):1-14.

Li C, Wu XC, Rieppel O, Wang LT, Zhao LJ (2008) An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature*. 2008 Nov 27; 456(7221):497-501.

Lyson TR, Bever GS, Bhullar BA, Joyce WG, Gauthier JA. (2010) Transitional fossils and the origin of turtles. *Biol Lett* ;6(6):830-3.

Lyson TR, Bever GS, Scheyer TM, Hsiang AY, Gauthier JA. (2013a) Evolutionary origin of the turtle shell. *Curr Biol*; 23(12):1113-9.

Lyson TR, Bhullar BA, Bever GS, Joyce WG, de Queiroz K, Abzhanov A, Gauthier JA. (2013b) Homology of the enigmatic nuchal bone reveals novel reorganization of the shoulder girdle in the evolution of the turtle shell. *Evol Dev* ;15(5):317-25.

Maeno T, Moriishi T, Yoshida CA, Komori H, Kanatani N, Izumi S, Takaoka K, Komori T. (2011) Early onset of Runx2 expression caused craniosynostosis, ectopic bone formation, and limb defects. *Bone*;49(4):673-82.

Merriam-Webster.com Dictionary, s.v. “turtle,” accessed May 20, 2021, <https://www.merriam-webster.com/dictionary/turtle>.

Miller J.D. (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.

Moustakas-Verho JE, Cherepanov GO. (2015) The integumental appendages of the turtle shell: an evo-devo perspective. *J Exp Zool B Mol Dev Evol.*;324(3):221-9.

Moustakas-Verho, J.E., Cebra-Thomas, J., Gilbert, S.F., (2017) Patterning of the turtle shell. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 45, 124–131.

Nagashima H, Kuraku S, Uchida K, Ohya YK, Narita Y, Kuratani S. (2007) On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function and the chelonian body plan. *Development.* 134(12):2219-26.

Nagashima H, Sugahara F, Takechi M, Ericsson R, Kawashima-Ohya Y, Narita Y, Kuratani S. (2009) Evolution of the turtle body plan by the folding and creation of new muscle connections. *Science* ;325(5937):193-196.

Nagashima H, Kuraku S, Uchida K, Kawashima-Ohya Y, Narita Y, Kuratani S. (2012) Body plan of turtles: an anatomical, developmental and evolutionary perspective. *Anat Sci Int.*;87(1):1-13.

O'Rahilly R, Müller F. (2010) Developmental stages in human embryos: revised and new measurements. *Cells Tissues Organs* ;192(2):73-84.

Rice R, Riccio P, Gilbert SF, Cebra-Thomas J (2015) Emerging from the rib: Resolving the turtle controversies. *J Exp Zool B Mol Dev Evol* 324(3):208–220.

Rice R, Kallonen A, Cebra-Thomas J, Gilbert SF. (2016) Development of the turtle plastron, the order-defining skeletal structure. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 113(19):5317-22.

Rivera, G. and Stayton, C.T. (2011), Finite element modeling of shell shape in the freshwater turtle *Pseudemys concinna* reveals a trade-off between mechanical strength and hydrodynamic efficiency. *J. Morphol.*, 272: 1192-1203.

Rodda SJ, McMahon AP. (2006) Distinct roles for Hedgehog and canonical Wnt signaling in specification, differentiation and maintenance of osteoblast progenitors. *Development*;133(16):3231-44.

Scheyer TM, Brüllmann B, Sánchez-Villagra MR. (2008) The ontogeny of the shell in side-necked turtles, with emphasis on the homologies of costal and neural bones. *J Morphol*; 269(8):1008-21.

Schoch RR, Sues HD. (2015) A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. *Nature* ;523(7562):584-7.

Schoch, R.R., Klein, N., Scheyer, T.M. et al. (2019) Microanatomy of the stem-turtle *Pappochelys rosinae* indicates a predominantly fossorial mode of life and clarifies early steps in the evolution of the shell. *Sci Rep* 9.

Sheil CA. (2003) Osteology and skeletal development of *Apalone spinifera* (Reptilia: Testudines: Trionychidae). *J Morphol.* 256(1):42-78.

Sheil CA, Greenbaum E. (2005). Reconsideration of skeletal development of *Chelydra serpentina* (Reptilia: Testudinata: Chelydridae): Evidence for intraspecific variation. *Journal of Zoology*, 265(3), 235-267.

Vieira L.G, Santos A.L.Q, Lima F.C, Pinto J.G.S. (2009) Ontogeny of the plastron of the giant amazon river turtle, *Podocnemis expansa* (Schweigger, 1812) (Testudines, podocnemididae) *Zoological Sci.*, 26 (2009), pp. 491-495.

Werneburg I. (2009) A standard system to study vertebrate embryos. *PLoS One.* 4(6): e5887.

Wyneken J. (2001) The Anatomy of Sea Turtles. U.S. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFSC-470, 1-172pp

Xiao F, Yang C, Shi H, Wang J, Sun L, Lin L. (2016) Background matching and camouflage efficiency predict population density in four-eyed turtle (*Sacalia quadriocellata*). *Behav Processes.*131:40-6.

Yntema, C.L. (1968), A series of stages in the embryonic development of *Chelydra serpentina*. *J. Morphol.*, 125: 219-251.