

Caractéristiques du développement embryonnaire de la Tortue Luth, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761)*

par S. RENOUS (1), F. RIMBLOT-BALY (2), J. FRETEY (2) et C. PIEAU (3)

(1) U.A. 041137, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Anatomie Comparée, 55, rue Buffon, F-75005 Paris
(2) Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), 57 rue Cuvier, F-75005 Paris
(3) Institut Jacques Monod, C.N.R.S. et Université Paris 7, Laboratoire de Biochimie du Développement, 2, place Jussieu, F-75251, Cedex 05.

Embryonic development characteristics of the leatherback *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761).

SUMMARY

The leatherback *Dermochelys coriacea* can be distinguished from other marine turtles by morphological characteristics related to pelagic adaptation. This leads us to study and compare its embryonic development with other marine (CRASTZ, 1982; MILLER, 1985) and freshwater (YNTEMA, 1968; MAMOUD *et al.*, 1973) turtles. The embryos were either collected on the beach (French Guiana) or came from eggs incubated at 27° C and 31,5° C in laboratory. Twenty-two stages are described between formation of the first somites and hatching. Evidence of a great homogeneity in the embryonic development stages of Chelonians is shown. But, there is still, some peculiarities in the leatherback. Four pharyngeal clefts open which

seem to close somewhat later than in other species. Transient epithelial structures appear on the posterior edge of the pharyngeal arches. Their significance is unknown. The carapace is very remarkable by its covering with small epidermal scales. This pattern is similar to the one of Squamates. The lateral ridge anlage of the carapace rises very early. The dorsal scales of the head display a great polymorphism. Flippers, mainly the fore ones, are much more developed in the leatherback than in the other aquatic turtles.

Key words : Development. Embryos. Growth. Limbs. *Dermochelys*. Chelonians.

RÉSUMÉ

Les caractéristiques morphologiques en relation avec une remarquable adaptation à la vie pélagique distinguent la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*) des autres Tortues marines. Ceci nous a conduit à étudier son développement embryonnaire et à le comparer à celui d'autres espèces marines (CRASTZ, 1982; MILLER, 1985) et d'eau douce (YNTEMA, 1968; MAHMOUD *et al.*, 1973). Les embryons ont été prélevés sur le terrain (en Guyane Française) ou dans des lots d'œufs incubés à 27° C et 31,5° C. Vingt-deux stades sont décrits depuis l'apparition des premiers somites jusqu'à l'éclosion. L'alignement de ces stades sur ceux

définis antérieurement pour d'autres espèces fait apparaître une grande homogénéité du développement embryonnaire chez les Chéloniens. Cependant, il met en relief quelques caractères particuliers à la Tortue Luth. Quatre fentes viscérales s'ouvrent et semblent se fermer un peu plus tardivement que chez les autres espèces. Des lames épithéliales apparaissent transitoirement sur le bord postérieur des arcs viscéraux : leur signification n'est pas connue. La carapace est singulière : ébauche très précoce de la carène latérale, formation de petites écailles épidermiques rappelant celles des Squamates. Les écailles de la partie dorsale

de la tête présentent un important polymorphisme. Enfin, par rapport aux autres tortues aquatiques, c'est chez la Tortue Luth que le développement des palettes natatoires,

notamment les antérieures, est le plus considérable.
Mots clés : Développement. Embryons. Croissance. Membres. *Dermochelys*, Chéloniens.

INTRODUCTION

Comme l'indiquait DERANIYAGALA (1932), les particularités morphologiques de *Dermochelys coriacea* en font une curiosité herpétologique. Elle est la plus grande des Tortues actuelles. Son adaptation à la vie marine est telle qu'elle retient considérablement sur le mode de locomotion terrestre, pratiqué occasionnellement par les femelles qui reviennent pondre sur les plages des régions tropicales (RENOUS *et al.*, 1988). Les palettes natatoires antérieures sont en effet considérablement développées. L'absence de carapace osseuse formée de plaques imbriquées recouvertes d'écailles épidermiques, l'a fait appeler aussi « Tortue cuir » (leatherback) et classer autrefois dans le Sous-ordre des Athèques. En effet, sa fausse carapace (ROMER, 1956) consiste en une mosaïque de petits nodules osseux inclus dans la peau. Chez le nouveau-né et le jeune, cette dernière présente néanmoins une structure écaillée. Les écailles, généralement petites, s'élargissent sur la tête, leurs limites tendent à s'effacer chez l'adulte. Le squelette axial, les ceintures et le squelette des membres montrent aussi des particularités (RENOUS *et al.*, 1988).

La position systématique de *Dermochelys coriacea* est très discutée. Des relations incontestables existent entre cette Tortue et les autres Tortues marines constituant la famille des Chéloniides (*Caretta*, *Chelonia*, *Eretmochelys* et *Lepidochelys*). Par exemple, le nombre de chromosomes est de 56 (2n) comme chez les autres espèces (MEDRANO *et al.*, 1987). Les tests sérologiques réalisés par FRAIR (1982) conduisent même à inclure *D. coriacea* dans la famille des Chéloniides. Cependant, les caractères dérivés dermo-épidermiques et chondro-osseux (RHODIN *et al.*, 1981), qui la distinguent de toutes les autres Tortues, paraissent suffisamment importants pour placer *Dermochelys coriacea* dans une famille à part, les Dermochélyidés, comme GAFFNEY (1975, 1984) et BICKHAM et CARR (1983) l'ont proposé. Cette famille formerait avec celle des Chéloniides, la superfamille des Chélonioidés au sein des Tortues Cryptodires.

Le statut particulier de la Tortue Luth dans le groupe des Chéloniens mérite une description des stades embryonnaires de cette espèce. Dans celle-ci, il ne s'agit pas de réitérer la proposition de MILLER (1985) mais de mettre en évidence les principales caractéristiques du développement. MILLER (1985) a en effet regroupé les données bibliographiques concernant le développement des Tortues marines

et établi une table synthétique de 31 stades portant sur plusieurs espèces. Les cinq stades précédant la ponte sont décrits uniquement chez *Chelonia mydas*, les vingt-six autres chez cette dernière espèce ainsi que chez *Chelonia depressa*, *Eretmochelys imbricata* et *Caretta caretta*. MILLER estime que les stades 1 à 23 sont communs aux Chéloniides et aux Dermochélyidés, les différences n'apparaissant qu'à partir du stade 24. Il semble en fait que celles-ci se manifestent plus précocement, notamment en ce qui concerne l'ébauche de carapace. De même, l'écaillage, les ébauches de membres et l'évolution de la région branchiale, nécessitent une étude plus approfondie. Une documentation précise sur le développement de la Tortue Luth, à partir de quelques stades antérieurs au stade 24 défini par MILLER, est donc nécessaire.

La description du développement embryonnaire de *Dermochelys coriacea* peut constituer une référence mais aussi permettre de dégager, au sein des Chélonioidés, c'est-à-dire du groupe des Tortues marines, et peut-être même des Chéloniens en général, d'éventuelles hétérochronies de développement susceptibles de nous éclairer sur les relations phylogénétiques entre les espèces et sur la place occupée par les Dermochélyidés au sein de ce groupe de Reptiles.

Ainsi, notre étude s'inscrit avant tout dans un contexte comparatif et évolutif. Pour faire apparaître ces hétérochronies, nous tenterons d'établir une correspondance entre la table synthétique proposée par MILLER (1985) et les tables de développement de Chéloniens publiées par d'autres auteurs. DERANIYAGALA (1932) a déjà apporté des informations intéressantes sur le développement de *Dermochelys coriacea*, à partir du stade correspondant au soulèvement du membre antérieur. La table présentée par CRASTZ (1982) chez *Lepidochelys olivacea* commence à la ponte et, comme celle d'YNTEMA (1968) chez *Chelydra serpentina*, exclut les stades antérieurs correspondant à la segmentation et au début de la gastrulation. Celle de MAHMOUD *et al.* (1973), réalisée chez *Chrysemys picta*, présente le même défaut. Celui-ci a été dénoncé par MILLER (1985) qui rapporte que les études récentes effectuées chez des femelles de *Chelonia mydas* maintenues en captivité, ont permis de suivre l'ovulation, le trajet et la fécondation de l'ovule dans l'oviducte, la sécrétion de l'albumen et l'édification de la membrane partiellement calcifiée de l'œuf. Chez *Dermochelys*

coriacea, espèce dont l'élevage paraît être beaucoup plus délicat (BELS *et al.*, 1988), ces diverses étapes n'ont pas été suivies.

Ajoutons que la description de stades du développement embryonnaire de la Tortue Luth entre dans un vaste programme d'étude concernant la Biologie de cet animal : étude des effets de la température sur la différenciation du sexe (RIMBLOT *et al.*, 1985

a et b ; RIMBLOT-BALY *et al.*, 1986-1987), données écologiques et éthologiques (FRETEY, 1980, 1981 ; FRETEY et LESCURE, 1979), données anatomiques et fonctionnelles concernant la locomotion terrestre et les modalités de creusement du nid (GASC *et al.*, 1988 ; RENOUS *et al.*, 1988), recherches sur la croissance de jeunes maintenus en captivité (BELS *et al.*, 1988).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Notre étude porte sur des embryons prélevés sur le terrain ou issus d'œufs incubés au Laboratoire. Les premiers proviennent de la plage des Hattes, en Guyane Française (FRETEY, 1979) où la saison de ponte de la Tortue Luth s'échelonne de février-mars à juillet-août (FRETEY et LESCURE, 1979). Les œufs ont été régulièrement récoltés, de la fin mai au début août, soit dans des nids repérés au moment de la ponte puis protégés, soit au contraire dans des nids bouleversés par de nouvelles femelles venant pondre.

En vue de l'incubation artificielle, les œufs recueillis pendant la ponte ont été mis dans des boîtes de polystyrène, entre deux couches de sable humidifié et acheminés jusqu'à Cayenne pour être transportés vers Paris par avion (RIMBLOT *et al.*, 1985 *a* ; RIMBLOT-BALY *et al.*, 1986-1987). Au laboratoire, les œufs ont été incubés à 27° C et 31,5° C dans des incubateurs réfrigérés « Facis » (précision :

± 0,5° C). Les embryons ont été fixés dans le liquide de Bouin et disséqués sous la loupe binoculaire pour les débarrasser de leurs enveloppes. Ils ont été photographiés et dessinés à la chambre claire. Par souci d'harmonisation, les stades décrits et leur numérotation correspondent à ceux reconnus par MILLER (1985) dans la table synthétique qu'il propose pour toutes les Tortues marines. C'est ainsi que notre étude commence au stade 10 défini par cet auteur. D'autres tables de développement de Chéloniens ont été antérieurement publiées, pour les espèces *Chelydra s. serpentina* (YNTEMA, 1968), *Chrysemys picta bellii* (MAHMOUD *et al.*, 1973) et *Lepidochelys olivacea* (CRATZ, 1982). La numérotation des stades, pour chacune de ces espèces ne correspond pas à celle de MILLER. Aussi, dans le but de permettre une comparaison interspécifique, nous avons établi un tableau de correspondance des stades entre les différentes espèces, en prenant comme référence la table de MILLER (Tableau I).

DESCRIPTION DES STADES EMBRYONNAIRES

Stade 10 âgé (Fig. 1)

Le mésoderme somitique commence à se segmenter dans sa région antérieure où on distingue 4 paires de somites. Le renflement céphalique est formé et s'incurve ventralement, délimitant ainsi le bord du système porte-intestinal antérieur. Dorsalement, les plis neuraux fusionnent dans la partie postérieure du renflement céphalique recouvert antérieurement par l'amnios. En arrière de l'ébauche de tête, la gouttière neurale reste ouverte jusqu'au canal neurentérique.

Stade 11 (Figs 2 et 3)

Six paires de somites sont individualisées. Le renflement céphalique, recourbé ventralement, est devenu proéminent du fait de l'individualisation du prosencéphale. A la surface de ce dernier, le neuropore antérieur reste ouvert. En arrière du renflement céphalique, deux épaissements latéraux suggèrent les ébauches des arcs mandibulaires. Dorsalement, l'amnios s'étend jusqu'au premier somite.

Stade 12 (Figs 4 et 15, Pl. I A, B)

L'embryon, pour être observé, doit être maintenant dégagé de ses membranes extra-embryonnaires. En effet, l'amnios le recouvre dorsalement jusqu'au moins la moitié de sa longueur. A ce stade, l'embryon est encore rectiligne. Seule, l'extrémité du renflement céphalique tend à se recourber ventralement. Les parois latérales du corps se précisent dans la moitié antérieure de l'embryon. La partie moyenne, correspondant à la région mésodermique en cours de segmentation, est étroite. La partie postérieure, plus large, fait saillie. 8 à 9 paires de somites sont présentes.

Le renflement céphalique s'allonge. Sa partie prosencéphalique se façonne. Un petit neuropore antérieur est encore visible. Les vésicules optiques font leur apparition ainsi que les vésicules otiques chez les embryons les plus âgés de ce stade (Pl. IB).

Deux bombements latéraux bien délimités, correspondent déjà à la formation de l'arc mandibulaire. Dorsalement, en arrière du processus céphalique, les plis neuraux sont accolés le long de la ligne médiane, sauf à l'extrémité postérieure du corps.

Tableau I – Comparaison des stades de développement de plusieurs Chéloniens
 Comparaison of embryonic stages of some Chelonians

<i>Dermochelys coriacea</i> (DERANIYA-GALA, 1932)	<i>Lepidochelys olivacea</i> (CRASTZ, 1982)	<i>Dermochelys coriacea</i> (présente étude) Tortues marines (MILLER, 1985)	<i>Chelydra serpentina</i> (YNTEMA, 1968)	<i>Chrysemys picta bellinii</i> (MAHMOUD et al., 1973)
		1		
		2		
		3		
		4		
		5		
	± 1	→ 6	← 0 et 0'	
			← 7	← 0''
	2	→ 8	← ± 1 et 2	
			← 9	← 3
	3	→ 10	← 4, 4 ⁺ et 5	← 4
				← 5
	4	→ 11	← ± 5 ⁺	← 6
			← 12	← 6
			← 13	← 7
	5 + 6	→ 14	← ± 8	← 8
	7	→ 15	← 9	
	8	→ 16	← ± 10	← 9
	9	→ 17	← 11	← 10
A	→			
B	→	10		← 11
C	→			
		18	← 12	
D	→	11 + 12	→ 19	← 12
			← 20	← 13
	13	→		
E	→ ± 14	→ 21	← 14	← 13 et 14
	± 15	→ 22	← 15	
	16 + 17	→		← 15
F	→ 18	→ 23	← 16	
G	→ 19 + 20	→ 24	← 17	← 16 et 17
	21+22+23+24	→ 25	← 18	← 18
			← 19	← 19
H	→ 25 + 26	→ 26	← 20	
			← 21	← 20
	27	→ 27	← 22	
	28	→ 28	← 23	← 21
			← 24	← 22
J	→	29		
			← 25	
	30	→ 30		← 23
			← 26	
	31	→ 31		

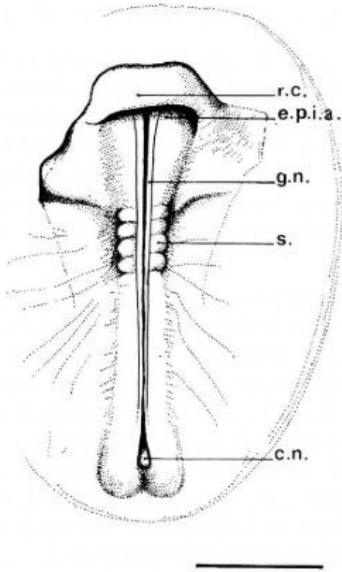


FIG. 1 - Stade 10 âgé, face ventrale.
c.n., canal neurentérique ; *e.p.i.a.*, espace porte intestinal antérieur ; *g.n.*, gouttière neurale ; *r.c.*, renflement céphalique ; *s.*, somites ; la barre représente 1 mm.

FIG. 1 - Late stage 10, ventral view.
c.n., neurenteric canal ; *e.p.i.a.*, anterior intestinal portal space ; *g.n.*, neural groove ; *r.c.*, head process ; *s.*, somites ; bar equals 1 mm to scale.

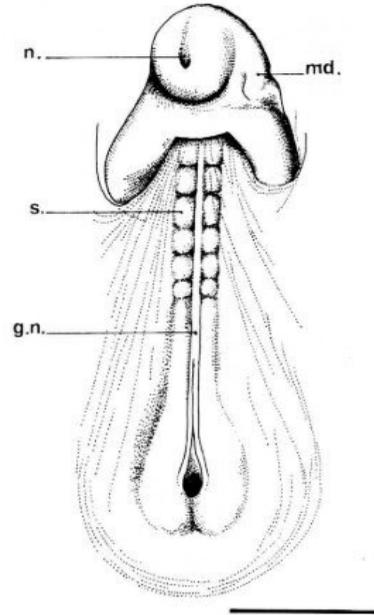


FIG. 2 - Stade 11, face ventrale.
g.n., gouttière neurale ; *md.*, arc mandibulaire ; *n.*, neuropore ; *s.*, somites ; la barre correspond à 1 mm.

FIG. 2 - Stage 11, ventral view.
g.n., neural groove ; *md.*, mandibular arch ; *n.*, neuropore ; *s.*, somites ; bar equals 1 mm to scale.

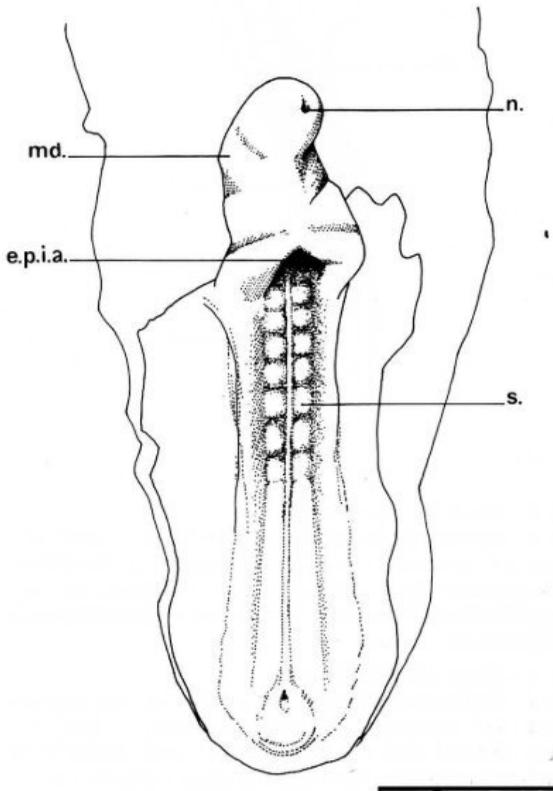


FIG. 3 - Stade 11 âgé, face ventrale.
e.p.i.a., espace porte intestinal antérieur ; *md.*, arc mandibulaire ; *n.*, neuropore ; *s.*, somites ; la barre représente 1 mm.

FIG. 3 - Late stage, ventral view.
e.p.i.a., anterior intestinal portal space ; *md.*, mandibular arch ; *n.*, neuropore ; *s.*, somites ; bar equals 1 mm to scale.

Stade 13 (Fig. 15, Pl. I C, D)

L'amnios recouvre davantage l'embryon. Il dépasse maintenant la région des somites pour atteindre celle du canal neurentérique. Le renflement céphalique se recourbe plus, tandis que les parois du corps gagnent vers l'arrière. La partie la plus étroite de l'embryon, qui correspond aux somites mis en place, est maintenant la plus développée. 10 à 13 paires de somites sont distinctes.

Le renflement céphalique, un peu plus long, montre une extrémité proximale en forme de bouton, qui fait un angle d'environ 100° avec le reste du corps. Le neuropore antérieur a disparu mais une petite dépression souligne son ancien emplacement. Les vésicules optiques et les renflements dus au soulèvement de l'arc mandibulaire sont très nets. Les ébauches correspondant à l'arc hyoïdien apparais-

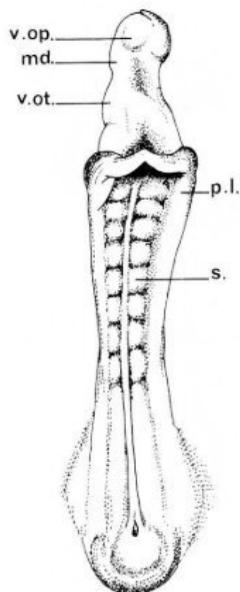


FIG. 4 – Stade 12, face ventrale.

m.d., arc mandibulaire ; *p.l.*, paroi latérale du corps ; *s.*, somites ; *v.op.*, vésicule optique ; *v.ot.*, vésicule optique ; la barre correspond à 1 mm.

FIG. 4 – Stage 12, ventral view.

md., mandibular arch ; *p.l.*, lateral body folds ; *s.*, somites ; *v.op.*, optic vesicle ; *v.ot.*, otic vesicle ; bar equals 1 mm to scale.

sent entre ce dernier et le cœur en S. Les vésicules optiques forment, de chaque côté, une dépression limitée par un rebord. L'ouverture du canal néurénérique est encore visible ventralement.

Stade 14 (Fig. 15, Pl. I E, F)

L'amorce de la courbure cervicale amène la portion antérieure du corps de l'embryon à s'incurver sur son côté gauche, tandis que le reste demeure rectiligne. Les parois latérales sont presque terminées dans la région postérieure. Ventralement, elles se rapprochent vers la ligne médiane. Un petit processus terminal, ébauche du bourgeon caudal, est présent. En avant de ce dernier, la fusion des plis neuraux ne semble pas achevée. 14 à 17 paires de somites sont visibles.

Sur l'extrémité céphalique, les ébauches se précisent. Un cristallin commence à se distinguer sur les vésicules optiques. La dépression des vésicules optiques se creuse et l'ouverture diminue. L'arc mandibulaire devient plus proéminent latéralement comme ventralement. Un premier sillon le sépare de l'arc hyoïdien. Un deuxième, un peu moins net, apparaît entre ce dernier arc et un nouveau renflement correspondant au troisième arc viscéral ou premier arc branchial. Le cœur conserve la même forme.

Stade 15 (Fig. 5 et 15, Pl. I G, H et Pl. II A, B)

L'amnios couvre tout le corps de l'embryon. La courbure cervicale est un peu plus prononcée. Ventralement, les parois latérales du corps bien formées et continues, se réunissent au niveau de l'extrémité distale, en avant du processus caudal insegmenté. Elles créent une profonde gouttière ventrale s'élargissant caudalement. 19 à 21 paires de somites sont présentes.

La membrane buccale est résorbée. La bouche est ouverte ventralement. Elle prend la forme d'un V dont les deux branches sont constituées par les ébauches mandibulaires. L'extrémité céphalique la surplombe. La première fente branchiale, comprise entre les arcs mandibulaire et hyoïdien, s'ouvre. Un sillon sépare ce dernier arc du premier arc branchial. Un autre, un peu moins profond, délimite le bord postérieur de ce troisième arc viscéral. Le cristallin est parfaitement reconnaissable. Les bords de

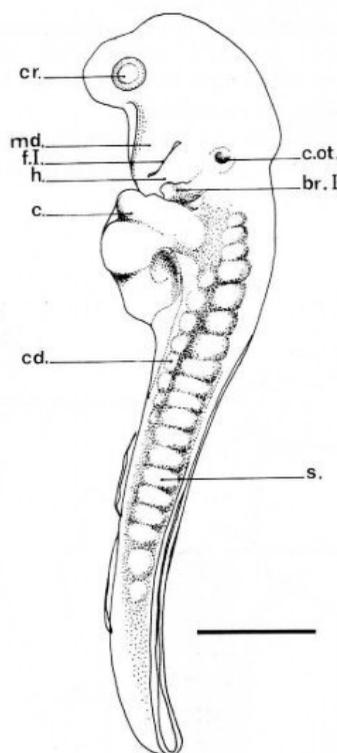


FIG. 5 – Stade 15, vue latérale.

br I., premier arc branchial ; *c.*, cœur ; *c.ot.*, cupule otique ; *cd.*, cordon de vésicules somitiques ; *cr.*, cristallin ; *f.l.*, première fente viscérale ; *h.*, arc hyoïdien ; *md.*, arc mandibulaire ; *s.*, somites ; la barre correspond approximativement à 1 mm.

FIG. 5 – Stage 15, lateral view.

br I., first branchial arch ; *c.*, heart ; *c.ot.*, otic depression ; *cd.*, succession of somitic vesicles ; *cr.*, lens ; *f.l.*, first visceral cleft ; *h.*, hyoid arch ; *md.*, mandibular arch ; *s.*, somites ; bar equals around 1 mm to scale.

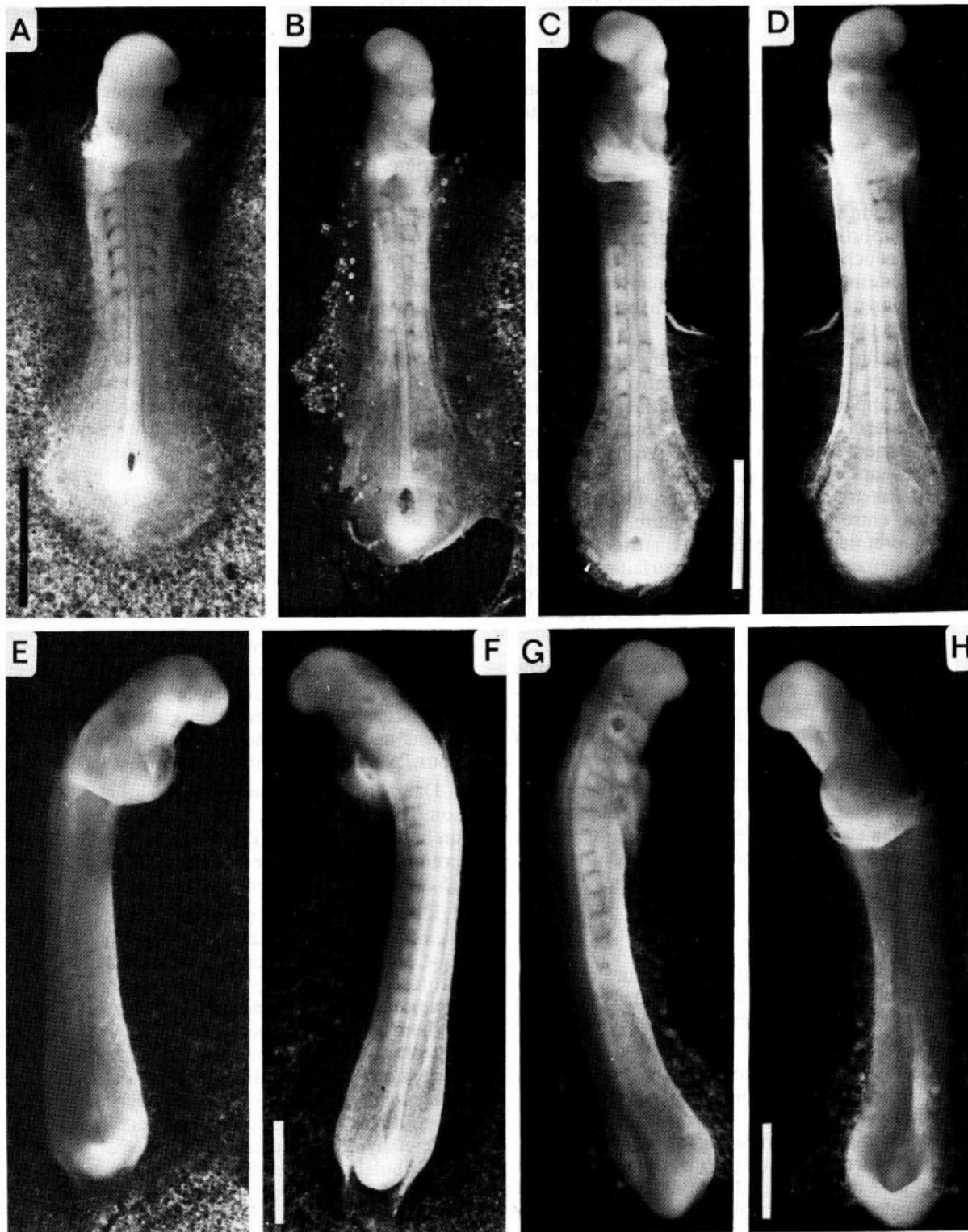


PLANCHE I

Stades 12 à 15 du développement embryonnaire de *Dermochelys coriacea*.

A : stade 12, vue ventrale ; *B*, stade 12 âgé, vue ventrale ; *C et D* : stade 13, vues ventrale et dorsale ; *E et F* : stade 14, vues ventrale et latéro-dorsale ; *G et H* : stade 15, vues latéro-dorsale et ventrale ; la barre représente 1 mm environ.

Plate I. – Stages 12 to 15 of *Dermochelys coriacea* embryonic development.

A : stage 12, ventral view ; *B* : late stage 12, ventral view ; *C and D* : stage 13, ventral and dorsal views ; *E and F* : stage 14, ventral and latero-dorsal views ; *G and H* : stage 15, latero-dorsal and ventral views ; bar equals around 1 mm to scale.

l'ouverture de la cupule optique se resserrent. Un léger renflement de la paroi latérale du corps marque l'apparition de l'ébauche du membre antérieur.

Stade 16 (Fig. 16, Pl. II C, D)

Une torsion se manifeste entre la courbure cervicale et la portion rectiligne du corps. L'embryon tend à se coucher sur son côté gauche. La segmentation mésodermique s'étend maintenant sur presque toute la longueur jusqu'à la région caudale. 23 à 27 somites peuvent être comptés.

Le cristallin est présent, au centre des vésicules optiques très proéminentes. Une petite fissure choroïdienne apparaît. Les cupules optiques sont maintenant presque fermées. Un petit conduit marque l'emplacement de la dépression des vésicules primitives. Les sacs endolymphatiques s'étendent dorsalement. Les trois premières fentes viscérales sont ouvertes, entre les arcs mandibulaire, hyoïdien et les deux premiers branchiaux. Le quatrième arc viscéral ou deuxième branchial est parfaitement délimité postérieurement. Les processus mandibulaires se dirigent plus caudalement et la bouche reste largement ouverte.

Des épaisissements de la paroi latérale du corps marquent l'emplacement des ébauches des membres antérieurs et postérieurs. Ils couvrent le territoire de 5 à 6 somites à l'avant et de 3 à 4 somites à l'arrière. Ils sont constitués par des amas cellulaires prolongeant le bord ventral des somites.

Le processus caudal, un peu plus long qu'au stade précédent, s'étend en arrière de l'extrémité distale de l'ébauche de membre postérieur. Il commence à être segmenté à sa base.

Stade 17 (Fig. 16, Pl. II E)

La torsion comprise entre la courbure cervicale et la portion rectiligne du corps s'étend vers l'arrière de l'embryon. 29 à 34 paires de somites sont distinctes.

L'ébauche d'œil n'est pas encore pigmentée et la fissure choroïdienne se voit bien. En avant, la placode olfactive, légèrement déprimée, apparaît. Sous l'œil, de chaque côté, un processus maxillaire commence à se former, mais il n'est pas encore parfaitement séparé de l'arc mandibulaire. Les arcs viscéraux tendent à se rejoindre ventralement et

délimitent une gouttière. La fente hyomandibulaire et les trois fentes branchiales suivantes sont ouvertes.

L'ouverture de ces fentes est plus réduite vers l'arrière. Le canal endolymphatique de chaque vésicule optique s'étend dorsalement. Les somites 3 à 5 envoient des épais prolongements parallèles vers des renflements situés à la base du cœur.

Les ébauches de membres antérieurs forment maintenant des renflements de la paroi latérale du corps s'étendant du somite 7 au somite 14. La moitié postérieure, située au niveau des somites 11, 12 et 13 et d'une partie du somite 14, est plus proéminente et correspond au territoire potentiel du stylo-pode, du zeugopode et de l'autopode. Des prolongements des somites 6 à 10 pénétrant dans la partie antérieure sont étirés. Dans ce territoire s'édifiera la ceinture scapulaire. Les ébauches de membres postérieurs forment deux renflements latéraux ellipsoïdaux s'étendant du somite 23 au somite 26. Le processus caudal, nettement plus long, est segmenté sur les deux tiers de sa longueur.

Stade 18 (Figs. 6 et 16, Pl. III A)

L'embryon est complètement couché sur son côté gauche. Ceci est la conséquence de l'extension de la courbure cervicale et du développement de la courbure sacrée. La segmentation globale du corps est moins nette qu'au stade précédent, en particulier pour les premiers somites postoptiques.

Dans l'intervalle compris entre les membres, les somites se sont élargis et leur partie ventrale forme un bourrelet. Ces modifications constituent la toute première indication de la formation de la carapace. 35 à 41 somites peuvent être comptés.

L'œil est légèrement pigmenté et la fissure choroïdienne est présente. La vésicule optique est déprimée et présente un canal endolymphatique. Les petites dépressions de placodes olfactives se sont agrandies et ont pris une forme ovoïde avec le développement du bourgeon nasal interne puis de l'externe. Le processus maxillaire est maintenant bien séparé de l'arc mandibulaire et atteint, de chaque côté, le niveau du bord antérieur du cristallin. La gouttière ventrale située entre les arcs mandibulaire et hyoïdien a commencé à disparaître. L'arc mandibulaire, redressé médialement sur la face ventrale, réduit la distance antéro-postérieure de l'ouverture buccale. Quatre fentes viscérales sont

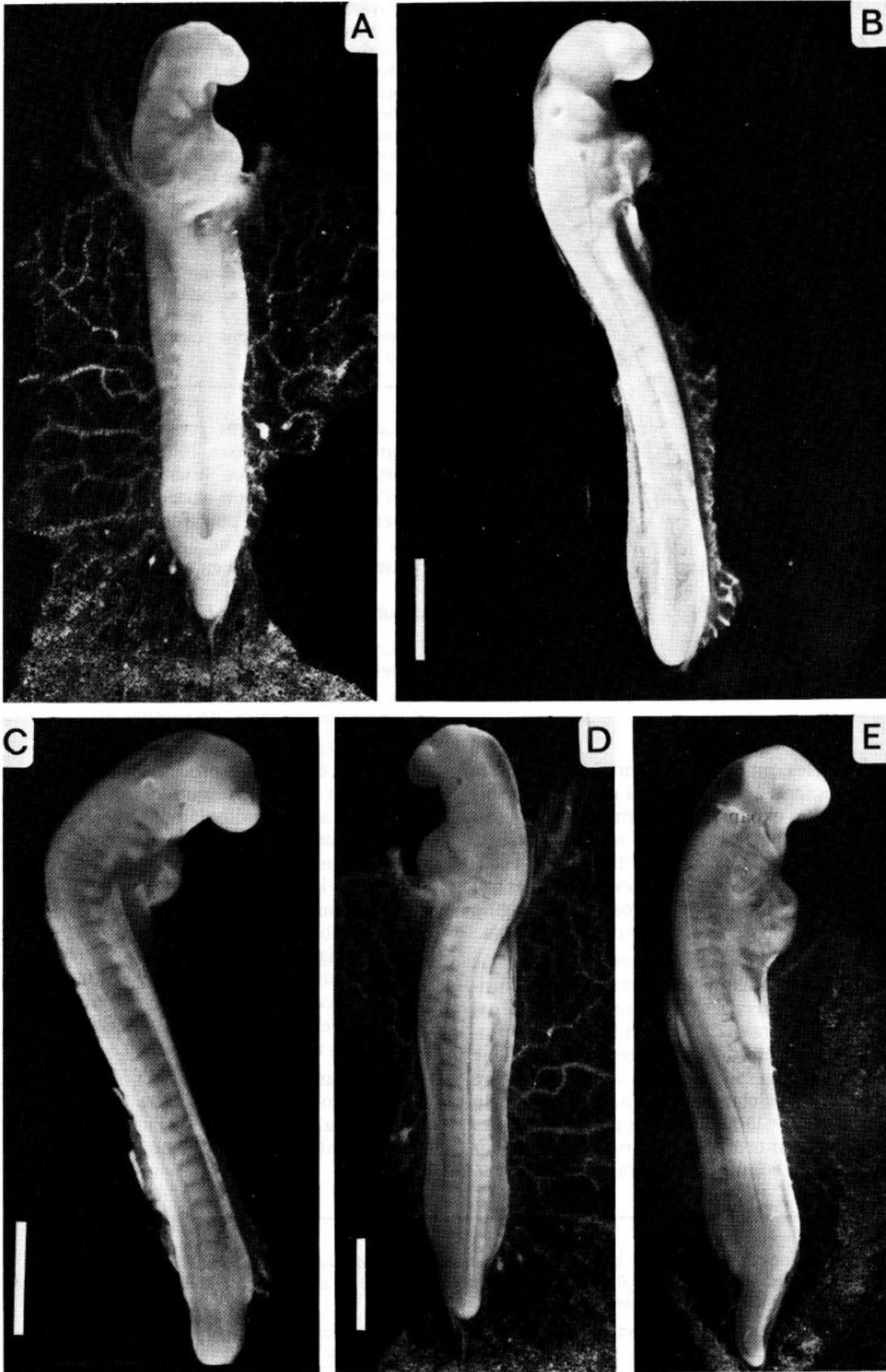
PLANCHE II

Stades 15 à 17 du développement embryonnaire de *Dermochelys coriacea*.

A et B : stade 15 âgé : vues ventrale et latérale ; *C* : stade 16 jeune, vue latérale ; *D* : stade 16, vue dorsale ; *E* : stade 17, vue latéro-dorsale ; la barre représente 1 mm.

Plate II. — Stages 15 to 17 of *Dermochelys coriacea* embryonic development.

A and B : late stage 15, ventral and lateral views ; *C* : young stage 16, lateral view ; *D* : stage 16, dorsal view ; *E* : stage 17, latero-dorsal view ; bar equals 1 mm to scale.



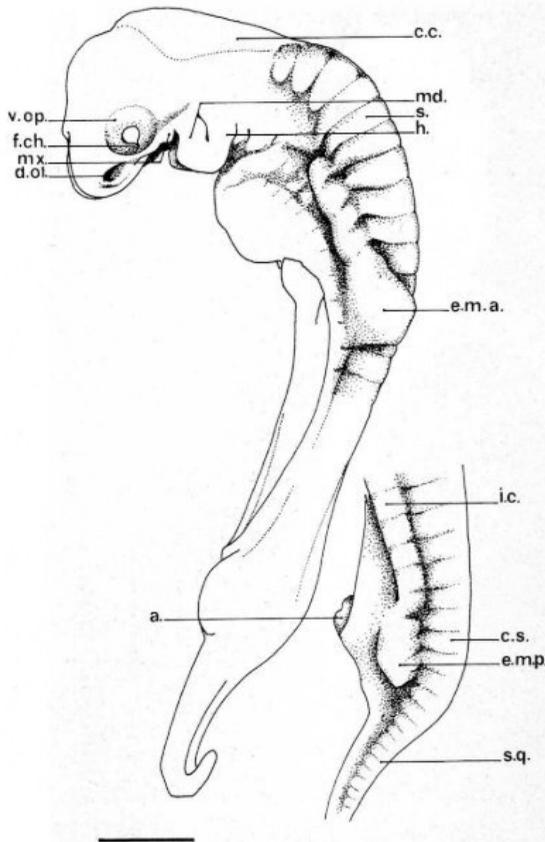


FIG. 6 - Stade 18, vue latérale.

a., ébauche de l'allantoïde ; *c.c.*, courbure cervicale ; *c.s.*, courbure sacrée ; *d.ol.*, dépression olfactive ; *e.m.a.*, ébauche de membre antérieur ; *e.m.p.*, ébauche de membre postérieur ; *f.ch.*, fissure choroïdienne ; *h.*, arc hyoïdien ; *i.c.*, première indication de la carapace ; *md.*, arc mandibulaire ; *mx.*, ébauche de maxillaire ; *s.*, somites postotiques ; *s.q.*, segmentation de la queue ; *v.op.*, vésicule optique ; la barre représente environ 5 mm.

FIG. 6 - Stage 18, lateral view.

a., allantoid ; *c.c.*, cervical flexure ; *c.s.*, sacral flexure ; *d.ol.*, olfactive cup ; *e.m.a.*, indication of the Forelimb bud ; *f.ch.*, choroid fissure ; *h.*, hyoid arche ; *i.c.*, first indication of the carapace ; *md.*, mandibular arche ; *mx.*, maxillary bud ; *s.*, postotic somites ; *s.q.*, tail segmentation ; *v.op.*, optic vesicle ; bar equals around 5 mm to scale.

La queue est allongée et segmentée sur les trois quarts de sa longueur. Elle montre une courbure ventrale qui porte en situation dorsale l'extrémité de l'organe. La région cloacale commence à se soulever ventralement pour former l'ébauche du phallus. La vésicule allantoïdienne apparaît comme un petit sac bilobé juste en avant du champ cloacal.

Stade 19 (Fig. 16, Pl. III B)

Les courbures cervicale et sacrée sont plus accentuées, donnant l'impression d'une courbure régulière et continue tout au long du corps de l'embryon. Le nombre de paires de somites est voisin de 45.

L'œil est pigmenté et la fissure choroïdienne un peu plus étroite. Le processus mandibulaire s'est allongé et atteint presque la limite antérieure de l'œil. Les arcs mandibulaire et hyoïdien, plus développés, tendent à fusionner ventralement. La dépression olfactive, élargie, est bordée latéralement par le bourgeon nasal externe qui surplombe le processus maxillaire. Les deux processus nasaux internes forment deux renflements de part et d'autre de la ligne médiane de la tête. La gouttière lacrymale communique avec la dépression olfactive. Les fentes viscérales sont encore en partie ouvertes mais recouvertes par le bord postérieur plus ou moins digité des arcs qui les précèdent.

Les ébauches de membres s'allongent mais gardent toujours la même orientation. Elles s'élargissent distalement pour former une palette et se recourbent un peu ventralement. La crête apicale s'étend.

encore distinctes, mais dorsalement, le bord postérieur des arcs tend à s'étendre et à recouvrir le suivant. Des petites expansions se forment à ce niveau sur l'arc hyoïdien et les premiers arcs branchiaux. DERANIYAGALA (1932), RAYNAUD *et al.* (1980, 1981, 1983) ont décrit ces structures épithéliales qui sont dues à l'accumulation de cellules d'origine ecto-endodermique dans la partie distale des arcs.

Les ébauches de membres antérieurs sont plus proéminentes et couvrent les mêmes aires somitiques qu'au stade précédent. Les bourgeons se séparent des parois latérales du corps et leur axe longitudinal devient antéro-dorsal, postéro-ventral. Une crête apicale commence à apparaître. Le territoire correspondant à la ceinture pectorale en avant du membre est moins long mais plus proéminent. Les ébauches de membres postérieurs s'étendent sur cinq somites, du somite 22 au somite 26.

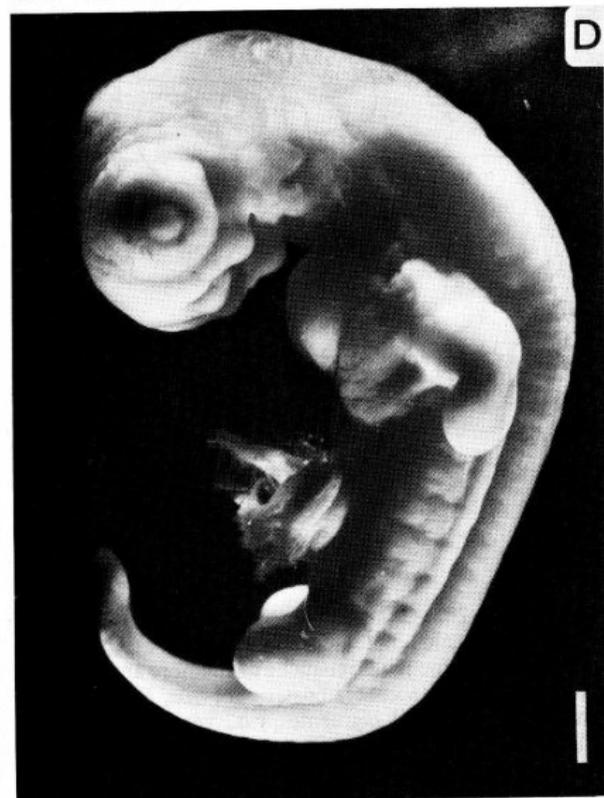
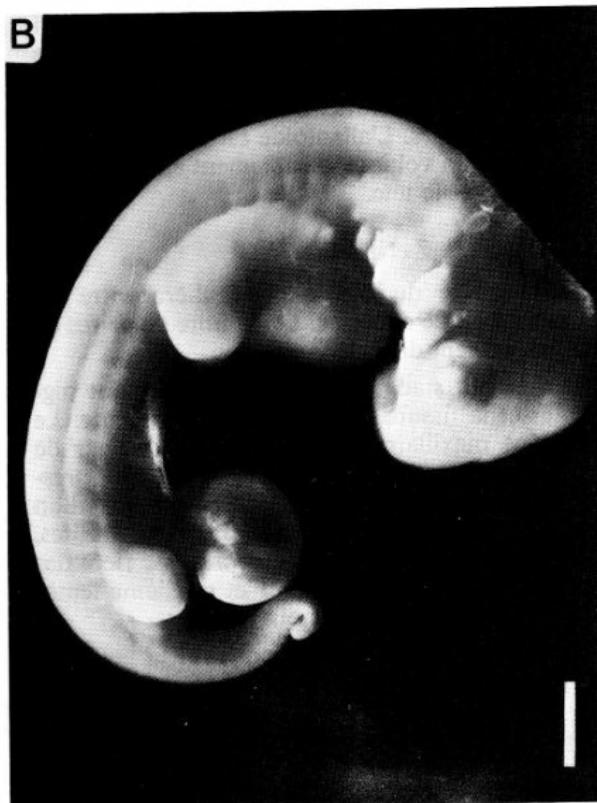
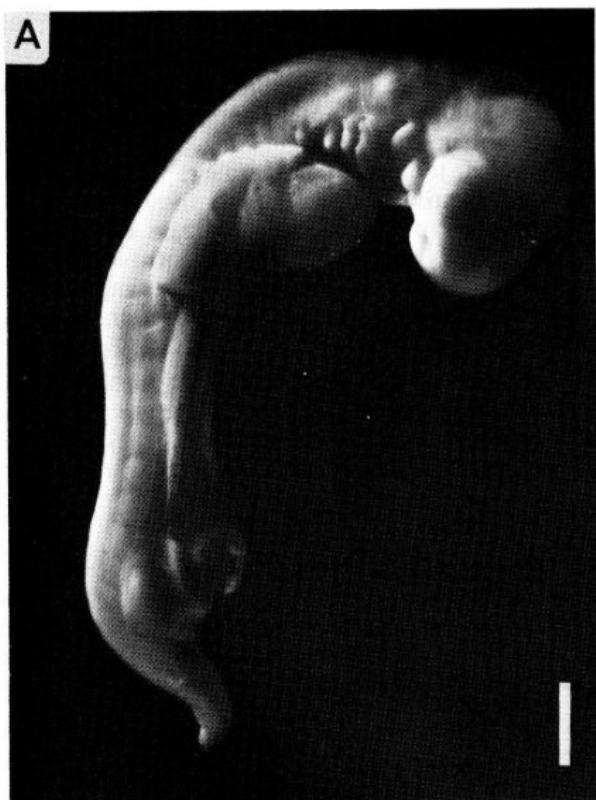
PLANCHE III

Premières indications de l'ébauche de la carapace chez *Dermochelys coriacea* (stades 18 à 21).

A : stade 18, vue latérale droite ; *B* : stade 19, vue latérale droite ; *C* : stade 20, vue latérale droite ; *D* : stade 21, vue latérale gauche ; la barre représente 1 mm.

Plate III. - First indications of the carapace in *Dermochelys coriacea* (stages 18 to 21).

A : stage 18, right lateral view ; *B* : stage 19, right lateral view ; *C* : stage 20, right lateral view ; *D* : stage 21, left lateral view ; bar equals 1 mm to scale.



Entre les membres, 9 somites élargis participent à l'ébauche de carapace. Une quinzaine de paires de somites peuvent être comptées dans la queue qui s'enroule à son extrémité. L'ébauche du phallus est plus proéminente. L'allantoïde est devenue un sac sphérique d'un volume sensiblement égal à la moitié de celui de la tête.

Stade 20 (Figs. 7 et 17, Pl. III C)

La courbure du corps est régulière entre les régions cervicale et sacrée. Le nombre de paires de somites devient difficile à préciser.

Comme au stade précédent, les yeux sont pigmentés et la fissure choroïdienne est présente. Le processus maxillaire atteint le bord antérieur de l'œil. Les arcs mandibulaire et hyoïdien sont presque entièrement fusionnés. Cependant un sillon irrégulier indique encore leurs anciennes limites. Des digitations persistent sur le bord postérieur des arcs branchiaux. Les deuxième et troisième fentes viscérales semblent encore ouvertes.

En avant du processus maxillaire, la gouttière lacrymale rejoint la dépression olfactive encore lar-

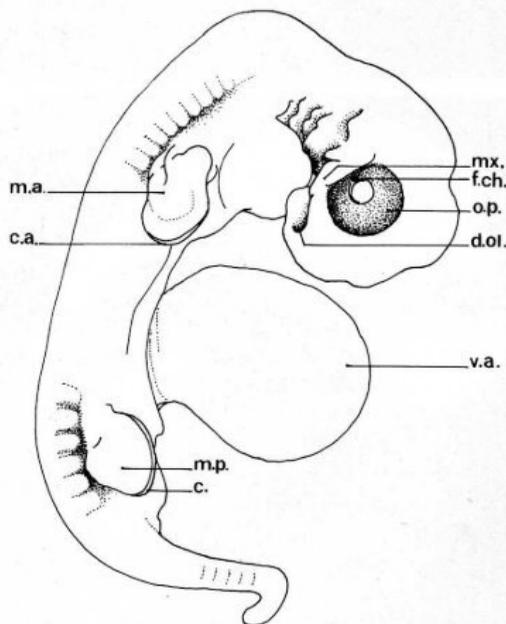


FIG. 7 – Stade 20, vue latérale.

c.a., crête apicale ; *d.ol.*, dépression olfactive ; *f.ch.*, fissure choroïdienne ; *m.a.*, ébauche de membre antérieur ; *m.p.*, ébauche de membre postérieur ; *mx.*, ébauche de maxillaire ; *o.p.*, œil pigmenté ; *v.a.*, vésicule allantoïdienne ; la barre représente approximativement 5 mm.

FIG. 7 – Stage 20, lateral view.

c.a., apical crest ; *d.ol.*, olfactive groove ; *f.ch.*, choroid fissure ; *m.a.*, Forelimb bud ; *m.p.*, hindlimb bud ; *mx.*, maxillary bud ; *o.p.*, pigmented eye ; *v.a.*, allantoic vesicle ; bar equals around 5 mm to scale.

gement ouverte. Le processus nasal externe, plus saillant, gagne ventralement.

Les ébauches de membres se sont allongées encore selon un axe antéro-dorsal, postéro-ventral et commencent à se segmenter. La crête apicale s'étend sur toute la partie distale représentant l'autopode aplati en palette. Les somites 14 à 22 sont divisées en parties dorsale, latérale et ventrale. Leurs parties dorsale et latérale contribueront à la formation du bouclier de la carapace tandis que la partie ventrale participera à l'édification du plastron.

La segmentation de la queue est presque complète. Elle occupe en effet les quatre cinquième de sa longueur totale. Le volume de l'allantoïde est légèrement supérieur à celui de la tête.

Stade 21 (Figs. 8 et 17, Pl. III D)

Les yeux sont plus développés et plus pigmentés. La fissure choroïdienne est toujours visible. Dans la région nasolabiale, le bourgeon nasal externe fusionne avec le processus maxillaire. Autour de la cavité olfactive, les processus nasaux externe et

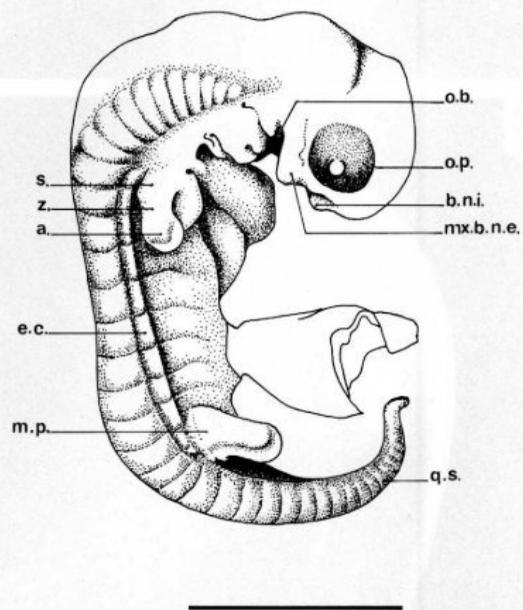


FIG. 8 – Stade 21, vue latérale.

a., autopode ; *b.n.i.*, bourgeon nasal interne ; *e.c.*, ébauche de carapace ; *m.p.*, membre postérieur ; *mx.b.n.e.*, maxillaire fusionné au bourgeon nasal externe ; *o.b.*, ouverture buccale ; *o.p.*, œil pigmenté ; *q.s.*, queue segmentée ; *s.*, stylopode ; *z.*, zeugopode ; la barre correspond à 5 mm environ.

FIG. 8 – Stage 21, lateral view.

a., autopod ; *b.n.i.*, inner nasal bud ; *e.c.*, indication of carapace ; *m.p.*, hindlimb ; *mx.b.n.e.*, maxillary bud fusionned with the outer nasal bud ; *o.b.*, buccal opening ; *o.p.*, pigmented eye ; *q.s.*, segmented tail ; *s.*, stylopod ; *z.*, zeugopod ; bar equals around 5 mm to scale.

interne se sont développés et fusionnent par leur bord ventral. Les arcs mandibulaire et hyoïdien ne constituent plus qu'une seule unité. Deux arcs branchiaux sont encore visibles en arrière de ce processus hyomandibulaire. Des sillons indiquent l'emplacement des fentes. Les digitations qui prolongeaient le bord postérieur des arcs disparaissent.

Les membres antérieurs sont nettement segmentés en trois parties : le stylopode est presque perpendiculaire tandis que le zeugopode et l'autopode sont presque parallèles à l'axe cranio-caudal du corps. L'autopode correspond à une palette sans indication de doigts. La segmentation en trois parties est loin d'être aussi claire pour les membres postérieurs, orientés parallèlement à l'axe antéro-postérieur du corps. La palette n'est pas aussi aplatie que pour le membre antérieur.

L'ébauche de carapace ne diffère pas beaucoup du stade précédent, exceptée l'accentuation de la saillie de la partie latérale de somites constituant un bourrelet longitudinal.

La queue commence à s'incurver autour de l'ébauche de phallus, qui est plus proéminente et sur la face ventrale de laquelle se forme la gouttière séminale (par résorption de la membrane cloacale).

Stade 22 (Fig. 17, Pl. IV A)

Les paupières commencent à se soulever autour des yeux. L'emplacement de la fissure choroïdienne est encore reconnaissable. Le processus nasal interne est développé et fusionné ventro-latéralement aux processus maxillaire et nasal externe. La fusion n'est pas encore complète. L'ouverture de la cavité olfactive, parfaitement bien délimitée maintenant, prend une forme en amande. L'ébauche de la mâchoire inférieure, dérivée du processus hyomandibulaire, vient coiffer caudalement les arcs branchiaux. Elle s'étend vers l'avant jusqu'au niveau du bord postérieur de l'œil.

Les membres sont au stade de palette non digitée. Un bourrelet régulier coiffé de la crête apicale borde chacun d'eux. La longueur des membres antérieur et postérieur, mesurée linéairement entre leur base et leur extrémité distale, représente respectivement 64 et 48 % de l'intervalle membre antérieur-membre postérieur.

L'ébauche de carapace n'est pas encore délimitée et les bourrelets latéraux s'étendent davantage vers l'avant et l'arrière. Les carènes longitudinales commencent à apparaître.

L'ébauche de phallus est proéminente entre les membres postérieurs. La queue s'enroule autour. L'extrémité de celle-ci présente un petit bourgeon sphérique.

Stade 23 (Fig. 17, Pl. IV B)

Autour du cristallin, deux aires distinctes sont délimitées sur la surface pigmentée de l'œil. La plus interne est plus opaque. Aucune papille sclérale ne se distingue encore à la limite entre ces deux zones. La fissure choroïdienne est fermée. Les paupières supérieure et inférieure forment des surélévations bien circonscrites. Le bourgeon nasal interne a fusionné avec le bourgeon nasal externe et le processus maxillaire. Cependant, sous la narine, un sillon fronto-nasal et une encoche naso-maxillaire marquent l'emplacement de la fusion de ces trois éléments. Un épaissement sur la partie ventrale du bourgeon nasal interne représente la première indication de l'ébauche du bec. Une légère saillie de l'extrémité antérieure de ce bourgeon marque le site de la dent d'éclosion. La mâchoire inférieure s'étend jusqu'au niveau du bord antérieur de l'œil. L'opercule a disparu.

La palette des membres est large et montre de légères dépressions et des côtes correspondant aux ébauches des cinq doigts. Elle est entourée par la crête apicale régulièrement arrondie. La longueur des membres antérieurs et postérieurs correspond respectivement à 62 et 52 % de l'intervalle compris entre ces deux membres. Ces rapports ne sont donc pas très différents de ceux du précédent stade et soulignent une croissance similaire des ébauches des membres.

L'ébauche de carapace est maintenant bien délimitée, y compris sur son bord antérieur. Les carènes sont toutes individualisées et montrent des ornements correspondant au territoire des écailles. Une carène particulièrement proéminente sépare les deux parties de la carapace à l'emplacement du bourrelet latéral primordial. Entre les carènes, les limites des différents territoires somitiques sont encore visibles. Le plastron ne recouvre pas le cœur qui fait saillie à l'extérieur. Il montre deux carènes latérales crénelées, de chaque côté du corps.

La queue est recourbée autour de l'ébauche phallique qui est proéminente.

Stade 24 (Fig. 18, Pl. IV, C, D)

Des papilles sclérales apparaissent à la surface de l'œil et forment un anneau autour de l'iris. Les paupières s'étendent autour de l'œil. Les parties supérieure et inférieure du bec sont en cours de formation : de part et d'autre de la ligne médio-ventrale, deux épaissements superficiels séparés par une encoche se développent sur le bord interne des territoires nasal et maxillaire. Le plus médial forme un tubercule conique. Le territoire de la dent d'éclosion se précise.

Le bord de la mâchoire inférieure s'épaissit entre les deux commissures et forme une pointe se legeant entre les deux tubercules de la mâchoire

supérieure. La columelle auris est visible dorsalement au niveau de la commissure de la bouche. Une pigmentation éparse apparaît sur la face dorsale du cou près de la carapace.

La palette digitale des membres antérieurs s'est allongée et est légèrement indentée. Les ébauches de doigts sont plus longues, notamment le doigt médial aux deux membres. La carapace est maintenant bien délimitée antérieurement. Le cœur ne fait plus saillie. Les deux bords du plastron ont fusionné dans sa partie antérieure. Une carène crénelée médiane se distingue sur la face dorsale de la queue.

Stade 25 (Figs. 9 et 18, Pl. IV E et Pl. V A, B)

Un cercle continu de papilles sclérales se distingue parfaitement à la limite de l'iris. Les paupières forment un anneau presque régulier autour de l'œil. Les deux tubercules médiaux de la partie supérieure du bec sont devenus pointus. A partir de ce stade, la partie supérieure du bec est plus nettement incisée par une encoche médiale et deux latérales. Cha-

que moitié paraît ainsi constituée de deux parties : une pointe médiale et une lame latérale. L'extrémité distale, pointue de la partie inférieure du bec s'étend vers l'avant mais ne ferme pas complètement l'ouverture buccale. Les narines semblent être fermées. Une pigmentation éparse couvre la totalité de la tête excepté le bec. Elle gagne dorsalement à la base du cou, ce qui délimite mieux ce dernier de la carapace. Elle s'observe aussi sur la surface externe des membres. Ceux-ci ont pris l'allure de palettes nata-toires. Leur partie distale est beaucoup plus indentée à la périphérie. Les ébauches digitales sont allongées et la séparation entre les métatarsiens et les métacarpiens et les phalanges est nette. La longueur des membres antérieurs et postérieurs représente respectivement 80 et 55 % de l'intervalle les séparant. L'ébauche de carapace s'allonge vers l'arrière, formant une pointe qui recouvre la base de la queue. Celle-ci, légèrement redressée, ne s'est pas allongée. Le bouton terminal persiste encore. L'ébauche phallique est partiellement recouverte par la lèvre cloacale.

Stade 26 (Figs. 10 et 18, Pl. V C)

Les papilles sclérales des deux yeux ont fusionné en un anneau continu autour de l'iris. Les yeux sont partiellement recouverts par les paupières. Les

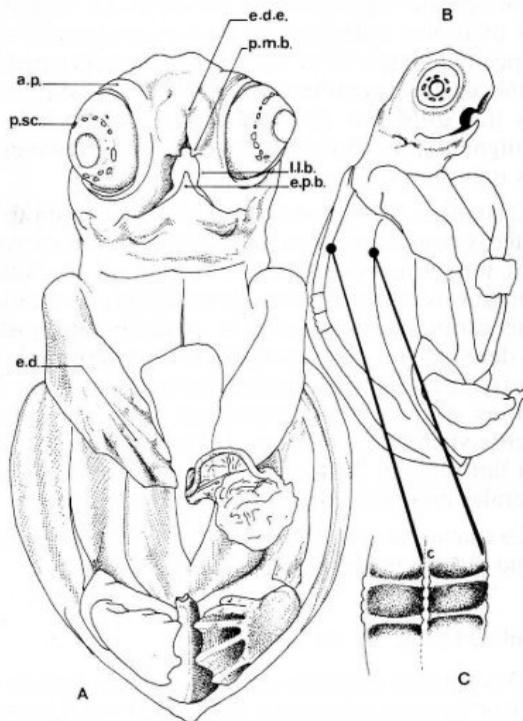


FIG. 9 – Stade 25.

A, vue ventrale ; B, vue latérale droite ; C, détail de la peau au niveau de la carapace.

a.p., anneau des paupières ; c., bourrelets transversaux limitant des aires dont la pigmentation est diffuse correspondant aux anciens territoires somitiques ; e.d., ébauches digitales ; e.d.e., ébauche de la dent d'éclosion ; e.p.b., extrémité pointue de la partie inférieure du bec ; l.l.b., lame latérale de la partie supérieure du bec ; p.m.b., pointe médiale de la partie supérieure du bec ; p.sc., papilles sclérales.

FIG. 9 – Stage 25.

A, ventral view ; B, right lateral view ; C, skin, detail of the carapace.

a.p., eyelid ring ; c., areas of diffuse pigmentation limited by transversal ridges ; these areas correspond to previous somitic territories ; e.d., digital ridges ; e.d.e., caruncle bud ; e.p.b., sharp extremity of the lower part of the beak ; l.l.b., lateral blade of the upper part of the beak ; p.m.b., medial extremity of the upper part of the beak ; p.sc., scleral ossicles.

PLANCHE IV

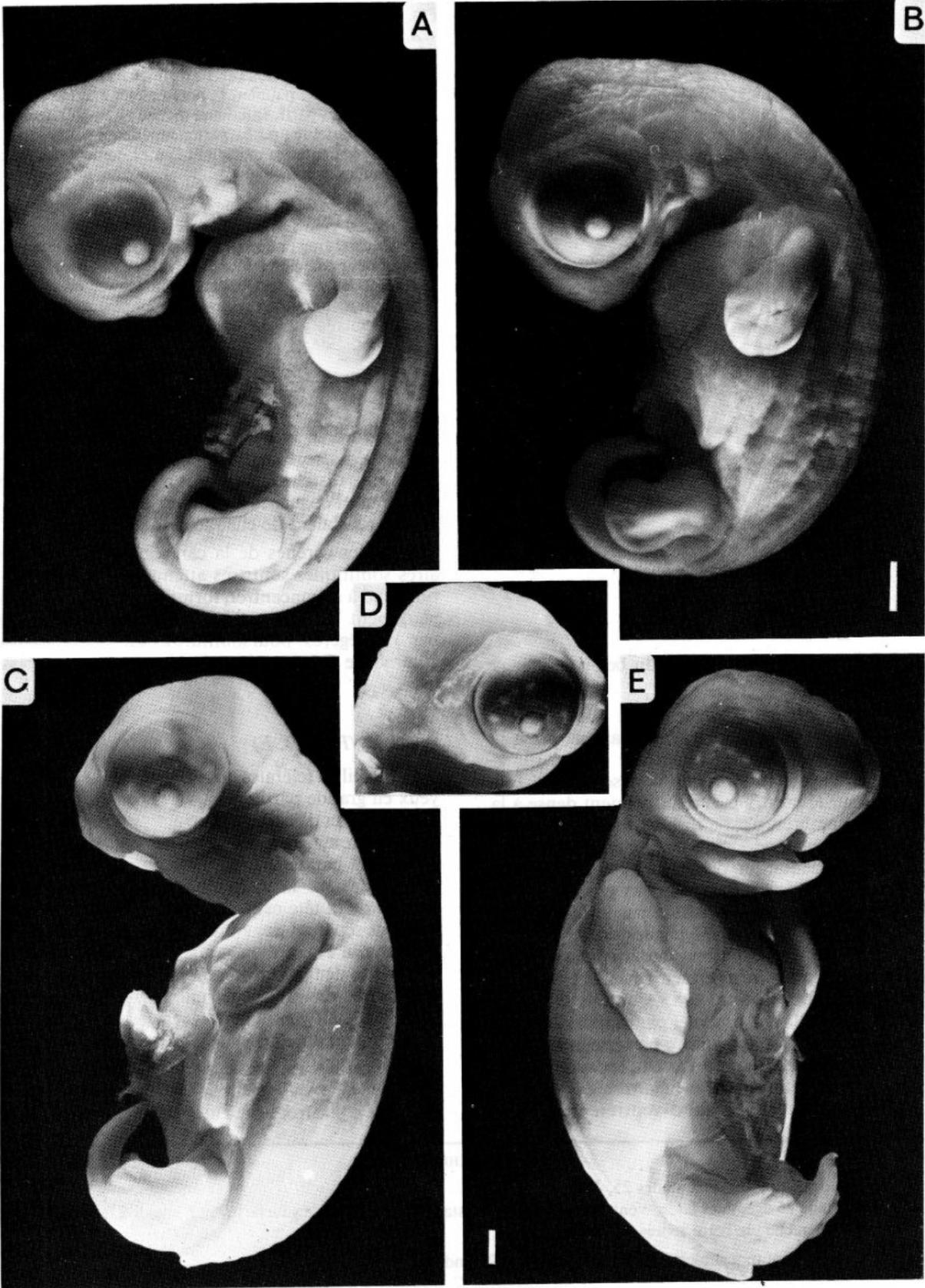
Modification de la morphologie des embryons entre les stades 22 et 25.

A : stade 22, vue latérale gauche ; B : stade 23, vue latérale gauche ; C : stade 24, vue latérale gauche ; D : stade 24 âgé, détail de la tête en vue latérale droite ;

E : stade 25, vue latéro-ventrale ; la barre représente 5 mm.

Plate IV. – Morphological embryonic changes between the stages 22 and 25.

A : stage 22, left lateral view ; B : stage 23, left lateral view ; C : stage 24, left lateral view ; D : late stage 24, head detail, right lateral view ; E : stage 25, latero-ventral view ; bar equals 5 mm to scale.



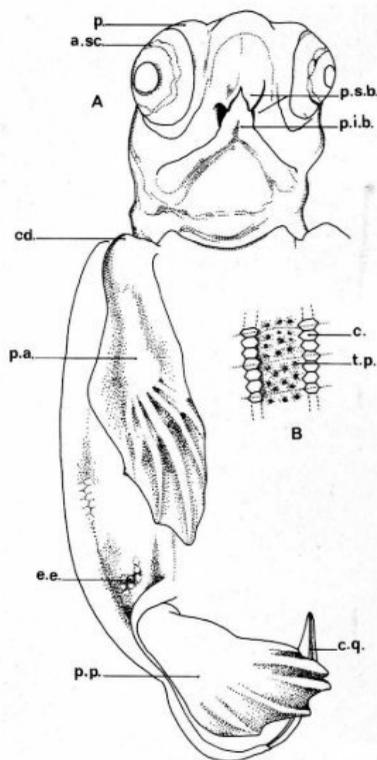


FIG. 10 – Stade 26.

A, vue ventrale ; *B*, détail de la carapace.

a.sc., anneau scléral ; *c.*, carène couverte d'écailles régulières ; *cd.*, coude ; *c.q.*, carène de la queue ; *e.e.*, ébauche des écailles ; *p.*, paupières ; *p.a.*, palette natatoire antérieure ; *p.i.b.*, partie inférieure du bec ; *p.p.*, palette natatoire postérieure ; *p.s.b.*, partie supérieure du bec ; *t.p.*, taches pigmentaires marquant l'emplacement des futures écailles.

FIG. 10 – Stage 26.

A, ventral view ; *B*, detail of the carapace.

a.sc., sceral ring ; *c.*, longitudinal ridge covered by regular scales ; *cd.*, elbow ; *c.q.*, tail ridge ; *e.e.*, scales bud ; *p.*, eyelids ; *p.a.*, foreflipper ; *p.i.b.*, lower part of the beak ; *p.p.*, hindflipper ; *p.s.b.*, upper part of the beak ; *t.p.*, pigmentary concentrations indicating the scales pre-differentiation.

pointes de la partie supérieure du bec sont mieux individualisées.

La partie inférieure du bec s'est allongée vers l'avant si bien que l'ouverture buccale est presque fermée. La pigmentation augmente encore sur la tête et sur la région dorsale, à la base du cou. Elle apparaît sur le bec. Elle est relativement dense à la base des membres, c'est-à-dire au niveau du stylo-pode et du zeugopode, mais encore éparse sur l'autopode. L'indentation des palettes a atteint son maximum. Les doigts forment deux groupes divergents : un plus médial constitué par les doigts I, II et III, un plus latéral formé par les doigts IV et V. Les longueurs des membres antérieurs et postérieurs représentent respectivement 83 et 49 % de l'intervalle compris entre eux. Ajoutons d'ailleurs que cet intervalle a augmenté, par rapport au stade précédent, plus que le membre postérieur et moins que le membre antérieur. A l'avant, le coude est très marqué et la future palette natatoire est orientée antéro-dorsalement, postéro-ventralement. Les

deux membres antérieurs convergent vers la fente ombilicale encore largement ouverte. A l'arrière, les extrémités distales élargies des membres postérieurs encadrent l'ébauche phallique, davantage recouverte, et s'étalent de chaque côté de la queue.

Entre les carènes de la carapace les limites des aires somitiques sont très atténuées. La pigmentation tend à se concentrer, formant des taches à l'emplacement des futures écailles qui sont indiquées par de légères boursoufflures. La pigmentation commence à apparaître sur les marges du plastron.

Stade 27 (Pl. V D, E)

Les papilles sclérales ont disparu de la surface des yeux en grande partie recouverts par les paupières. Des ébauches d'écailles se forment sur ces dernières. De nombreuses rangées de petites écailles sont visibles sur la paupière supérieure et une seule rangée de grandes sur la paupière inférieure. La surface dorsale de la tête est ornée : des bandes pigmentées séparent des zones claires. Le bec n'est pas pigmenté à l'exception d'une petite région au-dessous de la dent d'éclosion à sa partie supérieure et des bords de sa partie inférieure. Des rangées d'écailles sont maintenant formées sur le cou qui est plus pigmenté dorsalement que ventralement.

Des écailles sont aussi bien individualisées dans les intervalles qui séparent les carènes de la carapace et du plastron. Ces intervalles sont pigmentés,

PLANCHE V

Morphologie des embryons aux stades 25, 26 et 27.

A et B : stade 25 âgé, vues latéro-ventrale et latérale ; *C* : stade 26, vue latérale gauche ; *D et E* : stade 27, vues ventrale et latérale gauche ; la barre représente 5 mm.

Plate V. – Embryonic morphology during the stages 25, 26 and 27.

A and B : late stage 25, latero-ventral and lateral views ; *C* : stage 26, left lateral view ; *D and E* : stage 27 ; ventral and left lateral views ; bar equals 5 mm to scale.



excepté l'aire entourant l'ombilic dont l'ouverture est réduite.

Les membres sont recouverts d'écaillés, leur pigmentation est plus intense sur le bord externe des doigts que sur le bord interne. Elle est éparse ou absente entre les doigts. La longueur du membre antérieur dépasse largement la distance intermembres. Le membre postérieur est aussi long que la queue dont le bouton terminal a disparu.

A la base de la queue, laèvre cloacale couvre la plus grande partie de l'ébauche phallique.

Stade 28 (Fig. 11, Pl. VI A, B, C)

Des écaillés sont formées ou ébauchées sur toute la surface du corps.

Sur la face dorsale de la tête, les zones claires situées à l'emplacement des futures écaillés, sont plus nettement séparées par des lignes pigmentées. Le bec s'individualise davantage. Une discrète denticulation apparaît sur le bord latéral de sa partie supérieure. Au centre de deux petites surélévations,

on peut apercevoir à nouveau les orifices nasaux externes.

L'extrémité de la palette natatoire antérieure atteint presque la base du membre postérieur. Ce dernier est plus long que la queue.

La pigmentation existe maintenant sur le plastron autour de l'ombilic.

Stade 29 (Fig. 12, Pl. VI D, E, F)

La pigmentation apparaît autour de l'extrémité rostrale et le long du rebord latéral du bec. Des écaillés sont individualisées sur toute la surface de la tête excepté autour des narines et du bec. Beaucoup de rangées d'écaillés sont formées sur la paupière supérieure, et deux rangées principales et une intermédiaire incomplète existent sur la paupière inférieure. D'autres rangées d'écaillés pigmentées se distinguent sur la partie dorsale du cou. Trois prolongent d'ailleurs les carènes médiales de la carapace et deux sont intermédiaires.

Les narines sont situées sur une seule plaque à la surface de laquelle un sillon marque le début de la formation des écaillés nasales.

L'extrémité de la palette natatoire antérieure atteint la base des membres postérieurs. Les membres sont uniformément pigmentés excepté sur leur bord.

Sur le plastron, une suture médio-ventrale et deux carènes formées d'écaillés non pigmentées indiquent l'emplacement de la fusion des parois ventrales du corps. Le plastron n'est pas bien délimité dans ses parties antérieure et postérieure au niveau des membres.

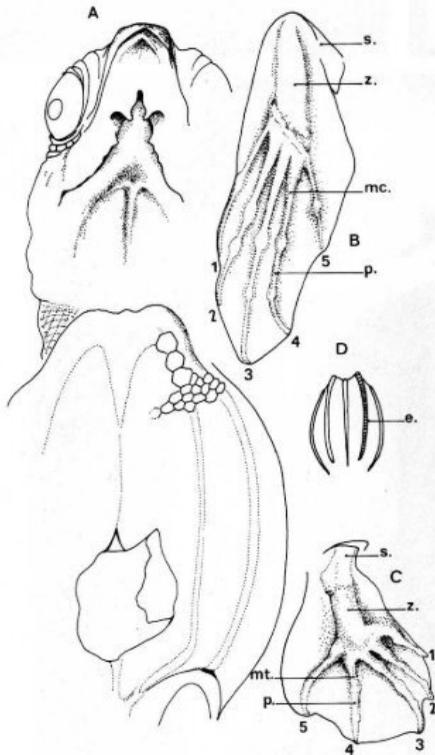


FIG. 11 – Stade 28.

A, vue ventrale ; B et C, face dorsale des membres antérieur gauche et postérieur droit ; D, schématisation de la dossière.

e., 32 écaillés visibles sur la carène médio-latérale ; mc., métacarpiens ; mt., métatarsiens ; p., phalanges ; s., stylogopode ; z., zeugopode ; 1 à 5, rayons des doigts.

FIG. 11 – Stage 28.

A, ventral view ; B and C, dorsal views of the left forelimb and the right hindlimb ; D, carapace.

e., 32 scales on the medio-lateral ridge ; mc., metacarpals ; mt., metatarsals ; p., phalanges ; s., stylopod ; z., zeugopod ; 1 to 5, finger anlage.

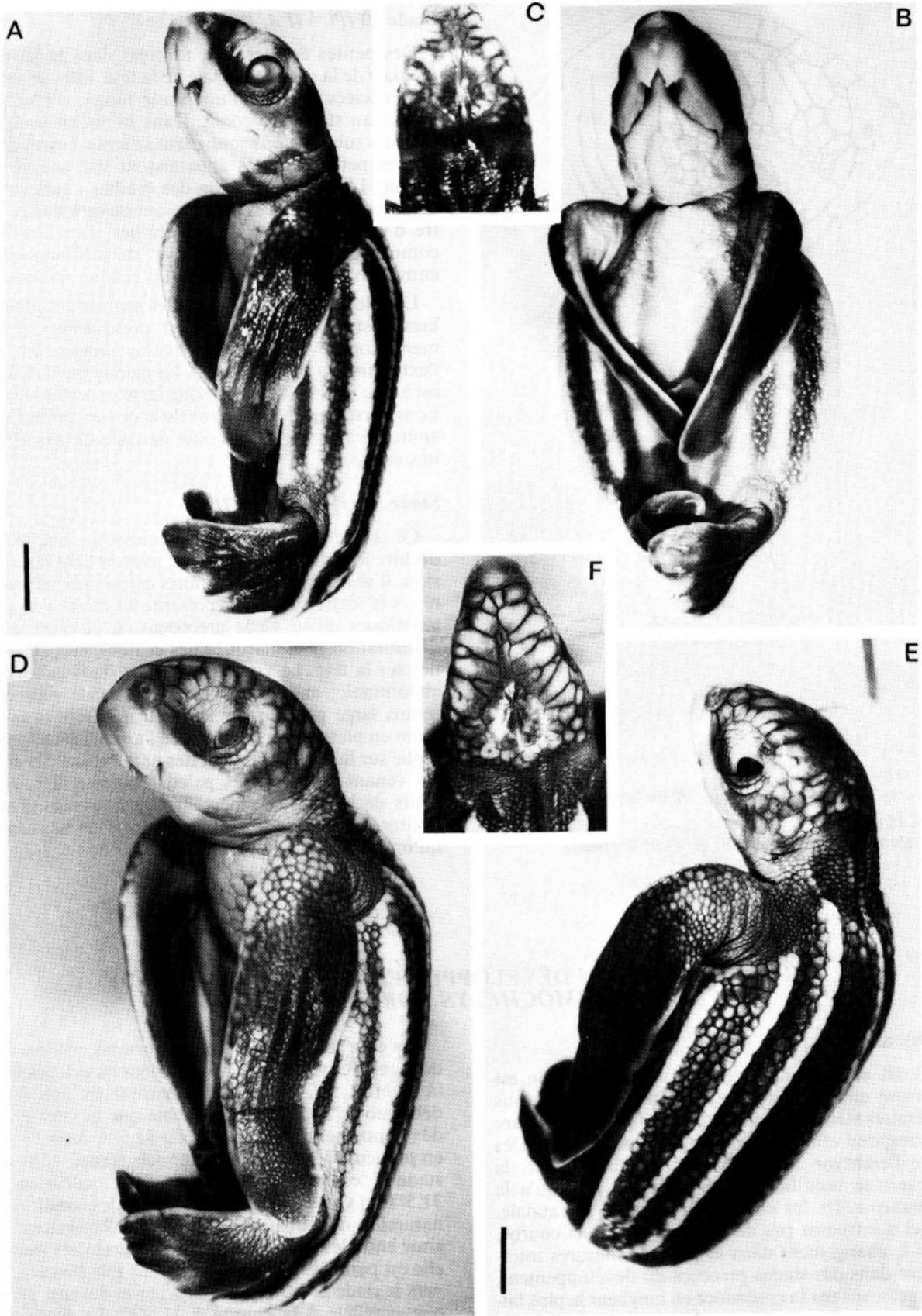
PLANCHE VI

Morphologie des embryons aux stades 28 et 29.

A et B : stade 28, vues latérale gauche et ventrale ; C : stade 28, détail de la face dorsale de la tête ; D et E : stade 29, vues latérale gauche et latéro-dorsale ; F : stade 29, détail de la face dorsale de la tête ; la barre représente 5 mm.

Plate VI. – Morphology of the embryos, stages 28 and 29.

A and B : stage 28, left lateral and ventral views ; C : stage 28, dorsal detail of the head ; D and E, stage 29, left lateral and latero-dorsal views ; F : stage 29, dorsal detail of the head ; bar equals 5 mm to scale.



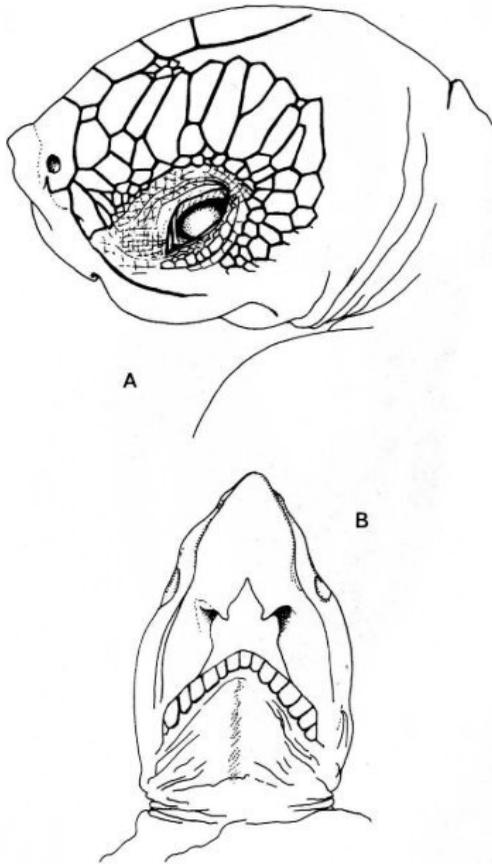


FIG. 12 – Stade 29.
Faces latérale (A) et ventrale (B) de la tête.
FIG. 12 – Stage 29.
Lateral (A) and ventral (B) views of the head.

Stade 30 (Pl. VII A, B)

Des petites écailles sont formées dans la partie médiale de la surface dorsale de la tête. Elles se sont différenciées à partir d'une seule rangée d'écailles visible au stade précédent. Dans la région occipitale, des subdivisions soulignant l'emplacement des futures petites écailles apparaissent sur une large plaque. L'individualisation des écailles nasales est presque terminée. Les narines sont ouvertes au centre d'une dépression de ces écailles. Des écailles commencent à s'individualiser dans l'intervalle entre le bord latéral du bec et les écailles nasales.

La palette antérieure atteint les genoux des membres postérieurs. Son bord est presque régulièrement courbe excepté une petite indentation à l'extrémité du premier doigt. La palette postérieure est à peu près aussi longue que large et ses indentations persistent. La longueur de la queue représente approximativement la moitié de celle du membre postérieur.

Stade 31 (Fig. 22, Pl. VII C)

Ce stade correspond à l'éclosion. L'animal déchire les enveloppes de l'œuf avec la dent d'éclosion. Il se libère des membranes extra-embryonnaires. A la sortie de l'œuf, il présente les mêmes caractéristiques qu'au stade précédent, si ce n'est une délimitation plus marquée des écailles, en particulier sur la tête. Le vitellus a pénétré dans la cavité abdominale, mais une région ombilicale plus ou moins large persiste sur le plastron. Celui-ci présente un pli transversal. En effet, l'animal est encore replié sur lui-même, les palettes natatoires antérieures venant recouvrir les palettes postérieures. Au cours de la phase d'émergence, le nouveau-né va s'étirer et l'ombilic se réduire au point de ne laisser qu'une cicatrice à la surface du plastron.

PARTICULARITÉS DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE *DERMOCHELYS CORIACEA*

CROISSANCE

Tout au long du développement, l'embryon est mesuré entre ses deux extrémités. Dans les tous premiers stades, son corps est rectiligne et la mesure correspond effectivement à sa longueur totale. Dès que l'embryon se couche sur sa face latérale, la mesure se modifie et ne correspond plus qu'à la distance entre les courbures cervicale et caudale. Ceci n'introduit pas de déformation de la courbe, car le changement dans la prise de mesures intervient dans des stades précoces du développement, caractérisés par la croissance en longueur la plus faible.

Les courbes de croissance construites correspondent respectivement à des incubations artificielles (à 27 et 31,5° C) et naturelles entre la fin mai et le début août (Fig. 13). On constate que la vitesse de développement est plus élevée à 31,5° C qu'à 27° C, en particulier au cours des premiers stades. Ainsi le stade 22 est atteint vers 21 jours d'incubation à 31,5° C et vers 32 jours à 27° C. Dans les conditions naturelles d'incubation, la courbe de croissance se situe entre les deux autres. Pour les premiers stades elle est parallèle à la courbe à 27° C. Elle s'en écarte vers le stade 25 pour se rapprocher et devenir presque parallèle à la courbe à 31,5° C. La première

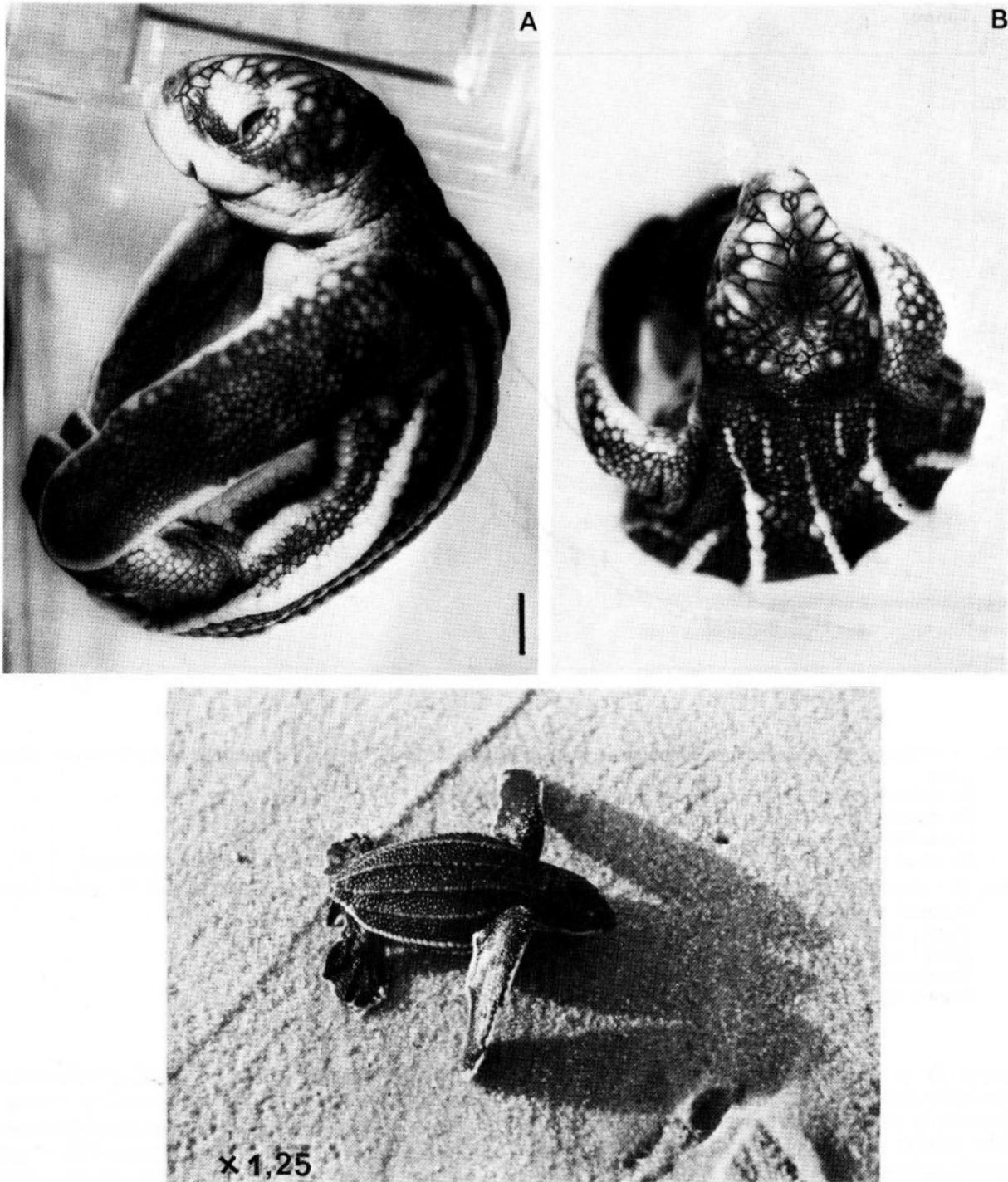


PLANCHE VII

Morphologie de *Dermochelys coriacea* au stade pré-natal et à l'émergence.

A : stade 30, latérale gauche ; *B* : même stade, en vue dorsale pour voir l'écaillure de la tête ; *C* : juvénile immédiatement après l'émergence sur la plage ; la barre représente 5 mm.

Plate VII. – Prenatal stage of *Dermochelys coriacea* and after emergence.

A : stage 30, left lateral view ; *B* : same stage, dorsal view to see the scales of the head ; *C* : juvenile immediately after emergence on the beach ; bar equals 5 mm to scale.

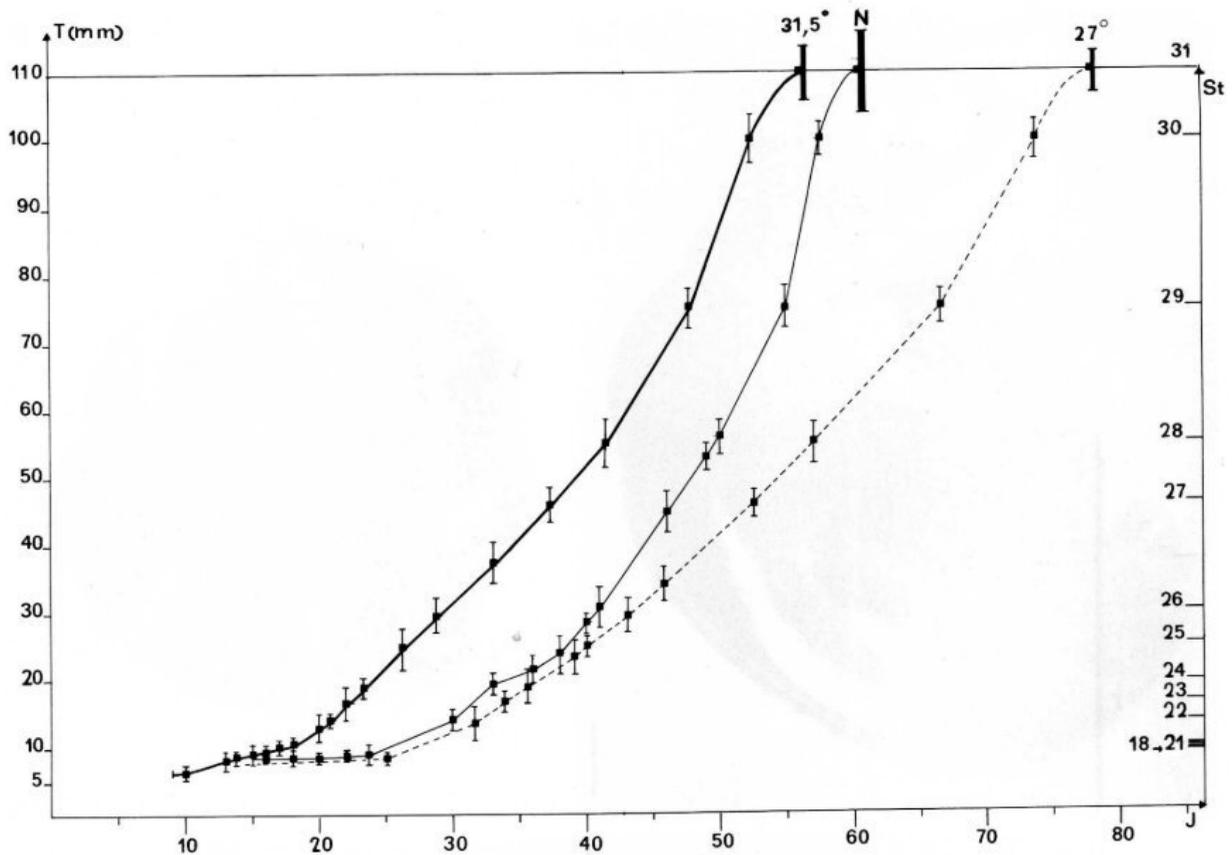


FIG. 13 – Courbes de croissance des embryons en incubation artificielle (27° et 31,5°) et naturelle (entre fin mai et début août).

En ordonnée : la taille (T) mesurée en mm sur 3 à 10 embryons.

En abscisse : le temps, mesuré en jours (J).

Les stades de développement sont indiqués verticalement, à droite du graphique.

En tiretés : croissance à 27°, en trait continu mince : croissance naturelle (N), en trait continu épais : croissance à 31,5°.

FIG. 13 – Growth of *D. coriacea* embryos incubated at two different constant temperatures (27° and 31,5°) and on beach in French Guyana (between the end of may and the beginning of august).

Y-axis : length (T) in mm, for 3 to 10 embryos.

X-axis : time in days (J).

Developmental stages indicated vertically on the right part of the graph.

Growth at 27° (dash-lines) at 31,5° (thin line) and in natural conditions (N).

partie de la courbe de croissance en incubation naturelle correspond à la saison des pluies, pendant laquelle la température moyenne du sable devait être voisine de 27-28° C. La seconde partie de la courbe correspond à la saison sèche, c'est-à-dire à une température moyenne d'incubation supérieure à 30° C (RIMBLOT-BALY *et al.*, 1986-1987). Notons que dans un nid naturel, en raison de sa structure (FRETEY, 1980) et des réactions métaboliques à l'intérieur des œufs qui produisent une élévation locale non négligeable de température (BUSTARD et GREENHAM, 1968), les embryons ne se développent pas tous au même rythme. Les uns ont déjà atteint un stade de développement alors que d'autres sont à la fin du stade précédent. Ainsi, si l'on considère

un lot d'embryons, un stade défini d'après des critères morphologiques peut s'étendre sur 2 ou 3 jours.

Chez les Chéloniens, les températures d'incubation élevées accélèrent le développement (BUSTARD et GREENHAM, 1968 ; YNTEMA, 1968 ; PIEAU, 1983). Chez la Tortue Luth, la durée totale du développement embryonnaire diminue régulièrement de 26,5 à 30,5° C, mais est pratiquement la même entre 30,5° C et 32° C (Fig. 14).

DÉVELOPPEMENT DE LA RÉGION BRANCHIALE (Figs. 15 à 18)

L'arc mandibulaire se forme très précocement. Il apparaît en effet dès le stade 12 sous la forme de

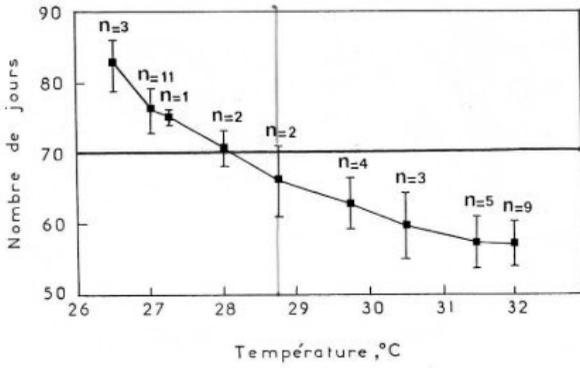


FIG. 14 – Durée du développement embryonnaire en fonction de la température.

n. indique le nombre de pontes à partir desquelles ont été effectués des prélèvements de nouveau-nés.

FIG. 14 – Time temperature relationships of embryonic development.

n. indicates the number of clutches where the hatchlings were taken.

deux bombements, en arrière des vésicules optiques, à peine différenciées. Deux nouveaux renflements, situés en avant du cœur, se manifestent au stade suivant. Ils correspondent à l'arc hyoïdien. Au stade 14, de chaque côté du corps, un premier sillon se creuse entre ces deux ébauches. Il se transforme en une fente viscérale au stade 15, tandis que deux nouveaux sillons se distinguent maintenant plus en arrière. L'un sépare l'arc hyoïdien du premier arc branchial, l'autre limite postérieurement ce dernier arc. Trois arcs viscéraux sont déjà présents et peut-être même l'ébauche d'un quatrième. Au stade 16, en tout cas, ces quatre arcs sont parfaitement délimités et trois fentes branchiales existent entre eux. Puis, au stade 17, les ébauches mandibulaires vont s'affronter sur la ligne médio-ventrale, et

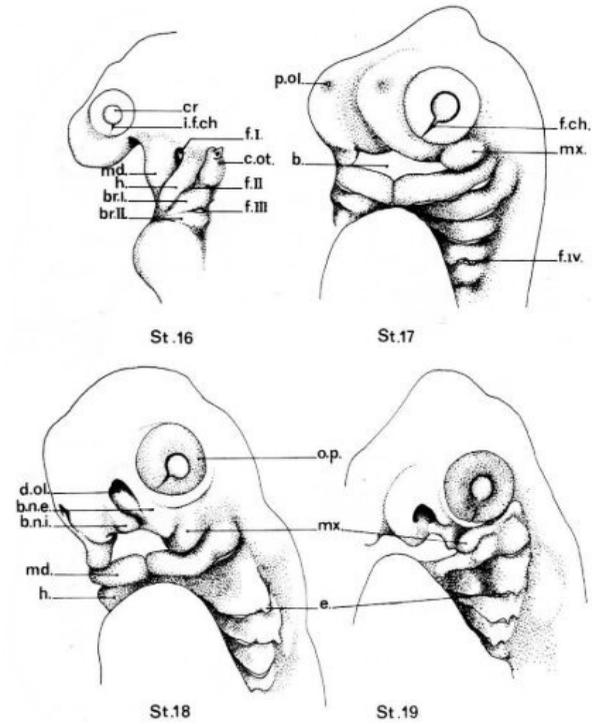
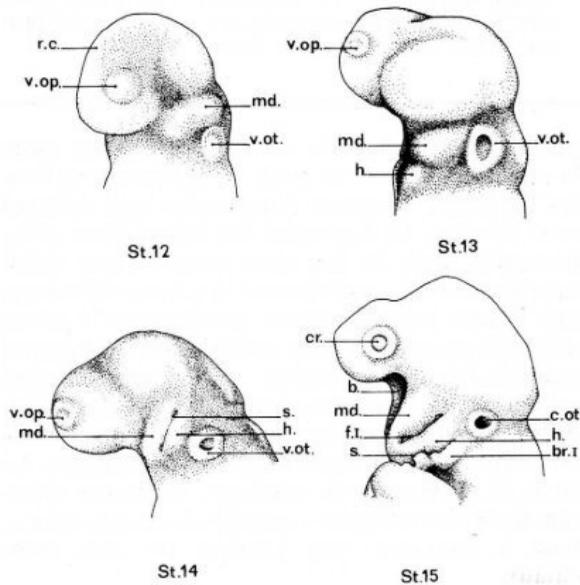


FIG. 16 – Modifications de la région branchiale – Stades 16 à 19.

b., bouche; *b.n.e.*, bourgeon nasal externe; *b.n.i.*, bourgeon nasal interne; *br. I et II*, arcs branchiaux I et II; *c.ot.*, cupule otique; *cr.*, cristallin; *d.ol.*, dépression olfactive; *e.*, expansions épithéliales; *f.I, II, III, et IV*, fentes viscérales I, II, III et IV; *f.ch.*, fissure choroïdienne; *h.*, arc hyoïdien; *i.f.ch.*, indication de la fissure choroïdienne; *md.*, arc mandibulaire; *mx.*, maxillaire; *o.p.*, œil pigmenté; *p.ol.*, placode olfactive.

FIG. 16 – Modifications of the branchial region – Stages 16 to 19.

b., mouth; *b.n.e.*, outer nasal bud; *b.n.i.*, inner nasal bud; *br. I and II*, first and second branchial arches; *c.ot.*, otic cup; *cr.*, lens; *d.ol.*, olfactory depression; *e.*, epithelial digitations; *f. I, II, III and IV*, visceral clefts I, II, III and IV; *f.ch.*, choroid fissure; *h.*, hyoid arch; *i.f.ch.*, indication of the choroid fissure; *md.*, mandibular arch; *mx.*, maxillary bud; *o.p.*, pigmented eye; *p.ol.*, olfactory placod.

FIG. 15 – Développement de la région branchiale. Stades 12 à 15.

b., ouverture buccale; *br.I*, arc branchial I; *c.ot.*, cupule optique; *cr.*, cristallin; *f.l.*, première fente viscérale; *h.*, arc hyoïdien; *md.*, arc mandibulaire; *r.c.*, renflement céphalique; *s.*, sillon; *v.op.*, vésicule optique; *v.ot.*, vésicule optique.

FIG. 15 – Development of the branchial region, stages 12 to 15.

b., buccal opening; *br.I*, first branchial arch; *c.ot.*, otic cup; *cr.*, lens; *f.l.*, first visceral cleft; *h.*, hyoid arch; *md.*, mandibular arch; *r.c.*, cephalic process; *s.*, groove; *v.op.*, optic vesicle; *v.ot.*, otic vesicle.

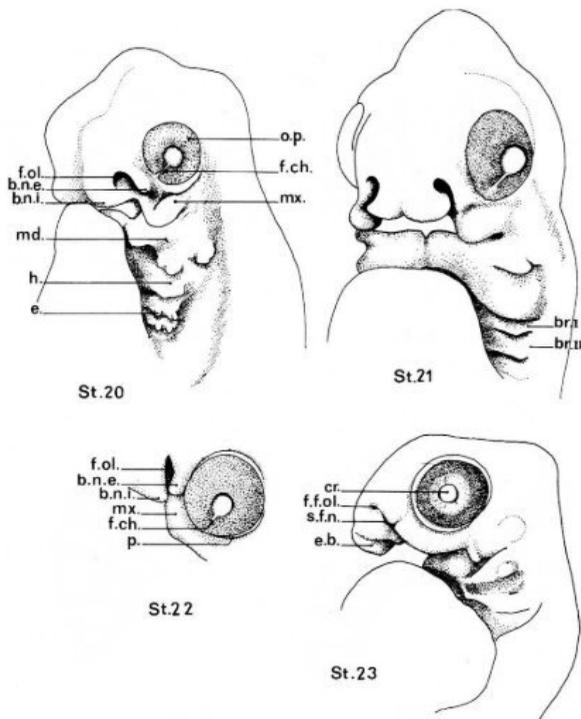


FIG. 17 - Modifications de la région branchiale - Stades 20 à 23.

b.n.e., bourgeon nasal externe; *b.n.i.*, bourgeon nasal interne; *br. I, II*, arcs branchiaux I et II; *cr.*, cristallin; *e.*, expansions épithéliales; *e.b.*, ébauche de bec; *f.ch.*, fissure choroidienne; *ff.ol.*, fermeture de la fosse olfactive; *f.ol.*, fosse olfactive; *h.*, arc hyoïdien; *md.*, arc mandibulaire; *mx.*, maxillaire; *o.p.*, œil pigmenté; *p.*, paupières; *s.f.m.*, sillon fronto-nasal.

FIG. 17 - Modifications of the branchial region - Stages 20 to 23.

b.n.e., outer nasal bud; *b.n.i.*, inner nasal bud; *br. I, II*, first and second branchial arches; *cr.*, lens; *e.*, epithelial digitations; *e.b.*, beak bud; *f.ch.*, choroid fissure; *ff.ol.*, olfactory groove closed; *f.ol.*, olfactory groove; *h.*, hyoid arch; *md.*, mandibular arch; *mx.*, maxillar; *op.*, pigmented eye; *p.*, eyelids; *s.f.m.*, fronto-nasal groove.

une fente hyo-mandibulaire largement ouverte précède trois autres fentes dont la taille décroît d'avant en arrière. Une vaste dépression ventrale souligne la fusion des parties ventrales des arcs. Au stade 18, les ébauches droite et gauche de l'arc mandibulaire commencent à fusionner sur la ligne médio-ventrale et leur limite avec l'arc hyoïdien s'estompe. La fente hyo-mandibulaire commence à se fermer. Les trois suivantes sont encore visibles mais des bourgeons épithéliaux sur le bord postérieur de chaque arc les recouvrent. RAYNAUD *et al.* (1980, 1981, 1983) estiment que ces formations d'existence temporaire ne sont pas homologues d'ébauches branchiales externes, comme le pensait DERANIYAGALA (1932), mais sont des lames épithéliales dérivant de la membrane ecto-endodermique d'occlusion des

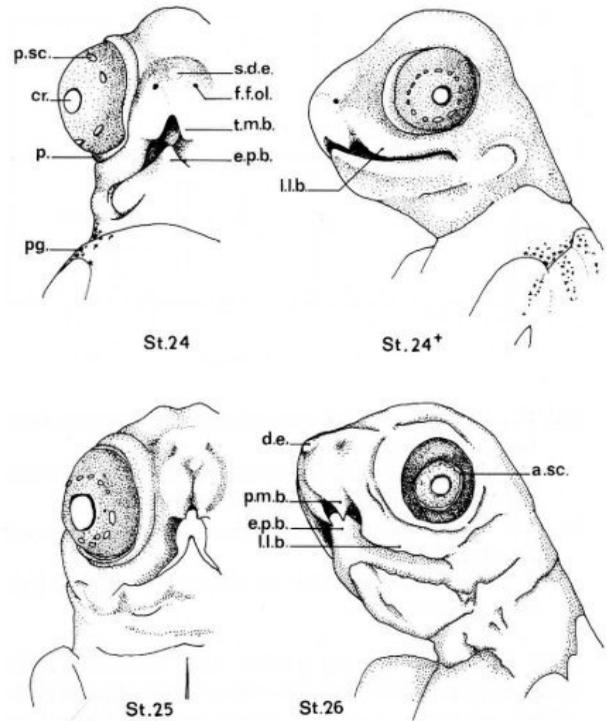


FIG. 18 - Région de la tête et du cou - Stades 24 à 26.

a.sc., anneau scéral; *cr.*, cristallin; *d.e.*, dent d'éclosion; *e.p.b.*, extrémité pointue de la partie inférieure du bec; *ff.ol.*, fermeture des fosses olfactives; *l.l.b.*, lame latérale de la partie supérieure du bec; *p.*, paupières; *pg.*, pigmentation; *p.m.b.*, pointe médiale de la partie supérieure du bec; *p.sc.*, papilles sclérales; *s.d.e.*, site de la dent d'éclosion; *t.m.b.*, tubercule médial de la partie supérieure du bec.

FIG. 18 - Head and neck - Stages 24 to 26.

a.sc., scleral ring; *cr.*, lens; *d.e.*, caruncle; *e.p.b.*, sharp extremity of the lower part of the beak; *ff.ol.*, closing of the olfactory grooves; *l.l.b.*, lateral blade of the upper part of the beak; *p.*, eyelids; *pg.*, pigmentation; *p.m.b.*, medial extremity of the upper part of the beak; *p.sc.*, scleral ossicles; *s.d.e.*, caruncle area; *t.m.b.*, medial process of the upper part of the beak.

poches branchiales. Ces formations gagnent toute la région branchiale au stade 19 et recouvrent toutes les fentes, donnant l'impression que celles-ci sont fermées. La fermeture des fentes n'est effective qu'au stade 20. Les deux premiers arcs viscéraux fusionnent ventralement, mais un sillon marque encore leurs frontières primitives. Ce sillon disparaît au stade suivant où les ébauches des arcs mandibulaire et hyoïdien ne constituent plus qu'une unité. Une très petite dépression latéro-dorsale souligne encore la double origine. Deux sillons réduits délimitent deux arcs branchiaux. Au stade 22, l'ébauche de mâchoire inférieure résultant de la fusion des arcs mandibulaire et hyoïdien, tend à recouvrir vers l'arrière les arcs branchiaux.

A partir du stade 23, la région du cou se forme et la limite des arcs n'est plus visible à la surface de l'embryon. La mâchoire inférieure s'allonge, et son bord constituera la partie inférieure du bec (cf. description des stades).

DÉVELOPPEMENT DES MEMBRES (Pl. VIII et IX)

Les ébauches de membres correspondent à des proliférations cellulaires produites par deux séries de paires de somites dans deux régions privilégiées du corps (RAYNAUD, 1985). Celles des membres antérieurs apparaissent précocement, au stade 15 du développement embryonnaire. 19 à 21 paires de somites seulement sont individualisés. Des renflements segmentaires sont alors visibles sur les parois latérales, soulignés par une dilatation de la cavité amniotique adjacente. Ces renflements fusionnent en un soulèvement continu qui s'étend, de chaque côté du corps, entre le somite 6 et les somites 13, 14. Au stade 16, la partie proximale de l'ébauche de membre ainsi formée, couvre 4 somites, tandis que la partie distale tend à faire saillie et à s'écarter du corps. Cette dernière prend la forme d'un bourgeon qui devient plus proéminent encore au stade 17. Ce bourgeon se situe alors au niveau des somites 11, 12, 13 et d'une partie du somite 14. Il correspond au territoire potentiel du membre proprement dit, c'est-à-dire l'ensemble stylopode, zeugopode et autopode. La partie qui reçoit des prolongements des somites antérieurs, de 6 à 10, représente le territoire potentiel de la ceinture scapulaire. Au stade 18, le bourgeon distal, à peu près aussi épais que long, se sépare des parois latérales du corps et la crête apicale apparaît. Il s'allonge au stade suivant avec l'extension de cette crête et amorce une courbure vers la face ventrale du corps. Son extrémité libre s'élargit et prend la forme d'une palette. Ces mêmes caractéristiques s'affirment encore au stade 20 où la crête s'étend sur tout le bord de la palette. Au stade 21, le coude est indiqué et le membre montre trois parties très nettes : un stylopode perpendiculaire au zeugopode et autopode, dans le prolongement l'un de l'autre. Au stade 23 les rayons des doigts sont marqués. Ils sont mieux individualisés encore au stade suivant et indentent la périphérie de la palette. Ils s'allongent considérablement au stade 25 et les métacarpiens peuvent alors être distingués des phalanges. La pigmentation débute à ce stade et gagne assez rapidement le stylopode et le zeugopode, puis presque toute la surface de la palette au stade 27, à l'exception des rayons des doigts. Au stade 26, les doigts forment trois paquets divergents, 1 et 2, 3 et 4, 5. Ils s'allongent encore beaucoup dans les stades terminaux du développement.

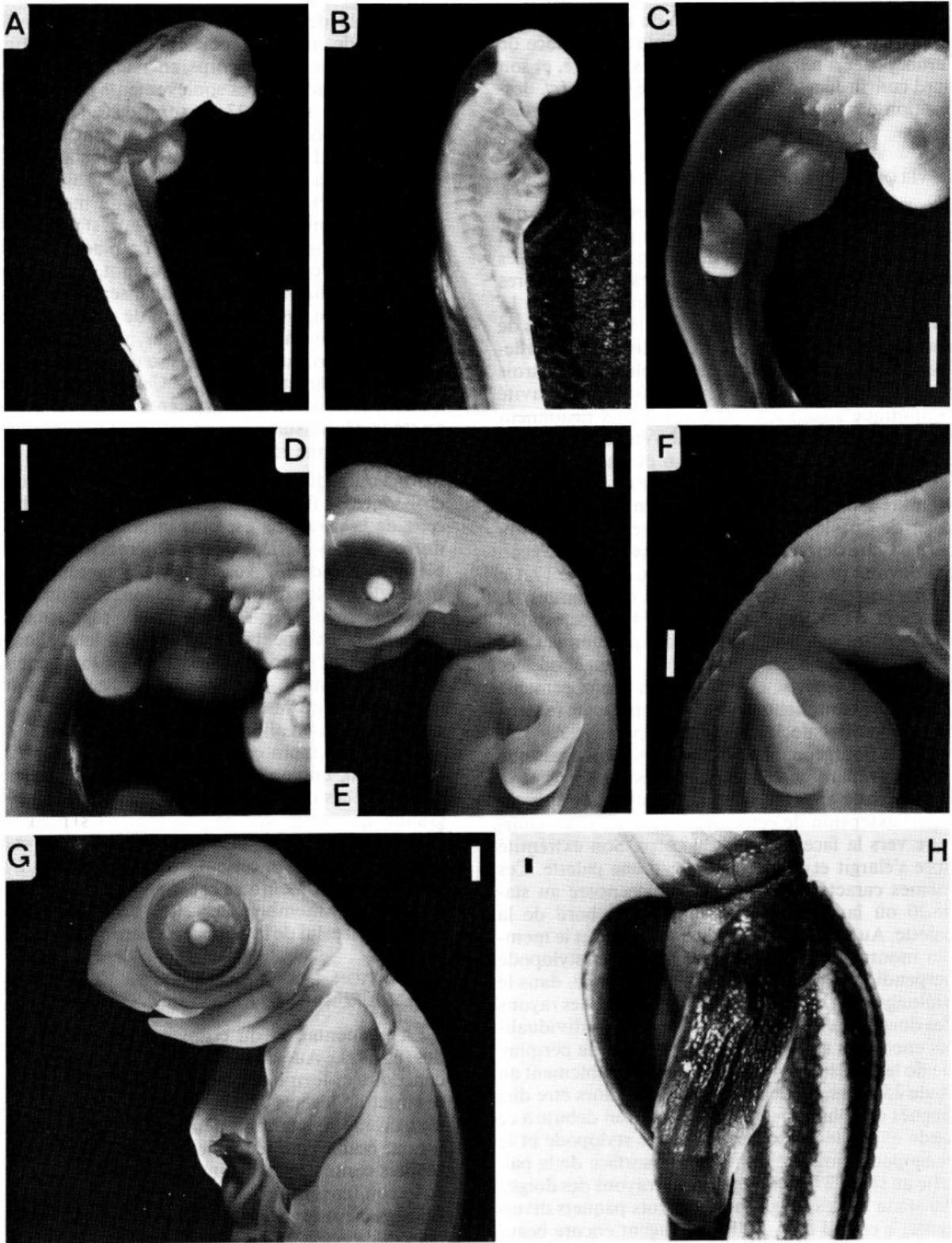
Les membres postérieurs font leur apparition au stade 16 du développement embryonnaire, c'est-à-dire après les membres antérieurs. Une dilatation

comparable de la cavité amniotique marque les ébauches de membres postérieurs renflées s'étendant de chaque côté du corps, en avant du bourgeon caudal. Au stade 17, ces soulèvements ellipsoïdaux s'étendent du somite 23 au somite 26. Ils gagnent un somite vers l'avant au stade suivant. La crête apicale s'étend au fur et à mesure qu'ils s'allongent. Au stade 21, la palette formée n'est pas aussi élargie qu'à l'avant et les futurs segments du membre ne peuvent encore être distingués. Au stade 23, les rayons des doigts apparaissent. La plaque digitale est indentée au stade 24 et, au suivant, les métatarsiens et les phalanges s'individualisent. Les membres, élargis en éventail, s'étalent de chaque côté de la queue. Comme à l'avant, la pigmentation se manifeste proximale puis se propage très rapidement en direction distale. Ces membres, tout d'abord plus courts que la queue, vont la dépasser au stade 28. Au stade 30, la palette est presque aussi longue que large et ses indentations persistent.

Au cours du développement embryonnaire, la croissance du membre antérieur, très comparable à celle de la carapace, est plus importante que celle du membre postérieur. Cette différence est décelable dès le stade 23. Au stade 31, le membre antérieur atteint plus du double de la longueur du membre postérieur (Fig. 19). Les trois segments des membres participent-ils également à leur allongement global ? L'accroissement de la longueur du pied et de la main permet, en données logarithmiques, de construire deux droites parallèles (Fig. 20) qui supposent un allongement proportionnel de ces segments. La main est cependant, dès son individualisation, un peu plus grande que le pied. Il faut noter que ces droites ont une pente beaucoup plus grande que celle de l'allongement des membres entiers. La croissance plus faible du stylopode et du zeugopode explique cette différence (Fig. 21). L'allongement des membres est supérieur à celui de la distance intermembres, laquelle a un accroissement identique à celui de la carapace à partir du stade 23.

FORMATION DES ÉCAILLES ET DE LA CARAPACE (Fig. 10, Pl. V C, D, E)

La pigmentation du corps précède l'apparition des écailles. Au stade 26, cette pigmentation se concentre et forme des taches sombres occupant le sommet de légères boursoufflures. Ces renflements plus ou moins marqués délimitent le territoire des futures écailles qui se forment au stade suivant. Les écailles commencent à apparaître sur les paupières et le cou, constituant des rangées assez régulières. Elles gagnent les membres, les carènes de la carapace et du plastron puis les intervalles qui les séparent. La différenciation de l'écaillage est très rapide, la plus grande partie des écailles se mettant en place au cours du stade 27. Cependant, ce n'est que peu de temps avant l'éclosion qu'elles sont parfaitement délimitées sur la surface dorsale de la tête (Fig. 12).



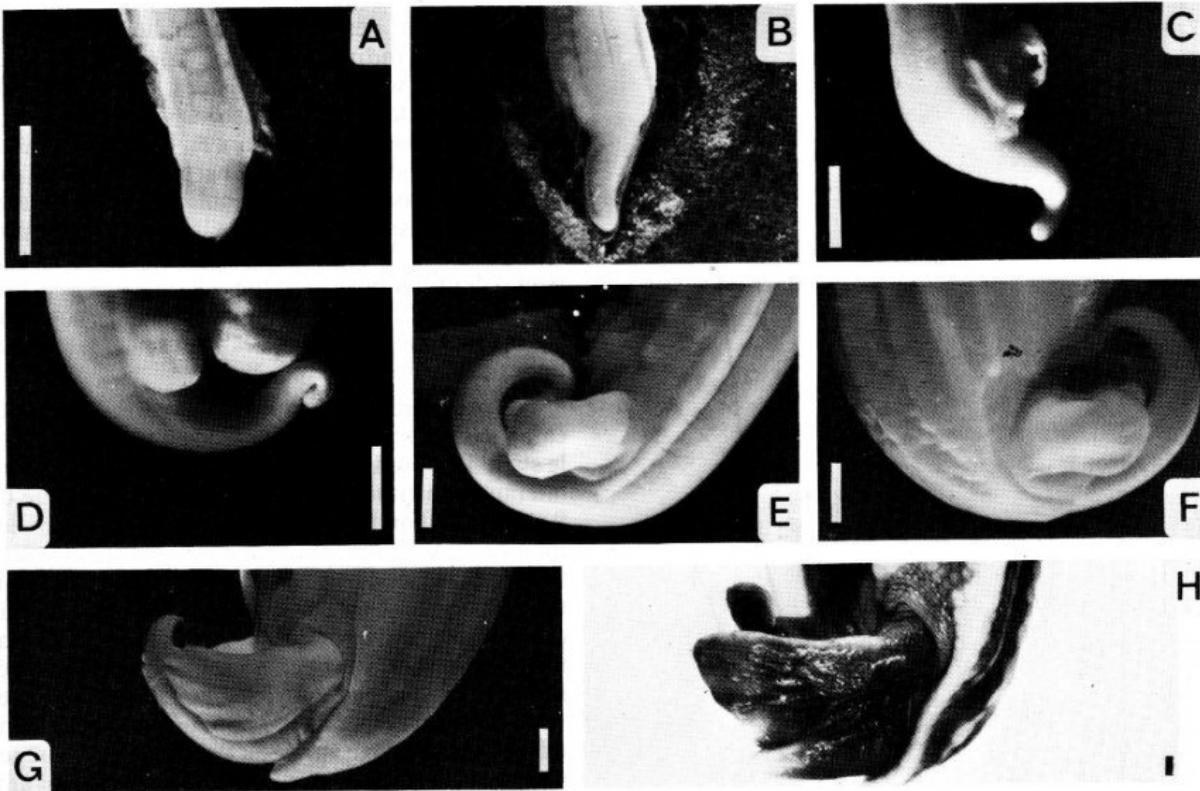


PLANCHE IX

Développement du membre postérieur.

A : stade 16 jeune, vue latérale droite ; *B* : stade 17, vue dorsale ; *C* : stade 19 jeune, membre droit ; *D* : stade 20, idem ; *E* : stade 21, membre gauche ; *F* : stade 23, membre droit ; *G* : stade 24 âgé, membre gauche ; *H* : stade 26, idem.

Plate IX. – Development of the hindlimb.

A : young stage 16, right lateral view ; *B* : stage 17, dorsal view ; *C* : young stage 19, right limb ; *D* : stage 20, idem ; *E* : stage 21, left limb ; *F* : stage 23, right limb ; *G* : late stage 24, left limb ; *H* : stage 26, idem.

PLANCHE VIII

Développement du membre antérieur.

A : stade 16 jeune, vue latérale droite ; *B* : stade 17 idem ; *C* : stade 19 jeune, membre droit ; *D* : stade 20, idem ; *E* : stade 21, membre gauche ; *F* : stade 23, membre droit ; *G* : stade 24 âgé, membre gauche ; *H* : stade 26, idem ; la barre représente 1 mm.

Plate VIII. – Development of the Forelimb.

A : young stage 16, right lateral view ; *B* : stage 17, idem ; *C* : young stage 19, right limb ; *D* : stage 20, idem ; *E* : stage 21, left limb ; *F* : stage 23, right limb ; *G* : late stage 24, left limb ; *H* : stage 26, idem ; bar equals 1 mm to scale.

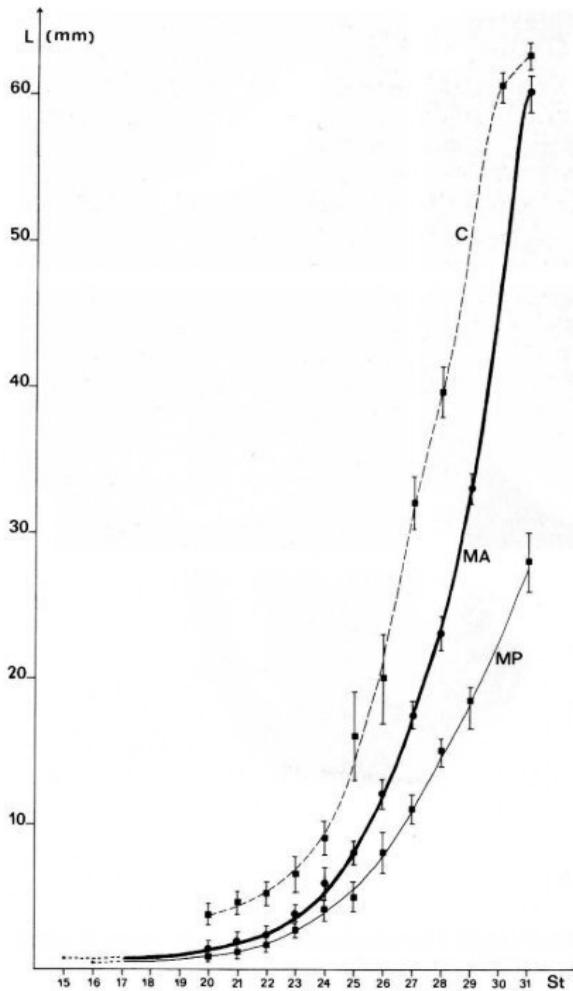


FIG. 19 – Croissance relative des membres et de la carapace.

Ordonnée : longueur absolue (L) en mm.

Abscisse : stades successifs de développement (St).

C, carapace ; MA, membre antérieur ; MP, membre postérieur.

FIG. 19 – Growth of the limbs and the carapace.

Y-axis : length (L) in mm.

X-axis : sequence of developmental stages (St).

C, carapace ; MA, forelimb ; MP, hindlimb.

FIG. 20 – Croissance relative de diverses structures du corps.

Ordonnée : logarithme des longueurs ($\log L$).

Abscisse : stades successifs de développement (St).

1 et 2, pied et main ; 3 et 4, membres postérieur et antérieur entiers ; 5, carapace ; 6, distance intermembres.

FIG. 20 – Relative growth of some body structures.

Y-axis : logarithm of length ($\log L$).

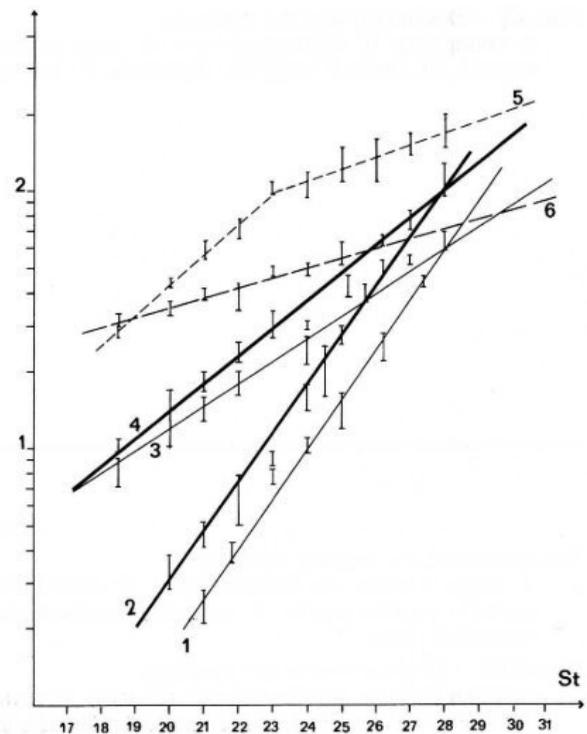
X-axis : sequence of developmental stages (St).

1 and 2, foot and hand ; 3 and 4, complete hindlimb and complete forelimb ; 5, carapace ; 6, trunk length between the limbs.

L'organisation des écailles céphaliques est très variable d'un individu à l'autre (Fig. 22). En effet, si les nasales sont reconnaissables, la frontonasale et les préfrontales classiques des Chéloniens peuvent être redivisées ou fusionnées. Il en va de même des pré- et postoculaires. Les supraoculaires ne constituent pas une rangée régulière. Les pariétales sont multiples. Une seule écaille paraît constante non pas dans sa forme mais dans sa situation. On peut l'identifier plus ou moins à l'interpariétale. Elle persiste chez l'adulte sous la forme d'une tache claire alors que les limites des autres plaques céphaliques tendent à s'effacer.

Les premières indications de la formation de la carapace sont très précoces. Elles apparaissent dès le stade 18, sous la forme de deux bourrelets ventrolatéraux constitués par la partie ventrale élargie de 9 paires de somites (14 à 22), compris entre les membres. Au stade 20, les territoires de la carapace se précisent : les parties dorsale et latérale des somites participeront à l'édification du bouclier, tandis que les portions ventrales participeront à la formation du plastron. Les deux bourrelets initiaux représentent, en quelque sorte, les zones charnières et vont faire davantage saillie pour constituer de véritables carènes longitudinales. Puis les autres carènes se soulèvent et délimitent la carapace vers l'avant, au stade 23. Sur celle-ci, les territoires somitiques d'origine restent visibles jusqu'à la concentration

$\log L$



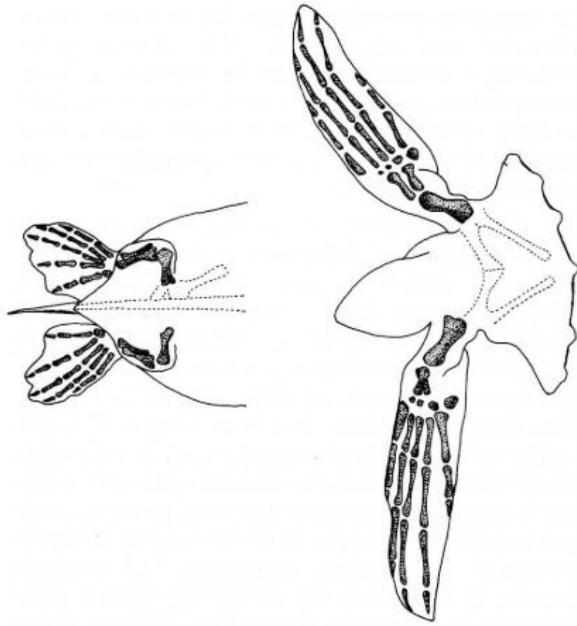


FIG. 21 – Radiographie de *D. coriacea* montrant nettement l'organisation des membres antérieurs et postérieurs.

FIG. 21 – Radiograph of the fore and hind limbs.

de la pigmentation, au stade 26, précédant la différenciation des écailles. Notons encore qu'une trentaine de celles-ci constituent une rangée régulière sur chaque carène. La partie postérieure de la carapace se ferme en éperon au stade 25. Mais, la fermeture de l'ombilic, terminant l'édification du plastron, coïncide généralement avec l'émergence.

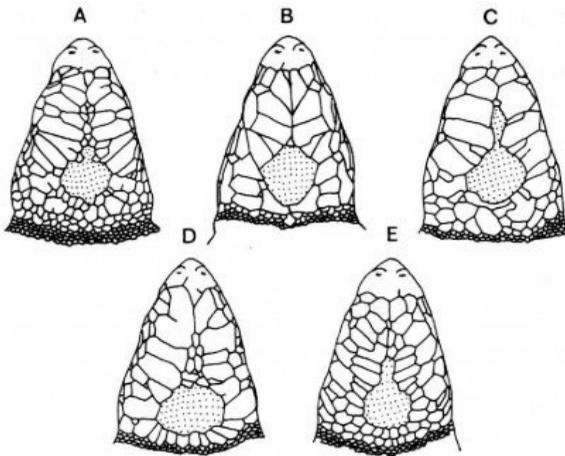


FIG. 22 – Polymorphisme de l'écaille de la tête. A, B, C, D, E, cinq exemples.

FIG. 22 – Head scale polymorphism. A, B, C, D, E, five examples.

COMPARAISON DU DÉVELOPPEMENT DE DERMOCHELYS CORIACEA AVEC CELUI D'AUTRES CHÉLONIENS

Chez les Chéloniens, la durée moyenne du développement embryonnaire est variable d'une espèce à l'autre à une température donnée et, pour une même espèce, est dépendante de la température d'incubation (YNTEMA, 1968 ; PIEAU, 1983 ; EWERT, 1985).

Pour permettre la comparaison de plusieurs espèces, il faut situer les stades définis par les auteurs dans une même durée théorique de développement, l'intervalle de temps séparant deux stades correspondant à une fraction (pourcentage) de cette durée. Sur la figure 23, nous avons ainsi aligné sur la table synthétique de MILLER (1985) prise comme référence, les stades définis par CRASTZ (1982) pour

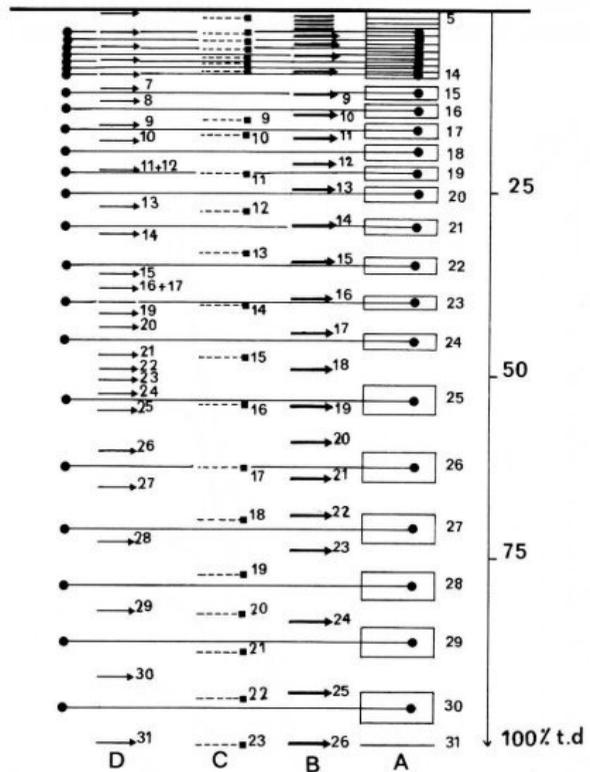


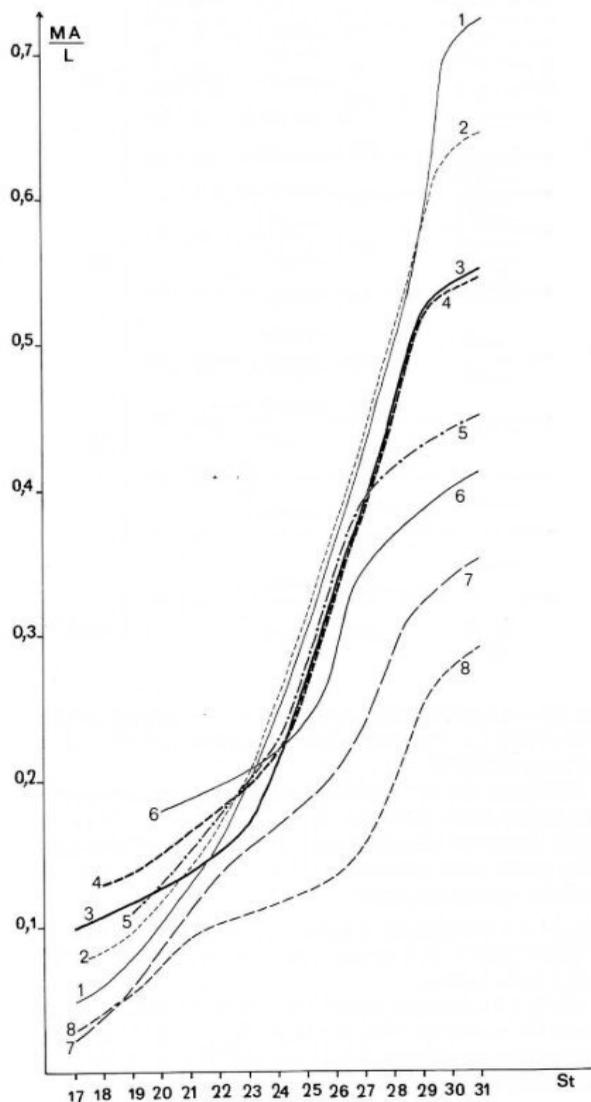
FIG. 23 – Alignement des tables de développement de Miller (1985) ; A, Yntema (1968) B, Mahmoud (1973), C et Crastz (1982) D.

100 % t.d., durée variable de développement ramenée à la même durée théorique de 100 % ; 25, 50 et 75, exemples de divers pourcentages de cette durée théorique ; les stades sont numérotés de haut en bas ; la table de Miller sert de référence.

FIG. 23 – Comparison of some developmental series : A, Miller (1985) ; B, Yntema (1968) ; C, Mahmoud (1973) ; D, Crastz (1982).

100 % t.d., homogenized development time ; 25, 50 and 75, examples of some percentages of this times ; the stages are numbered downward and Miller's table used as reference.

Lepidochelys olivacea, MAHMOUD (1973) pour *Chrysemys picta* et YNTEMA (1968) pour *Chelydra serpentina*. On s'aperçoit que ces stades redécourent la durée du développement de façon plus ou moins régulière, selon que les auteurs ont privilégié, pour leur définition, l'apparition de nouveaux caractères morphologiques (YNTEMA, 1968) ou la description des embryons à des écarts de temps progressant régulièrement (MILLER, 1985). Ayant établi la correspondance entre les stades définis chez plusieurs espèces, il devient possible de comparer le développement des organes et de préciser le stade de leur apparition. La figure 24 illustre le développement du membre antérieur. Sa longueur, rapportée à celle du corps, permet la construction de courbes caractérisant chaque espèce. Ces courbes se succèdent verticalement des espèces aquatiques d'eau douce jusqu'aux formes marines les plus pélagiques. C'est ainsi que les espèces les plus grandes



à la naissance possèdent aussi les membres antérieurs les plus développés. Chez *Eretmochelys imbricata*, à un stade prénatal, la palette antérieure dépasse la base des membres postérieurs. Chez *Dermochelys coriacea*, elle est plus longue encore, et se recourbe ventralement, cachant complètement les palettes postérieures.

La figure 25 illustre les stades d'apparition de diverses ébauches. L'indication du moment d'apparition des caractéristiques morphologiques des embryons appelle deux remarques préalables. La première concerne la subjectivité de l'appréciation de la première manifestation de ces caractères. Certains auteurs peuvent, en effet, signaler l'existence d'une ébauche au stade de son initiation. D'autres la noteront à un stade ultérieur lorsqu'elle est parfaitement distincte. Ces deux attitudes peuvent expliquer le décalage d'un stade que nous pourrions voir pour certaines structures, entre les courbes de développement des espèces comparées. La seconde concerne le répertoire des caractères retenus pour la définition des stades. Il peut être différent d'une table à l'autre, les auteurs n'accordant pas nécessairement la même importance aux mêmes caractères. Compte tenu de ces remarques, nous constatons l'existence d'une grande homogénéité du développement embryonnaire des Chéloniens pris comme termes de comparaison. Ceci conduit à une définition précise des stades fondée sur un très petit nombre de caractères. A titre d'illustration, les stades 12 à 26 peuvent être définis de la façon suivante :

- **Stade 12** : apparition des vésicules optiques et de l'arc mandibulaire.
- **Stade 13** : fermeture du neuropore, apparition de l'arc hyoïdien et de la dépression optique.
- **Stade 14** : apparition du cristallin, du premier arc branchial et du bourgeon caudal.
- **Stade 15** : ouverture de la première fente viscérale, renflements de la partie ventrale des somites dans le territoire des ébauches de membres antérieurs.

FIG. 24 - Développement comparé du membre antérieur de différents Chéloniens.

Ordonnée : rapport de la longueur du membre à la longueur totale du corps (MA/L).

Abscisse : stades successifs de développement (St).

1, *Dermochelys coriacea* ; 2, *Lepidochelys olivacea* ; 3 et 4, *Chelonia depressa* et *Chelonia mydas* ; 5, *Caretta caretta* ; 6, *Eretmochelys imbricata* ; 7, *Chelydra serpentina* ; 8, *Chrysemys picta*.

FIG. 24 - Comparative growth of the forelimb of some chelonians.

Y-axis : limb length on total length ratio (MA/L).

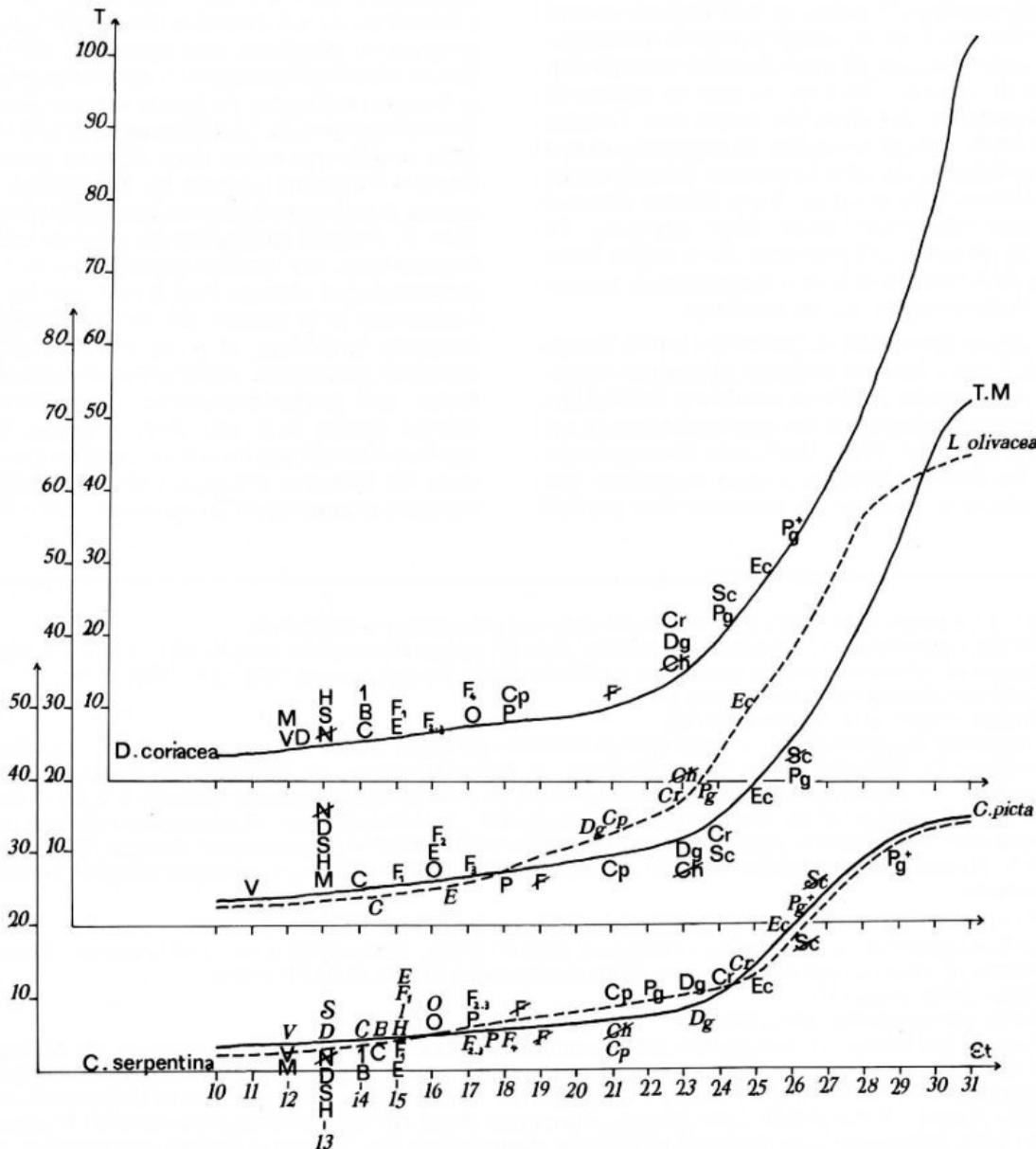
X-axis : sequence of developmental stages (St).

1, *Dermochelys coriacea* ; 2, *Lepidochelys olivacea* ; 3 and 4, *Chelonia depressa* and *Chelonia mydas* ; 5, *Caretta caretta* ; 6, *Eretmochelys imbricata* ; 7, *Chelydra serpentina* ; 8, *Chrysemys picta*.

- **Stade 16** : dépression olfactive.
- **Stade 17** : ouverture des deuxième et troisième fentes viscérales.
- **Stade 18** : ouverture de la quatrième fente viscérale lorsqu'elle existe, pigmentation de l'œil.
- **Stade 19** : fermeture des fentes viscérales, à l'exception de *Dermochelys coriacea*.
- **Stade 20** : début d'individualisation des segments des membres.
- **Stade 21** : début de la formation de la carapace, à l'exception de *Dermochelys coriacea*.
- **Stade 22** : début du soulèvement des paupières.
- **Stade 23** : disparition de la fissure choroïdienne.
- **Stade 24** : apparition des papilles sclérales sur les yeux.

- **Stade 25** : début de la formation des écailles.
- **Stade 26** : disparition des papilles sclérales.

Avec les réserves formulées ci-dessus, il semble que la fermeture des fentes viscérales soit plus tardive (au stade 21 au lieu du stade 19) chez *Dermochelys coriacea* que chez les autres espèces. De même, il semble que la première indication de l'ébauche de la carapace, marquée de chaque côté du corps par un bourrelet de la paroi latéro-ventrale, soit plus précoce chez *Dermochelys coriacea*. Ce bourrelet apparaît en effet dès le stade 18, alors que chez les autres espèces il n'a été décrit qu'à partir du stade 21.



Légende page suivante

CONCLUSIONS

L'étude du développement embryonnaire de *Dermochelys coriacea* a été réalisée dans un contexte comparatif dans le but de dégager ses principales caractéristiques. Les comparaisons ont été effectuées avec un représentant de la famille des Chelydridés, un de la famille des Emydidés et trois de la famille des Chéloniides, ces derniers appartenant tous au même milieu que *D. coriacea*. Bien que les différents groupes phylétiques ne soient pas tous représentés, notre étude fait apparaître clairement une grande homogénéité de l'Ordre des Chéloniens (ou Testudines). Cette homogénéité va si loin qu'il est possible de caractériser les stades par l'apparition ou l'état de développement de la majorité des organes visibles à l'examen morphologique externe des embryons. Une comparaison avec le développement embryonnaire d'autres Reptiles pourrait permettre de préciser s'il existe ou non un rythme de développement des ébauches propre aux Tortues. Notre étude permet cependant de dégager quelques caractéristiques du développement embryonnaire chez *Dermochelys coriacea*. Trois d'entre elles ont plus particulièrement attiré notre attention. Ce sont : la structure et l'évolution de la région branchiale, la formation et le développement de la carapace, le développement des membres.

La région branchiale se caractérise par la formation de 5 arcs viscéraux (4 fentes viscérales), l'apparition (aux stades 18-20) de structures épithéliales dans la partie postérieure des arcs branchiaux (RAYNAUD *et al.*, 1980, 1981, 1983) et la fermeture tardive des fentes viscérales. Faut-il considérer que cette région a conservé un caractère plus primitif

que chez les autres Tortues entraînant une hétérochronie de développement ? Seule une étude comparative plus large et plus approfondie permettrait de répondre à cette question.

La carapace de *Dermochelys coriacea* semble s'ébaucher plus tôt que celle des autres Tortues et très vite, au cours du développement, se particularise par la formation de carènes longitudinales, puis sur toute sa surface, par la différenciation de petites écailles. On sait par ailleurs que des nodules osseux épars se différencient dans le derme au lieu de plaques osseuses solidement unies chez les autres espèces. Indubitablement, la carapace de la Tortue Luth constitue un caractère dérivé par rapport aux autres Chéloniens, ce qui implique une modification du programme génétique gouvernant sa différenciation et son développement. L'amoindrissement de la fonction ostéogène du derme est sans doute liée à une expression de l'écaillage superficielle comparable à celle qui existe dans d'autres groupes de Reptiles modernes comme les Squamates. Néanmoins, le polymorphisme est beaucoup plus grand chez *D. coriacea* puisqu'on ne peut déceler dans l'agencement des écailles céphaliques un patron caractéristique comme c'est le cas chez les autres Chéloniens et la plupart des autres Reptiles. Les membres antérieurs, et à un moindre degré les membres postérieurs, transformés en palettes nata-toires, sont proportionnellement plus développés chez la Tortue Luth que chez les autres Tortues marines. On sait que les palettes antérieures constituent les éléments principaux de la propulsion en locomotion aquatique (DAVENPORT, 1987 ; RENOUS

FIG. 25 - Comparaison des stades d'apparition des ébauches chez différents Chéloniens.

Chelydra serpentina (*C. serpentina*) ; *Chrysemys picta* (*C. picta*) ; *Dermochelys coriacea* (*D. coriacea*) ; *Lepidochelys olivacea* (*L. olivacea*) et courbe synthétique de l'ensemble des Tortues marines (MILLER, 1985) (*T.M.*).

Ordonnée : longueur du corps en mm (*T*).

Abscisse : stades de développement (*St*).

B, début du bourgeon caudal ; *C*, apparition du cristallin ; \cancel{C} disparition de la fissure choroidienne ; *Cp*, début de la carapace ; *Cr*, différenciation de la dent d'éclosion ; *D*, dépression otique ; *Dg*, indication des doigts ; *E*, ébauche des membres ; *Ec*, début de la formation des écailles ; *F1*, *F2*, *F3* et *F4*, ouverture des fentes viscérales 1, 2, 3 et 4 ; fermeture des fentes viscérales ; *H*, arc hyoïdien ; *M*, arc mandibulaire ; \cancel{N} neuropore fermé ; *O*, dépressions olfactives ; *p*, rétine pigmentée ; *Pg*, début de la pigmentation du corps ; *PG+*, renforcement de la pigmentation du corps ; *S*, cœur en forme de S ; *Sc*, apparition des papilles scléales ; \cancel{S} , disparition des papilles scléales ; *V*, vésicules optiques ; *I*, premier arc branchial.

FIG. 25 - Comparison of stages at which organ anlagen appear in different Chelonians.

Chelydra serpentina (*C. serpentina*) ; *Chrysemys picta* (*C. picta*) ; *Dermochelys coriacea* (*D. coriacea*) ; *Lepidochelys olivacea* (*L. olivacea*) and synthetic curve of the marine turtles (*T.M.*), MILLER (1985).

Y-axis : body length (*T*).

X-axis : developmental stages (*St*).

B, caudal bud present ; *C*, lens present ; \cancel{C} choroid fissure absent ; *Cp*, beginning of the carapace ; *Cr*, differentiation of the caruncle ; *D*, presence of otic depressions ; *Dg*, evidence of the fingers ; *E*, first indication of the limbs ; *Ec*, beginning of the scales ; *F1*, *F2*, *F3* and *F4*, opening of the visceral clefts 1, 2, 3 and 4 ; visceral clefts closed ; *H*, hyoid arch present ; *M*, mandibular arch present ; \cancel{N} neuropore closed ; *O*, olfactory depressions present ; *P*, beginning of the retine pigmentation ; *Pg*, beginning of the body pigmentation ; *PG+*, increase of the body pigmentation ; *S*, heart shaped in S ; *Sc*, scleral ossicles present ; \cancel{S} scleral ossicles absent ; *V*, optic vesicles present ; *I*, first branchial arch.

et al., 1988) alors que les palettes postérieures, plus courtes et élargies servent de gouvernail (BELLAIRS, 1971). Leur grand développement chez *Dermochelys coriacea* comme d'autres particularités morphologiques (RHODIN et al., 1981) peut être mis en relation avec leur remarquable adaptation à la vie pélagique.

Le financement des recherches a été assuré par :

l'I.F.R.E.M.E.R. et le C.N.R.S. (A.T.P. « Bases biologiques de l'aquaculture », contrat n° 82-2780), le Secrétariat d'État chargé de la mer (Fonds d'aide à la recherche et à l'innovation, décision d'aide n° 85-0103) et le Ministère de l'Environnement (subvention attribuée pour l'incidence des travaux sur les mesures de protection des Tortues marines). Nous remercions Jean LESCURE pour la part importante qu'il a prise dans l'obtention de ce financement.

RÉFÉRENCES

- BELLAIRS A. d'A., 1971. - Les Reptiles. Editions Rencontre, Lausanne, 767 pp.
- BELS V., RIMBLOT-BALY F. and LESCURE J., 1988. - Croissance et maintien en captivité de la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*, VANDELLI, 1761). *Rev. Fr. Aqua. Herpetol.* 15, 2, 59-64.
- BICKHAM J.W. and CARR A., 1983. - Taxonomy and phylogeny of the higher categories of cryodiran turtles based on a cladistic analysis of chromosomal data. *Copeia*, 1983, 918-932.
- BUSTARD H. R. and GREENHAM P., 1968. - Physical and chemical factors affecting hatching in the green sea turtle *Chelonia mydas* (L.). *Ecology*, 49, 269-276.
- CRASTZ F., 1982. - Embryological stages of the marine turtle *Lepidochelys olivacea* (Eschsholtz). *Rev. Biol. Trop.*, 30, 113-120.
- DAVENPORT J., 1987. - Locomotion in hatchling leatherback turtles *Dermochelys coriacea*. *J. Zool. London*, 212, 85-101.
- DERANIYAGALA P. E. P., 1932. - Notes on the development of the leathery turtle, *Dermochelys coriacea*. *Spol. Zeylon*, 17, 73-102.
- EWERT M.A., 1985. - The embryo and its egg: development and natural history. In *Turtles: Perspectives and Research*. HARLESS M. and MORLOCK eds. WILEY J. and Sons, New York, 333-413.
- FRAIR W., 1982. - Serum electrophoresis and sea-turtles classification. *Comp. Biochem. Physiol.*, 72 B, 1-4.
- FRETEY J., 1979. - Délimitation des plages de nidifications de Tortues marines en Guyane Française. *C.R. Soc. Biogéogr.*, 496, 173-191. - 1980. - Les pontes de la Tortue Luth *Dermochelys coriacea* en Guyane Française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34, 649-654. - 1981. - *Tortues marines de Guyane*. Paris, Léopard d'Or, 136 p.
- FRETEY J. and LESCURE J., 1979. - *Rapport sur l'étude de la protection des Tortues marines en Guyane Française*, ronéot. Minist. Envir., 56 pp.
- GAFFNEY S., 1975. - A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 155, 387-436. - 1984. - Historical analysis of theories of chelonian relationship. *Syst. Zool.*, 33, 283-301.
- GASC J. P., RENOUS S. and LESCURE J., 1988. - Le mouvement des membres au cours du comportement de nidification chez la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*). Etude préliminaire à la connaissance du répertoire moteur des Tortues marines. In: Prof. Mlynarski's Festschrift. *Acta Anat. Kracov.*, 31, 22, 159-167.
- MAHMOUD I.Y., HESS L. and KLICKA J., 1973. - Normal Embryonic Stages of the Western Painted Turtle, *Chrysemys picta bellii*. *J. Morph.*, 141, 3, 269-280.
- MEDRANO L., DORIZZI M., RIMBLOT F. and PIEAU C., 1987. - Karyotype of the sea turtle *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). *Amphibia-Reptilia*, 8, 171-178.
- MILLER J.D., 1985. - Embryology of Marines Turtles. In: Gans., BILLET F. and MADERSON P. F.A. eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 14. Develop. A, ch. 4, 270-328.
- PIEAU C., 1982. - Modalities of the action of temperature on sexual differentiation in field-developing embryos of the European pond turtle *Emys orbicularis* (Emydidae). *J. Exp. Zool.*, 220, 353-360. - 1983. - Développement somatique et inversion sexuelle sous l'action de la température chez les embryons de Reptiles C.R. *Premier Colloque international de Pathologie des Reptiles et des Amphibiens*. C. VAGO et G. MATZ eds., Presses Univ. Angers, 233-238.
- RAYNAUD A., 1985. - Development of Limbs and Embryonic Limb Reduction, In GANS C. and BILLET F. eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 15, Develop. B, ch. 3, 60-148.
- RAYNAUD A., FRETEY J. and CLERGUE-GAZEAU M., 1980. - Structures épithéliales, d'existence temporaire, portées par les arcs branchiaux chez les embryons de Tortue Luth (*Dermochelys coriacea* L.). *Bull. Biol. France et Belgique*. CXIV, 1, 71-99. - 1981. - Sur la présence d'appendices épithéliaux d'existence temporaire, dans la région cervicale des embryons de Tortue Luth (*Dermochelys coriacea* L.). *Bull. Soc. Zool. France*, 106, 2, 133-135.
- RAYNAUD A., FRETEY J., BRABET J. and CLERGUE-GAZEAU M., 1983. - Etude, au moyen de la microscopie électronique à balayage, des structures épithéliales annexées aux fentes viscérales chez les embryons de Tortue Luth (*Dermochelys coriacea* V.). *C.R. Acad. Sc. Paris*, Sér. III, 296, 296-302.
- RENOUS S., GASC J.P. and LESCURE J., 1988. - Intervention des membres dans la locomotion terrestre et le creusement du nid chez la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*). *Amphibia-Reptilia* (In press).
- RHODIN A. G. J., OGDEN J.A. and CONLOGUE G. J., 1981. - Chondro-osseous morphology of *Dermochelys coriacea*, a marine reptile with mammalian skeletal features. *Nature*, 290, 244-246.
- RIMBLOT F., FRETEY J., MROSOVSKY N., LESCURE J. and PIEAU C., 1985a. - Sexual differentiation as a function of the incubation temperature of eggs in the sea-turtle *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). *Amphibia-Reptilia*, 6, 83-92.
- RIMBLOT F., FRETEY J., LESCURE J. and PIEAU C., 1985b. - Influence de la température sur la différenciation sexuelle des gonades chez la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*); étude en incubation artificielle et naturelle. In: Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier 1983. I.F.R.E.M.E.R., Actes de Colloques, 1, 355-362.
- RIMBLOT-BALY F., LESCURE J., FRETEY J. and PIEAU C., 1986-1987. - Sensibilité à la température de la différenciation sexuelle chez la Tortue Luth, *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761). Application des données de l'incubation artificielle à l'étude de la sex-ratio dans la nature. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 8, 277-290.
- ROMER A. S., 1956. - *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press, Chicago.
- YNTEMA C. L., 1968. - A series of stages in the embryonic development of *Chelydra septentina*. *J. Morph.*, 125, 219-251.