

Abordagens convergentes, novidades evolutivas e a origem da carapaça das tartarugas

Convergent approaches, evolutionary novelties and the origin of the turtle carapace

Gabriel de Souza Ferreira

Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

Contato: gsferreirabio@gmail.com

Resumo. A origem da carapaça das tartarugas tem sido há muito tempo uma incógnita para a biologia evolutiva. Historicamente, duas principais hipóteses sobre seu surgimento foram propostas: a origem composta propunha sua gênese pelo sucessivo acúmulo de osteodermos e posterior fusão destes com as costelas e arcos neurais das vértebras truncais; a origem de novo, considerava a carapaça como uma estrutura nova, derivada de intensa modificação das costelas e arcos neurais. Nesta revisão, mostrarei como recentes avanços de abordagens em biologia evolutiva do desenvolvimento bem como novos achados paleontológicos favoreceram largamente a última hipótese, preenchendo lacunas sobre a origem e suportando a carapaça como uma novidade evolutiva, ilustrando como abordagens integradoras podem fornecer visões mais detalhadas do processo evolutivo.

Palavras-chave. Carapaça de tartarugas; Testudinata; Evo-Devo; Paleontologia

Recebido: 20mar16

Aceito: 30jun16

Publicado: 05jul16

Editado por Daniel

Lahr e revisado por

Alfredo Porfírio

Abstract. The origin of the turtle carapace has been for a long time an evolutionary mystery. Historically, two main hypotheses about its emergence disputed the interests of researchers: the composed origin proposed its genesis by the successive accumulation of osteoderms and their posterior fusion with the ribs and trunk vertebrae neural arches; the de novo origin, considered the carapace as a novel structure, derived from intense modification of the ribs and neural arches. In this review, I will show how recent advances on evolutionary developmental biology and new paleontological findings favored the latter hypothesis, filling the gaps about the origin and supporting the carapace as an evolutionary novelty, illustrating how integrative approaches can provide more detailed views on the evolutionary process.

Keywords. Turtle carapace; Testudinata; Evo-Devo; Paleontology

Introdução

A carapaça das tartarugas (Fig. 1a) é uma estrutura complexa que atrai o interesse dos biólogos há muito tempo. Hipóteses concorrentes sobre sua origem e das estruturas a ela relacionadas tem sido propostas e debatidas de forma intensa (Saint-Hilaire, 1809; Meckel, 1824; Cuvier, 1825; Vallén, 1924; Gilbert et al., 2001; Scheyer et al., 2008). Cuvier (1799) pensava que as placas neurais e costais (que compõem a carapaça dorsal juntamente com a nugal, periferias, pigais e suprapigal) teriam origem endoesquelética, i.e. que eram simplesmente compostas de arcos neurais e costelas expandidas, respectivamente (Fig. 2b). Posteriormente, Carus (1834) opôs-se a essa ideia ao sugerir que a carapaça teria se originado como uma estrutura composta pela fusão de arcos neurais e costelas com elementos exoesqueléticos sobrepostos, os chamados osteodermos (Fig. 2c).

Neste ensaio é apresentada uma revisão de estudos recentes que abordam a origem da carapaça das tartarugas do ponto de vista do desenvolvimento embrionário e

de novas descobertas de fósseis que contribuem para essa discussão e favorecem uma das hipóteses levantadas por estes autores. Esta revisão foca apenas no surgimento da carapaça (Fig. 1a), isto é, a parte dorsal do casco das tartarugas, uma vez que avanços similares em relação à parte ventral, o plastrão (Fig. 1b), ainda são necessários para uma melhor compreensão de sua origem.

Apenas costelas e arcos neurais modificados?

As placas neurais e costais são ossificações que surgiram-se umas às outras e constituem parte da carapaça das tartarugas (Fig. 1a). Considerando as hipóteses sobre a origem da carapaça, essas estruturas expandidas em formato de placa poderiam formar-se por dois processos distintos (Fig. 2): (i) pelo acréscimo de tecido ósseo ao redor dos arcos neurais e costelas (hipótese *de novo*; Fig. 2b) ou (ii) pela fusão destes ossos (elementos endoesqueléticos) com ossificações dérmicas (elementos exoesqueléticos) subjacentes (i.e. osteodermos) (hipótese *composta*; Fig. 2c).

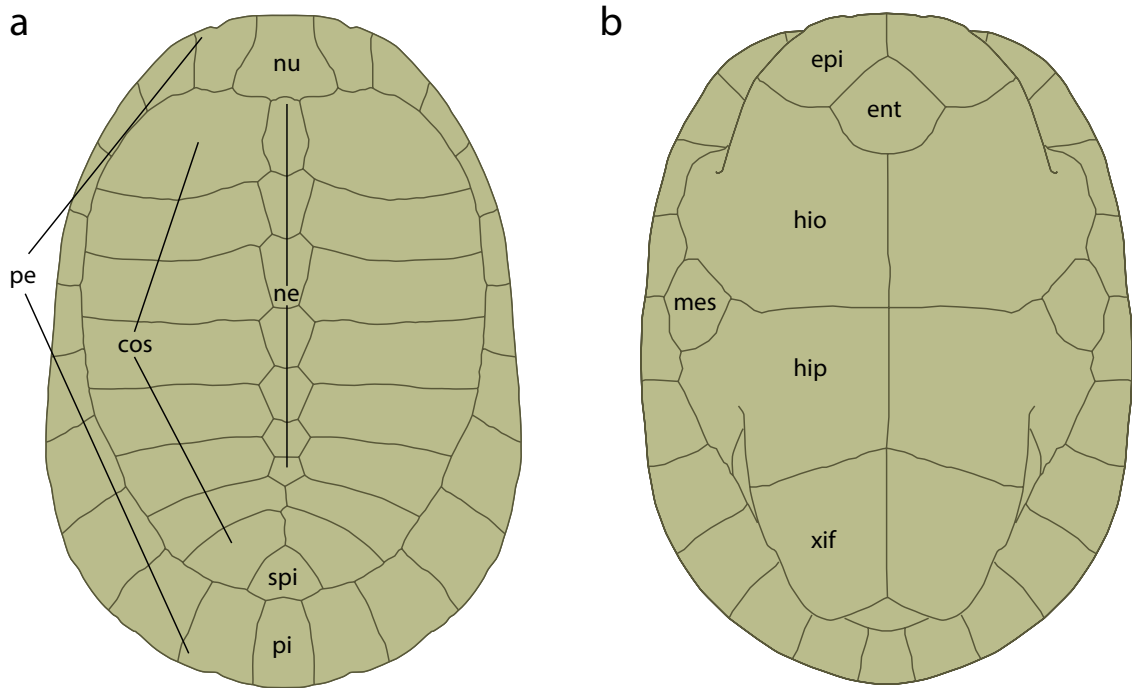


Figura 1. Casco completo de tartaruga (*Podocnemis expansa*). (a) Carapaça em vista dorsal e (b) plastrão em vista ventral. Abreviações: cos, placas costais; ent, entoplastrão; epi, epiplastrão; hio, hioplastrão; hip, hipoplastrão; mes, mesoplastrão; ne, placas neurais; nu, nugal; pe, placas periferais; pi, pigal; spi, suprapigal; xif, xifiplastrão.

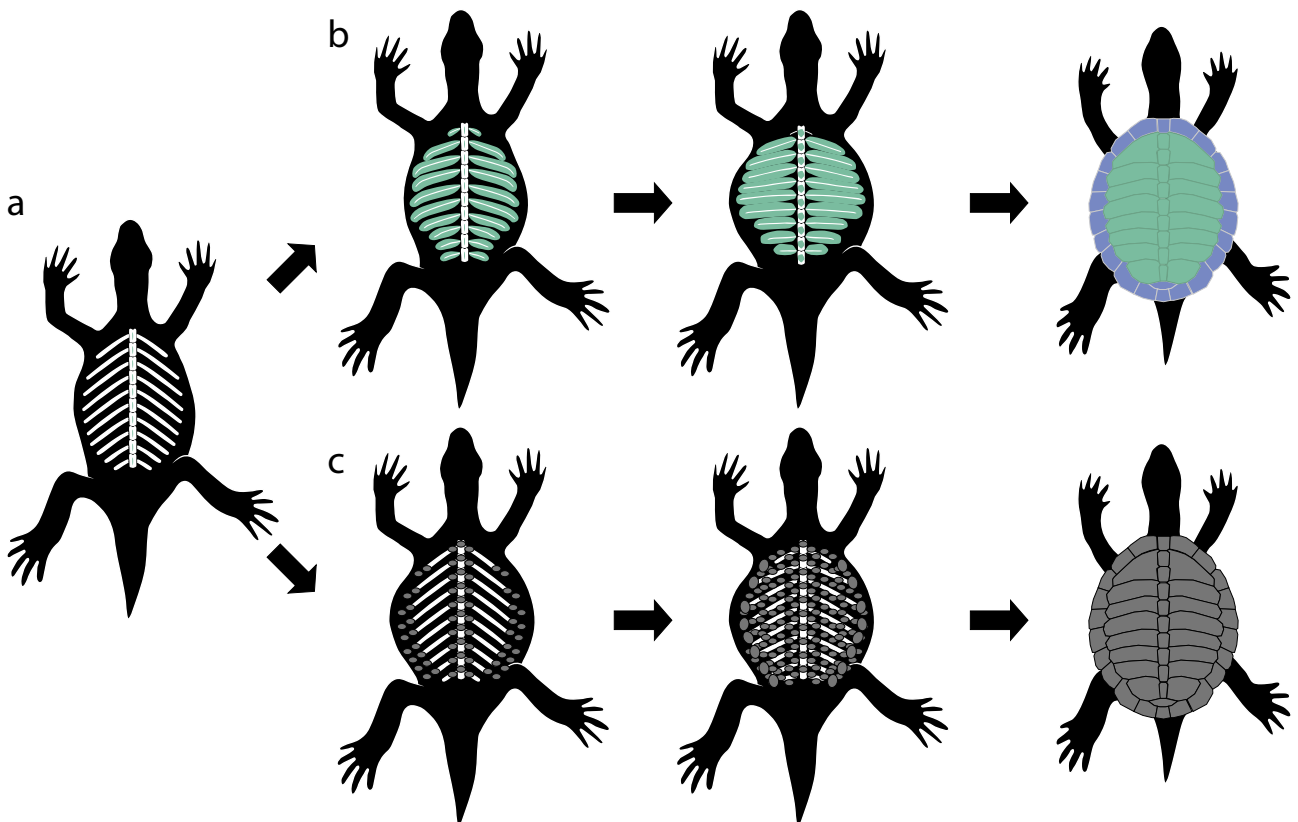


Figura 2. Hipóteses sobre o surgimento da carapaça das tartarugas. (a) ancestral amniota hipotético, (b) hipótese *de novo*, segundo a qual expansões crânio-caudais das costelas e arcos neurais das vértebras truncais se desenvolvem até coalescerem resultando nas placas costais e neurais, respectivamente; e (c) hipótese *composta*, segundo a qual osteodermos se acumulam no dorso dos táxons desta linhagem e posteriormente são fusionados às costelas e arcos neurais. Legenda: em branco, vértebras truncais e costelas, em verde, expansões das costelas e arcos neurais; em cinza, ossificações dérmicas (osteodermos), e em azul, ossificações de origem debatida.

Para avaliar quais destes modelos melhor explica o desenvolvimento da carapaça das tartarugas, Hirasawa e colaboradores (2013) estudaram o desenvolvimento embrionário da tartaruga-de-casco-mole-chinesa *Pelodiscus sinensis*. Os autores observaram que as placas originam-se somente a partir de elementos endoesqueléticos, abaixo da derme, pelo acréscimo de tecido ósseo ao redor do eixo da costela. Este acréscimo é encontrado também em outros amniotas (e.g. embriões de galinhas; Hirasawa et al., 2013), sendo a diferença entre estes dois casos apenas a magnitude do crescimento do tecido ósseo adjacente. No caso das tartarugas esse crescimento é grandemente expandido, preenchendo todo o espaço intercostal (i.e. entre as costelas). Neste contexto, as placas costais e neurais seriam simplesmente estados de caráter diferentes das costelas e arcos neurais, respectivamente (Hirasawa et al., 2013, 2015).

A Crista Carapacial

Embora o modo de desenvolvimento endoesquelético das costelas expandidas seja comum a tartarugas e outros amniotas, sugerindo uma diferença apenas de estados de um mesmo caráter, existe uma diferença fundamental quando se considera a caixa torácica das tartarugas: as costelas são curtas e projetadas lateralmente (Fig. 3) (Nagashima et al., 2015). O crescimento lateral das costelas é reconhecível no mesmo estágio embrionário que o aparecimento da crista carapacial (Burke, 1989; Hirasawa et al., 2015), estrutura específica das tartarugas. A crista carapacial (do original em inglês *carapacial ridge*) é o primeiro indício da carapaça durante a ontogenia (Nagashima et al., 2012) e desenvolve-se inicialmente na região lateral entre os membros, estendendo-se mais tarde cranial e caudalmente, resultando em um anel (Fig. 3b) que circunda o primórdio da carapaça (Hirasawa et al., 2015).

A crista carapacial delimita a borda mais lateral do domínio axial (Fig. 3a) derivado dos somitos, separando-o da parede lateral do corpo embrionário formada pela placa lateral (Burke, 1989; Nagashima et al., 2007). Esta estrutura não é encontrada em nenhum outro embrião amniota e pode ser considerada, portanto, uma novidade evolutiva (Wagner e Lynch, 2010) exclusiva às tartarugas. Os primórdios das costelas crescem lateralmente para dentro da crista carapacial, “sequestrados” no domínio axial do corpo embrionário e nunca adentram a parede lateral (Nagashima et al., 2012; Kuratani et al., 2011) como ocorre nos outros amniotas (Fig. 3a) (Burke, 1989). Este processo foi chamado de “sequestro axial” das costelas (*axial arrest* no original em inglês; Burke, 1989).

Durante o desenvolvimento do embrião dos demais amniotas, células derivadas dos somitos migram ventralmente de forma massiva para dentro da parede lateral (Burke, 1989) originando os primórdios distais das costelas (Fig. 3a). O sequestro axial dos primórdios das costelas nas tartarugas ocorre em todos os embriões de tartarugas, independentemente da morfologia do adulto (Hirasawa et al., 2015), e, desta forma, não pode ser considerado apenas um estado distinto de um caráter, como foi interpretado para as costelas expandidas, mas, na verdade, um caráter morfológico totalmente novo.

A crista carapacial parece ser a causa ou a estrutura morfológica que induz o crescimento horizontal das costelas (Burke, 1989), de uma maneira similar à forma que a crista ectodérmica apical (do original em inglês *apical ectodermal ridge*) tem um papel de indução no crescimento distal do broto do membro (Saunders, 1948; Gilbert, 2010). Assim, a formação da crista carapacial é ao menos um dos eventos ontogenéticos por trás do desenvolvimento da carapaça das tartarugas, sendo fundamental para o padrão de crescimento das costelas (Burke, 1991; Nagashima et al., 2007).

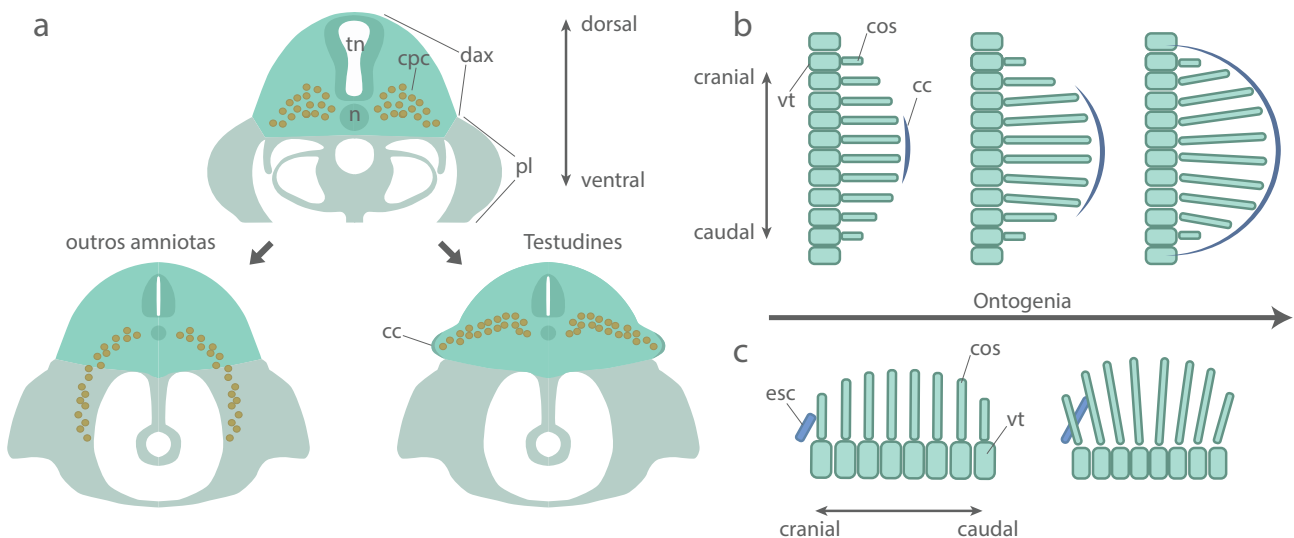


Figura 3. Desenvolvimento embrionário dos elementos da carapaça das tartarugas. (a) ilustrações de cortes transversais de embriões amniotas. (b) esquema do desenvolvimento da crista carapacial e sua relação com a disposição das costelas. Notar o efeito de leque induzido pelo crescimento das costelas em direção à crista carapacial. (c) esquema da posição relativa da cintura escapular em relação às costelas. Notar o efeito do espalhamento cranial das costelas cobrindo a cintura escapular dorsalmente. Abreviações: *cc*, crista carapacial; *cos*, costelas; *cpc*, células precursoras das costelas; *dax*, domínio axial do corpo embrionário; *esc*, cintura escapular; *n*, notocorda; *pl*, parede lateral do corpo embrionário; *vt*, vértebras trunciais; *tn*, tubo neural. Figura modificada de Nagashima et al., 2007 e 2012.

A crista carapacial também é responsável pela posição atípica da cintura escapular em tartarugas em comparação com outros amniotas. Esta é usualmente posicionada dorsal ou cranialmente às costelas torácicas, enquanto que nas tartarugas ela é ventral às costelas (Lyson e Joyce, 2012) (Fig. 3c). A crista carapacial redireciona o crescimento das costelas resultando em um padrão em formato de leque (Fig. 3b) (Burke, 1989; 1991; Nagashima et al., 2007; 2015). Em embriões precoces de *Pelodiscus sinensis* o primórdio da escápula é localizado cranialmente às costelas e, mais tarde na ontogenia, quando a crista carapacial faz com que as costelas craniais se espalhem cranialmente, estas cobrem a cintura escapular dorsalmente (Fig. 3c), resultando no padrão “ao avesso” nas tartarugas (Nagashima et al., 2012).

A carapaça das tartarugas como uma novidade evolutiva

Se a crista carapacial é o evento ontogenético que resulta em uma nova estrutura, então podemos considerar a carapaça das tartarugas como uma novidade evolutiva? Como tal (Müller & Wagner, 1991), ela deveria possuir uma nova identidade (Wagner, 2007) que seja diferente daquela das costelas truncais de outros amniotas. Wagner (2007; 2014) argumentou que uma nova *identidade* de caráter é fundamentalmente diferente de um novo *estado* de caráter e, assim, devem existir mecanismos moleculares diferentes que determinam cada um deles.

Considerando a variedade de fenótipos em diferentes táxons de tartarugas, se a carapaça é realmente uma novidade evolutiva devem existir conjuntos diferentes de genes expressos em tartarugas que possuem todos os elementos de uma carapaça completa (Fig. 1a), incluindo os componentes endo- e exoesqueletais (i.e. tartarugas com “casco duro” ou casco completo) e nas que possuem uma carapaça reduzida, composta apenas de elementos endoesqueletais (i.e. tartarugas-de-casco-mole). Além disso, esperaríamos também encontrar outro conjunto de genes sendo expressos comum a estes dois tipos de casco de tartarugas, e que não seja encontrado em nenhum outro amniota. Por fim, se a crista carapacial é a estrutura ontogenética relacionada ao surgimento da carapaça nas tartarugas, os mecanismos que determinam a identidade desta novidade evolutiva deveriam ser relacionados a seu aparecimento.

Diversos estudos observaram os genes do desenvolvimento expressos na crista carapacial de *Trachemys scripta*, uma tartaruga de “casco duro” (Loredo et al., 2001; Moustakas, 2008; Hirasawa et al., 2015), e *Pelodiscus sinensis*, uma tartaruga-de-casco-mole (Kuraku et al., 2005; Hirasawa et al., 2015). Foi identificada a expressão dos genes *Sp-5*, *Crabp-1*, *Apcdd-1*, e *Lef-1* em ambos os táxons, e outros, como *Shh* e *Bmp4*, nos embriões de *T. scripta*, mas não nos de *P. sinensis* (Hirasawa et al., 2015). A expressão destes dois últimos genes está relacionada à diferenciação de estrutura tegumentares (Hirasawa et al., 2015) e pode estar relacionada ao desenvolvimento dos elementos exoesqueletais (e.g. periferais) da carapaça completa em tartarugas de casco duro, que são ausentes nas de casco mole.

O outro conjunto de genes regulatórios, compartilhado por todas as tartarugas, pode ser interpretado como parte da Rede de Identidade de Caráter, em inglês *Character Identity Network* (Wagner, 2007), que determina a identidade da carapaça das tartarugas.

Intrigantemente, do conjunto de genes compartilhados, *Sp-5* e *Apcdd-1* são regulados por *Lef-1*, que, juntamente com o cofator β -catenina, participa da via de sinalização Wnt da crista ectodérmica apical do broto do membro (Burke, 1989; Kuratani et al., 2011). Assim, este conjunto comum de genes, ou a rede genética regulatória (do original em inglês *gene regulatory network*; Wagner, 2007), encontrado na crista carapacial das tartarugas, pode ter sido adquirida pela cooptação parcial do programa de desenvolvimento dos membros, compartilhado por todos os tetrápodes (Burke, 1989; Kuratani et al., 2011), o que explicaria as semelhanças histológicas e morfológicas entre a crista carapacial e a crista ectodérmica apical do broto dos membros.

Os achados fósseis e o surgimento da carapaça

Por muito tempo as evidências paleontológicas (Cox, 1969; Lee, 1997; Joyce et al., 2009), ao contrário dos resultados ontogenéticos (Zangerl, 1939; Burke, 1989; Gilbert et al., 2001), sugeriram que a carapaça das tartarugas teria se formado de acordo com a hipótese de Carus (1834), ou seja, pela fusão das costelas e arcos vertebrais a ossificações dérmicas sobrejacentes, os osteodermos (Fig. 2c). Isto decorre do fato de que a tartaruga mais antiga reconhecida, *Proganochelys quenstedti*, do Triássico Tardio da Alemanha (aprox. 210 m.a.), já possuía uma carapaça completa, além de osteodermos espalhados no pescoço e cauda (Gaffney, 1990).

Contudo, a recente descoberta de *Odontochelys semitestacea* do Triássico Médio (aprox. 220 m.a.) da China (Li et al., 2008) contribuiu muito para a revisão destas antigas hipóteses. Devido à presença de um plastrão completamente desenvolvido este táxon foi prontamente aceito como parte da linhagem que leva às tartarugas atuais (Joyce, 2015). Seu achado fez com que *Eunotosaurus africanus*, um táxon do Permiano da África do Sul (aprox. 260 m.a.) descrito no final do século XIX (Seeley, 1892), mas esquecido por estudos subsequentes, fosse reinterpretado como parte desta mesma linhagem devido às semelhanças morfológicas com *O. semitestacea* (Lyson et al., 2013). Ainda mais recentemente, outro táxon fóssil descoberto no Triássico Médio da Alemanha (aprox. 240 m.a.), *Pappochelys rosinae* (Schoch e Sues, 2015), também foi posicionado nesta linhagem. Com isso, os dados paleontológicos passaram a preencher lacunas de como poderia ter se dado a história evolutiva do surgimento da carapaça e convergir com os resultados de estudos ontogenéticos.

De acordo com as análises filogenéticas que incluem estes táxons fósseis (Lyson et al., 2013; Bever et al., 2015; Schoch e Sues, 2015), *Eunotosaurus africanus*, *Pappochelys rosinae* e *Odontochelys semitestacea* são táxons-irmãos sucessivos de Testudinata, o clado das tartarugas com casco completo (Fig. 4). Neste cenário, a expansão crânio-caudal das costelas, identificada por Hirasawa et al. (2013) em

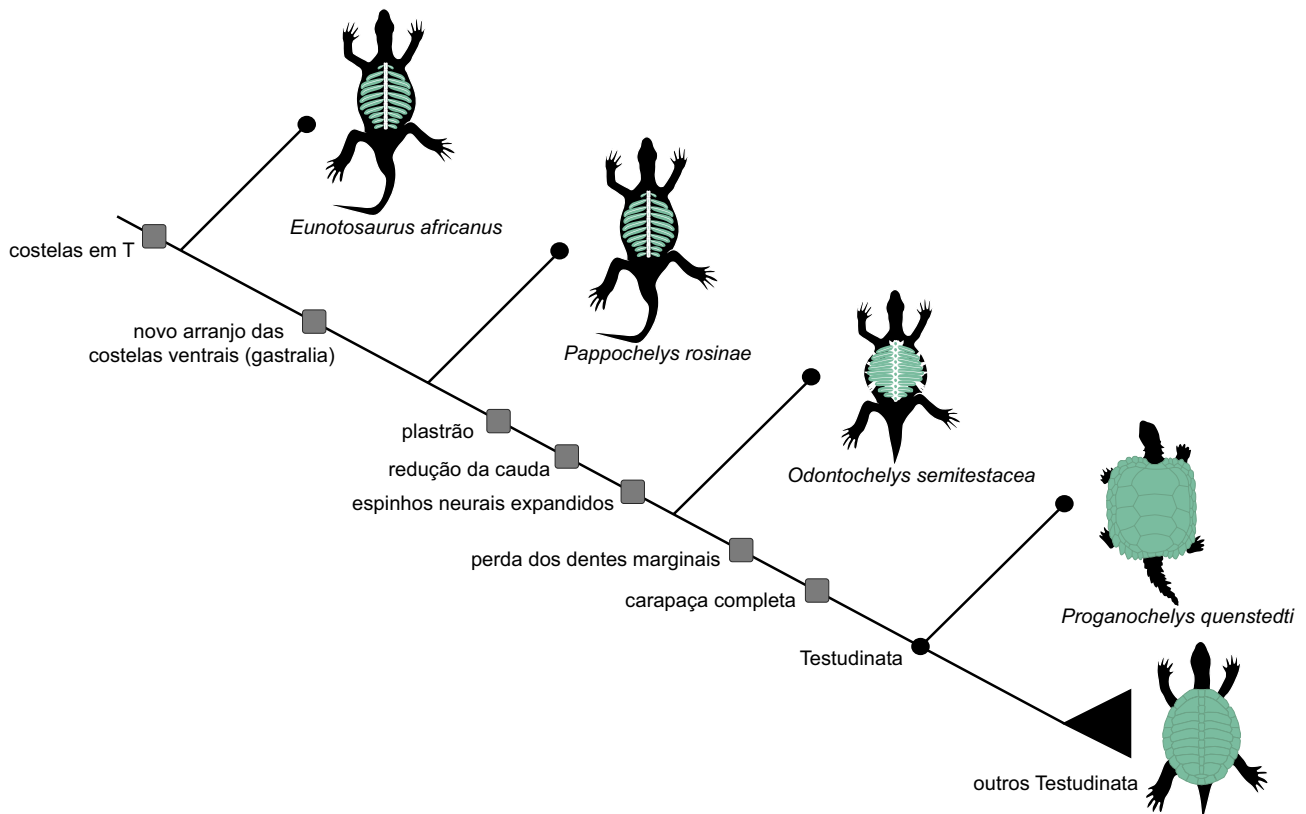


Figura 4. Hipótese sobre as relações filogenéticas e modificações no plano corporal na linhagem que leva aos Testudinata. Os quadrados cinza representam o surgimento de modificações posicionados na árvore filogenética do grupo.

embriões de *Pelodiscus sinensis*, já ocorreria em *E. africanus* e *P. rosinae*, como evidenciado pelas costelas expandidas em forma de T identificadas nestes táxons (Lyson et al., 2013; Schoch e Sues, 2015).

Entretanto, o passo ontogenético mais drástico em direção à carapaça das tartarugas, o surgimento da crista carapacial e o sequestro axial das costelas, ocorreria mais tarde (Fig. 4). Ao menos um primórdio da crista carapacial deve ter estado presente em *Odontochelys semitestacea* (Nagashima et al., 2009) uma vez que suas costelas não adentram a parede lateral do corpo, sendo horizontalizadas (Li et al., 2008). Ao mesmo tempo, esta crista carapacial deve ter sido efêmera ou parcial, uma vez que o padrão de leque das costelas observado nas tartarugas atuais não é reconhecido em *O. semitestacea*, o que também resulta em uma topografia da cintura escapular similar aos demais amniotas, i.e. cranial às costelas truncais (Li et al., 2008; Nagashima et al., 2009; Kuratani et al., 2011).

Por fim, nenhum destes novos achados fósseis possui osteodermos, desfavorecendo mais uma vez as hipóteses de origem composta (Fig. 2b) da carapaça das tartarugas (Joyce, 2015). O surgimento da carapaça completa de tartaruga, com a incorporação dos elementos dérmicos presentes nas tartarugas atuais, teria se dado somente no clado Testudinata (Fig. 4), como observado em *Proganochelys quenstedti* (Gaffney, 1990). Assim, somente depois do surgimento da crista carapacial e do sequestro axial das costelas, as modificações mais profundas do plano corporal na linhagem das tartarugas, é que os elementos exoesqueléticos teriam sido incorporados à estrutura característica deste clado.

Conclusão

A carapaça das tartarugas é uma inovação evolutiva que, de forma similar aos tagmas dos artrópodes (Müller e Wagner, 1991), é composta de elementos anatômicos presente em seus ancestrais, mas modificados e integrados de tal forma que as relações de homologia com qualquer outra estrutura presente em outros amniotas parece difícil de se propor. O mecanismo de desenvolvimento responsável pela identidade desta nova estrutura (Wagner, 2007) parece ter sido adquirido pela cooptação parcial de um mecanismo molecular já existente relacionado à formação do broto do membro tetrápode (Burke, 1989; Kuratani et al., 2011; Hirasawa et al., 2015). Os recentes achados fósseis (Li et al., 2008; Lyson et al., 2013; Bever et al., 2015; Schoch e Sues, 2015) permitem um melhor entendimento de como essa transformação no plano corporal das tartarugas teria se dado ao longo da história filogenética desta linhagem (Joyce, 2015). Por muito tempo consideradas uma incógnita entre os tetrápodes, com morfologia de difícil compreensão e relações filogenéticas controversas, os estudos mais recentes vem melhorando nossa compreensão do que são e como surgiram as tartarugas e sua carapaça. Estes resultados demonstram a importância da incorporação de dados de naturezas distintas, como ontogenéticos e paleontológicos, na resolução de problemas complexos no contexto da biologia evolutiva moderna.

Agradecimentos

Essa revisão partiu da elaboração de um texto para a disciplina 5925900 “Homologia, Genes e Inovação Evolutiva”, ministrada por Günter P. Wagner e Tiana Kohlsdorf

no PPG em Biologia Comparada, da FFCLRP, USP, em Ribeirão Preto, aos quais agradeço enormemente. Agradeço também aos revisores e editores da Revista da Biologia e a Gabriela R. Duarte e Mariela C. Castro pelas revisões e dicas que tornaram o texto mais completo e de agradável leitura. As ideias desta publicação foram desenvolvidas durante a execução do meu projeto de doutorado, financiado pela FAPESP 2014/25379-5.

Referências

- Bever GS, Lyson TR, Field DJ, Bhullar B-AS. 2015. Evolutionary origin of the turtle skull. *Nature* 525(7568):239-242.
- Burke AC. 1989. Development of the turtle carapace: implications for the evolution of a novel bauplan. *Journal of Morphology* 199:363-378.
- Burke AC. 1991. The development and evolution of the turtle body plan. Inferring intrinsic aspects of the evolutionary process from experimental embryology. *American Zoologist* 31:616-627.
- Carus KG. 1834. *Lehrbuch der Vergleichenden Zootomie*, vol 1, 2nd edn. Leipzig: Fleischer.
- Cox CB. 1969. The problematic Permian reptile Eunosaurus. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 18:165-196.
- Cuvier G. 1799. *Leçons d'anatomie comparée*, Tome I. Paris: Baudouin, Imprimeur de L'Institut National des Sciences et des Arts. Cuvier 1825.
- Gaffney ES. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle Proganochelys. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 194:1-263.
- Gilbert SF. 2010. *Developmental Biology*. 9ª edição. Sunderland: Sinauer Associates, Inc.
- Gilbert SF, Loredó GA, Brukman A, Burke AC. 2001. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. *Evolution & Development* 3:47-58.
- Hirasawa T, Nagashima H, Kuratani S. 2013. The endoskeletal origin of the turtle carapace. *Nature Communications* 4:2107.
- Hirasawa T, Pascual-Anaya J, Kamekazi N, Taniguchi M, Mine K, Kuratani S. 2015. The evolutionary origin of the turtle shell and its dependence on the axial arrest of the embryonic rib cage. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 324B:194-207.
- Joyce WG. 2015. The origin of turtles: a paleontological perspective. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*. 324B:181-193.
- Joyce WG, Lucas SG, Scheyer TM, Heckert AB, Hunt AP. 2009. A thin-shelled reptile from the Late Triassic of North America and the origin of the turtle shell. *Proceedings of the Royal Society B* 276:507-513.
- Kuraku S, Usuda R, Kuratani S. 2005. Comprehensive survey of carapacial ridge-specific genes in turtle implies co-option of some regulatory genes in carapace evolution. *Evolution & Development* 7:3-17.
- Kuratani S, Kuraku S, Nagashima H. 2011. Evolutionary developmental perspective for the origin of turtles: the folding theory for the shell based on the developmental nature of the carapacial ridge. *Evolution & Development* 13:1-14.
- Lee MSY. 1997. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 120:197-280.
- Li C, Wu XC, Rieppel O, Wang TL, Zhao LJ. 2008. Ancestral turtle from the late Triassic of southwestern China. *Nature* 456:497-501.
- Loredó GA, Brukman A, Harris MP, Kagle D, et al., Gilbert SF. 2001. Development of an evolutionarily novel structure: fibroblast growth factor expression in the carapacial ridge of turtle embryos. *Journal of Experimental Zoology* 291A:274-281.
- Lyson TR, Joyce WG. 2012. Evolution of the turtle bauplan: the topological relationship of the scapula relative to the ribcage. *Biology Letters* 8:1028-1031.
- Lyson TR, Bever GS, Scheyer TM, Hsiang AY, Gauthier JA. 2013. Evolutionary origin of the turtle shell. *Current Biology* 23:1113-1119.
- Meckel JF. 1824. *System der Vergleichenden Anatomie*. Teil. 2. Abth. 1. Halle: Renger.
- Moustakas JE. 2008. Development of the carapacial ridge: implications for the evolution of genetic networks in turtle shell development. *Evolution & Development* 10:29-36.
- Müller GB, Wagner GP. 1991. Novelty in evolution: restructuring the concept. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:229-256.
- Nagashima H, Kuraku S, Uchida K, Ohya YL, Narita Y, Kuratani S. 2007. On the carapacial ridge in turtle embryos: its developmental origin, function and the chelonian body plan. *Development* 134:2219-2226.
- Nagashima H, Sugahara F, Takechi M, Sato N, Kuratani S. 2015. On the homology of the shoulder girdle in turtles. *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)* 324B:244-254.
- Nagashima H, Sugahara F, Takechi M, Ericsson R, Kawashima-Ohya Y, Narita Y, Kuratani S. 2009. Evolution of the turtle body plan by the folding and creation of new muscle connections. *Science* 325:193-196.
- Nagashima H, Kuraku S, Uchida K, Kawashima-Ohya Y, Narita Y, Kuratani S. 2012. Body plan of turtles: an anatomical, developmental and evolutionary perspective. *Anatomical Science International* 87:1-13.
- Saint-Hilaire G. 1809. Sur les tortues molles, nouveau genre sous le nom de Trionyx, et sur la formation des carapaces. *Annales Muséum National D'Histoire Naturelle Paris* 14:1-20.
- Saunders JW Jr. 1948. The proximo-distal sequence of origin of the parts of the chick wing and the role of the ectoderm. *Journal of Experimental Zoology* 108:363-403.
- Scheyer TM, Brüllmann B, Sánchez-Villagra MR. 2008. The ontogeny of the shell in side-necked turtles, with emphasis on the homologies of costal and neural bones. *Journal of Morphology* 269:1008-1021.
- Schoch RR, Sues H-D. 2015. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of turtle body plan. *Nature* 523(7562):584-587.
- Seeley HG. 1892. On a new reptile from Welte Vreden (Beaufort West), Eunosaurus africanus (Seeley). *The Quaternary Journal of the Geological Society of London* 47:583-585.
- Vallén E. 1924. Beiträge zur Kenntnis der Ontogenie und der vergleichenden Anatomie des Schildkrötenpanzers. *Acta Zoologica* 23:1-127.
- Wagner GP, Lynch VJ. 2010. Evolutionary novelties. *Current Biology* 20(2):48-52.
- Wagner GP. 2007. The developmental genetics of homology. *Nature Reviews* 8:473-479.
- Wagner GP. 2014. *Homology, genes, and evolutionary innovation*. Princeton University Press.
- Zangerl R. 1939. The homology of the shell elements in turtles. *Journal of Morphology* 65:383-409.