

L'origine dinosaurienne des oiseaux

Ronan ALLAIN

Résumé

Le débat sur l'origine des oiseaux occupe les paléontologues depuis près de deux siècles. Des changements méthodologiques majeurs en systématique et la multiplication des découvertes de nouveaux fossiles, en particulier celle des dinosaures à plumes chinois, sont venus conforter et valider l'hypothèse d'une origine dinosaurienne des oiseaux. L'acquisition des caractères aviens est le fruit d'une évolution en mosaïque. Si les oiseaux sont donc bien des dinosaures à part entière, de nombreuses questions demeurent sur l'origine du vol.

Mots clés : dinosaures, origine des oiseaux, Mésozoïque, évolution.

Abstract

The debate on the origin of birds has occupied palaeontologists for nearly two centuries. Major methodological changes in systematics and the increase in the number of new fossil discoveries, especially of feathered dinosaurs from China, have reinforced and validated the hypothesis of a dinosaurian origin of birds.

The acquisition of avian characters is the result of a mosaic evolution.

If birds are dinosaurs, many questions remain about the origin of flight.

Keywords: dinosaurs, origin of birds, Mesozoic, evolution.

Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, chevalier de Lamarck, est le premier scientifique à s'interroger en 1809, dans sa *Philosophie zoologique*, sur l'origine des oiseaux. La présence partagée d'un bec chez les tortues et les oiseaux lui laisse à penser que ces derniers dérivent du groupe des chéloniens. Le débat ainsi initié va se poursuivre pendant près de deux cents ans, émaillé de belles découvertes comme celles des différents spécimens d'*Archaeopteryx*. Ce n'est que récemment qu'il trouve sa conclusion grâce, notamment, à l'étude des dinosaures carnivores ou théropodes à plumes collectés dans des sédiments d'origine continentale du nord-est de la Chine et datant de la fin du Crétacé inférieur (entre 125 et 110 millions d'années).

Archaeopteryx: la naissance d'une icône

C'est en 1861 sous la plume du professeur allemand Hermann von Meyer qu'apparaît pour la première fois le nom de ce qui est, sans doute,

le fossile le plus célèbre au monde *Archaeopteryx lithographica* (Wellnhofer 2009). Hermann von Meyer n'a alors à sa disposition qu'une unique plume découverte dans les carrières de calcaire lithographique de Solnhofen en Bavière, mais on lui a déjà rapporté la découverte d'un squelette complet d'un « animal à plumes » toujours dans les calcaires de Solnhofen, mais cette fois-ci près de la petite ville de Langenaltheim. La première description de ce squelette sera effectuée par le professeur Andreas Wagner qui, réfutant toute théorie évolutionniste, conclura avoir affaire à un reptile à plumes et non à un oiseau. Ce spécimen sera acheté l'année suivante par le musée d'Histoire naturelle de Londres et étudié en détail, dès 1863, par le « Cuvier anglais », Sir Richard Owen, qui va, lui, le considérer comme un oiseau à part entière. Depuis la monographie d'Owen, pas moins de neuf autres spécimens d'*Archaeopteryx* ont été découverts dans la vallée de l'Altmühl parmi lesquels le spécimen de Berlin, le plus beau, et celui de Thermopolis dont la description n'a été réalisée que récemment, en 2005. Souvent qualifié à tort de « forme transitionnelle » ou de « chaînon manquant », des termes aujourd'hui honnis par les paléontologues, *Archaeopteryx* demeure une icône de la paléontologie puisqu'il illustre parfaitement le concept d'évolution en mosaïque en présentant à la fois des caractères d'oiseaux mais aussi de reptiles (figures 1 et 2).

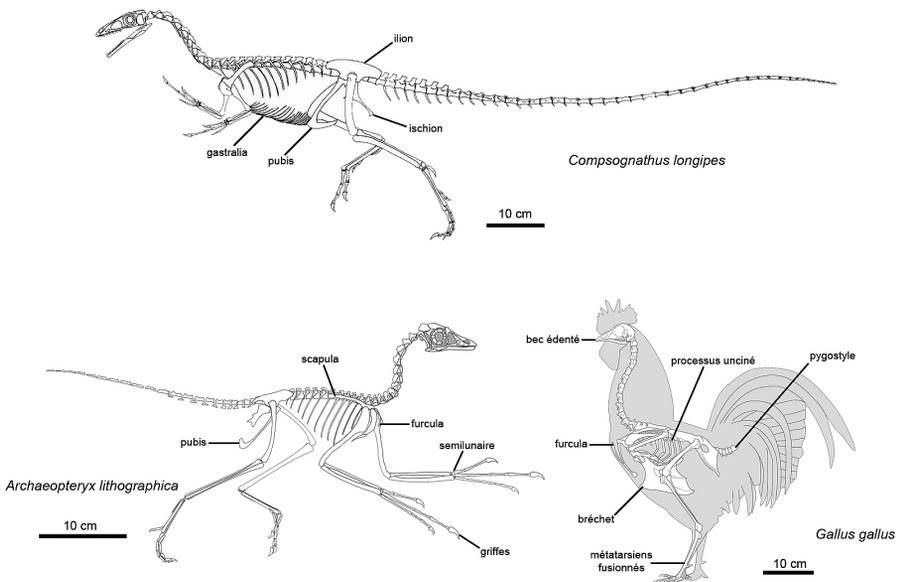


Figure 1 :
Squelettes des trois théropodes *Compsognathus* (d'après Peyer), *Archaeopteryx* et *Gallus* (d'après Coutureau) illustrant certains caractères anatomiques

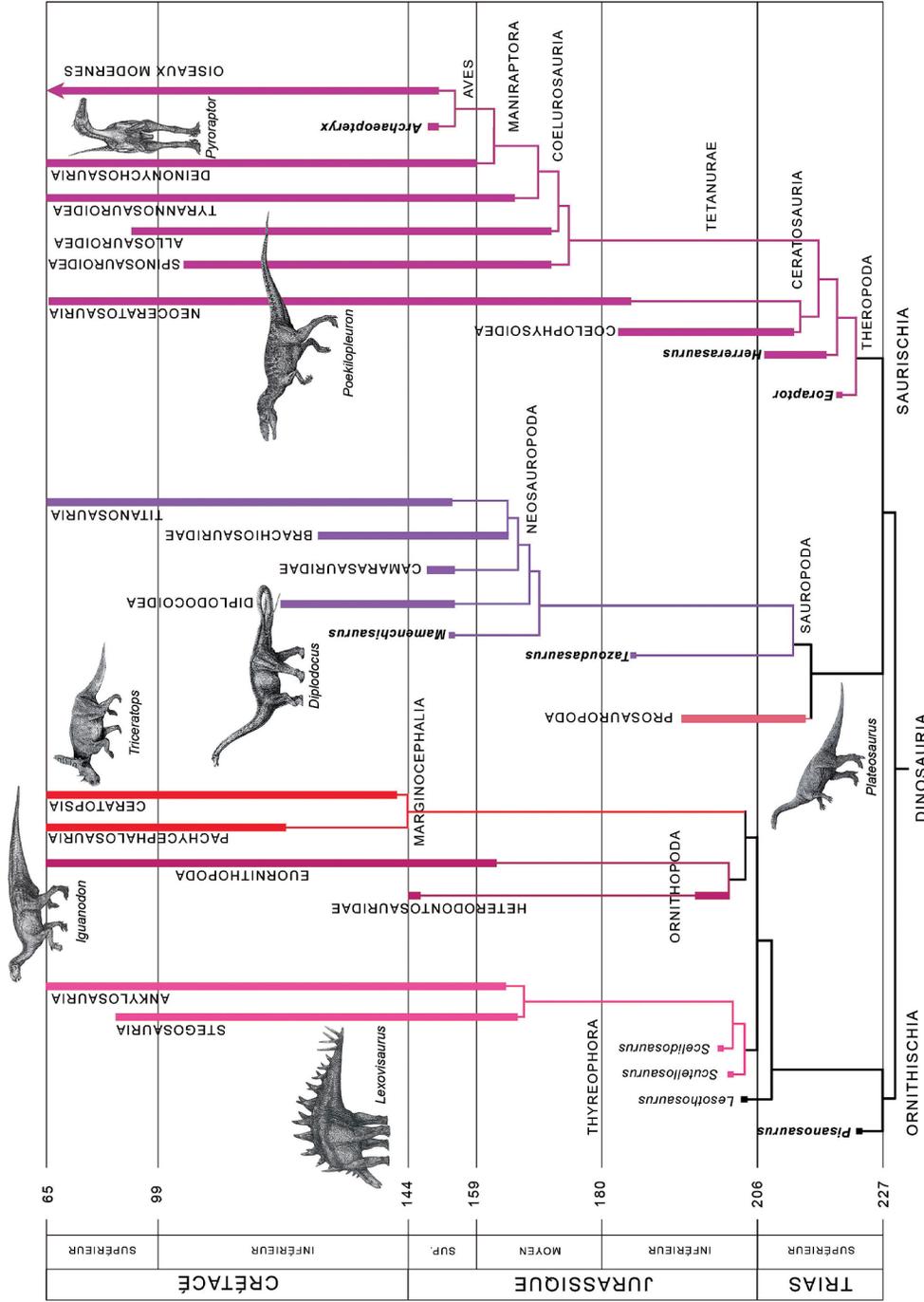


Figure 2 : Arbre phylogénétique décrivant les relations de parenté des principaux groupes de dinosaures, oiseaux inclus (© Roman Allain)

La simple présence de plumes sur les spécimens de Londres et Berlin suffit, à elle seule, aux naturalistes de la fin du XIX^e siècle pour considérer *Archaeopteryx* comme un oiseau. Ce ne serait plus le cas aujourd'hui, car la plume n'est plus caractéristique des oiseaux. Qui plus est, si on regarde bien le plumage d'*Archaeopteryx*, on se rend compte qu'il diffère de celui des oiseaux par l'absence d'alula, c'est-à-dire des plumes fixées sur le pouce, et par le nombre important de plumes bordant les vertèbres caudales (de 15 à 34) alors qu'il n'y en a plus que six chez les oiseaux modernes, toutes reliées au pygostyle (vertèbres caudales soudées). S'ils ne sont pas nombreux, il n'en demeure pas moins que certains caractères anatomiques d'*Archaeopteryx* ne se retrouvent que chez les oiseaux : la structuration des plumes asymétriques pour former une aile, une très longue scapula, des avant-bras aussi longs que l'humérus, l'absence de quatrième trochanter¹ sur le fémur ou un tibia significativement plus allongé que le fémur. Mais bon nombre des caractéristiques d'*Archaeopteryx* autrefois considérées comme exclusives des oiseaux ont maintenant une distribution qui s'étend chez d'autres dinosaures carnivores, comme nous le verrons.

Les caractères reptiliens d'*Archaeopteryx* sont, eux, beaucoup plus nombreux : présence de dents au niveau des os des mâchoires, d'une fenêtre antéorbitaire située entre l'orbite et la narine, d'un carré qui s'articule au squamosal² par l'intermédiaire d'un condyle unique, d'une longue queue osseuse, de griffes au bout des doigts de la main, de gastralia (côtes abdominales) ; le pied comporte encore cinq doigts dont un pouce non-opposable, etc. On comprend alors facilement que les tenants de la théorie de l'évolution de Darwin, comme le suisse Carl Vogt ou l'anglais Thomas Huxley aient vu en *Archaeopteryx* un lien intermédiaire entre reptiles et oiseaux. La question qui va cependant rapidement se poser et déchaîner les passions pendant plus d'une centaine d'années est de savoir à quel groupe de reptiles rattacher les oiseaux.

Hypothèses alternatives de l'origine des oiseaux

Si l'hypothèse d'une origine dinosaurienne des oiseaux est formulée dès 1864 par Karl Gegenbaur et reprise en 1868 par Huxley qui reconnaît 35 caractères uniques aux oiseaux et aux dinosaures carnivores, ou théro-podes, en se fondant essentiellement sur l'étude de leur membre postérieur,

1. Processus osseux servant d'insertion aux tendons.

2. Le carré et le squamosal sont deux os du crâne. Le carré est l'os par l'intermédiaire duquel la mandibule s'articule avec le crâne.

d'autres scientifiques comme l'anglais Harry Govier Seeley ne reconnaissent pas ce lien. Pour ce dernier, les ressemblances mises en avant par Huxley ne sont pas liées à une ascendance commune, mais plutôt à l'évolution convergente fonctionnelle de ces caractères chez deux groupes bien distincts d'animaux bipèdes. Seeley va même plus loin puisqu'il ne reconnaît pas les dinosaures comme formant une entité naturelle unique et les divise en deux groupes sans liens évolutifs particuliers : les saurischiens et les ornithischiens. À l'exception de certains, comme le paléontologue américain Henry Fairfield Osborn, la plupart des scientifiques encore méfiants vis-à-vis des thèses évolutionnistes vont suivre Seeley et les hypothèses quant à l'origine des oiseaux vont se multiplier. Ironiquement, certains vont chercher une ascendance du côté des ptérosaures, alors qu'on sait parfaitement aujourd'hui que les ressemblances entre oiseaux et reptiles volants ne sont, pour le coup, que le fait de convergences liées à l'acquisition du vol et ne reflètent aucune parenté, comme l'atteste la morphologie très différente de l'aile des oiseaux comparée à celle des ptérosaures. Chez ces derniers, la membrane alaire est portée par le doigt IV de la main qui n'existe plus chez les oiseaux.

En 1913, Robert Broom, un anthropologiste sud-africain d'origine écossaise, découvre et décrit le squelette d'un petit archosaure³ primitif ou « thécodonte » qu'il nomme *Euparkeria*. Les dinosaures étant déjà considérés comme trop « spécialisés », Broom présente *Euparkeria* comme étant un ancêtre idéal des oiseaux. *Euparkeria* est avec *Archaeopteryx* un des taxons qui ont eu le plus d'influence dans l'histoire du débat sur l'origine des oiseaux, et les études embryologiques que Broom a conduites alors qu'il était médecin ne sont pas pour rien dans la formulation de cette hypothèse, d'une origine liée à ce petit archosaure. L'hypothèse thécodonte va ensuite trouver un écho favorable après la publication des travaux de l'artiste et autodidacte danois Gerhard Heilmann. Son ouvrage *The Origin of birds* (1926) passe en revue les possibles relations de parenté que pourraient avoir les oiseaux avec les différents groupes de reptiles en se basant sur toutes les données scientifiques connues à cette époque, qu'elles soient anatomiques, embryologiques ou stratigraphiques. Dans ce travail magistral, Heilmann reconnaît que les oiseaux partagent plus de points communs avec les dinosaures qu'avec n'importe quel autre groupe de vertébrés. Mais au dernier moment, il recule car les dinosaures ne semblent posséder ni clavicules, ni furcula comme les oiseaux.

3. Les archosaures sont un groupe de reptiles dont le crâne se caractérise par la présence d'une fenêtre ouverte en avant de l'orbite. Ce groupe inclut essentiellement les crocodiles, les ptérosaures et les dinosaures (oiseaux y compris).

Pour comprendre ce revirement, il faut savoir qu'Heilmann ne fait que suivre à la lettre la loi de Dollo sur la nature irréversible de l'évolution, particulièrement en vogue à cette époque. Cette loi nous dit qu'une structure ou un organe perdu au cours de l'évolution ne saurait réapparaître au sein d'une lignée. Si les thécodontes comme *Euparkeria* ont des clavicules mais que les dinosaures n'en ont pas, la loi de Dollo nous interdit de postuler que les oiseaux qui possèdent une fourchette descendent des dinosaures, car les clavicules seraient réapparues au cours de l'évolution. Rien n'empêche en revanche de penser que les thécodontes sont directement à l'origine des oiseaux. Ironie du sort une fois encore, les premières clavicules de dinosaures, soudées comme chez les oiseaux, vont être découvertes quelques années après la parution du livre d'Heilmann. Il est, hélas, trop tard puisque l'hypothèse thécodonte va prendre le pas sur les hypothèses alternatives pendant les 50 années qui vont suivre. Aujourd'hui encore, les quelques derniers détracteurs de l'origine dinosaurienne des oiseaux continuent de mettre cette hypothèse en avant. Il est pourtant admis depuis longtemps que les thécodontes ne forment pas un groupe monophylétique⁴ puisqu'on a longtemps placé par défaut dans ce groupe fourre-tout toutes les espèces d'archosaures fossiles qu'on ne pouvait rattacher ni aux crocodiles, ni aux ptérosaures, ni aux dinosaures.

Pendant les années 1960, les travaux du paléontologue américain John Ostrom sur les dinosaures carnivores vont peu à peu ramener l'hypothèse dinosaurienne sur le devant de la scène. À la même époque, l'herpétologue anglais Alan Walker décrit le crocodylomorphe *Sphenosuchus* du Jurassique inférieur d'Afrique du Sud. Il note de nombreuses similitudes au niveau du crâne de ce spécimen et de celui des oiseaux qui pourrait suggérer que ces derniers et les crocodiles partagent un ancêtre commun. Cette idée a été reprise quelque temps après par le paléontologue américain Larry Martin et son équipe. Il a été, là encore, prouvé depuis que les caractères partagés par les crocodiles et les oiseaux sont bien réels, mais sont aussi le fait soit de convergences évolutives, soit des caractères ancestraux liés à une ascendance plus ancienne.

C'est un changement conceptuel et méthodologique radical en systématique, à savoir l'utilisation de la méthode cladistique de Willi Hennig – qui permet de reconstruire les liens de parentés en n'utilisant que le partage des innovations évolutives et non pas celui des caractères

4. En systématique (la science qui a pour objet de classer les espèces) phylogénétique, un groupe monophylétique ou clade est un groupe constitué d'un ancêtre (hypothétique) et de tous ses descendants.

ancestraux – qui va permettre dans les années 1980 d’entrevoir la porte de sortie de ce débat centenaire. En effet, seule l’hypothèse dinosaurienne résiste au test de la systématique phylogénétique et s’est désormais imposée à la quasi-totalité des paléontologues (figure 2). Ainsi, la découverte des dinosaures à plumes chinois à la fin des années 1990 n’est venue que conforter l’argumentation des partisans de l’origine dinosaurienne des oiseaux et ce, malgré les efforts d’un petit groupe de scientifiques fermement et idéologiquement réfractaires à cette idée.

Les preuves paléontologiques de l’origine dinosaurienne des oiseaux

Le fait que les oiseaux soient tellement distincts des autres groupes de vertébrés ne doit pas nous faire oublier que, sauf à accepter une vision créationniste du vivant, ils partagent un ancêtre commun avec un groupe de reptiles. Les preuves anatomiques de l’origine dinosaurienne des oiseaux sont issues de nombreuses études comparatives et il existe aujourd’hui plus d’une centaine de caractères ostéologiques qui ne sont communs qu’aux dinosaures carnivores et aux oiseaux. Bon nombre de ces caractères changent peu à peu au cours de l’évolution des théropodes, mais pas à la même vitesse, avant d’acquiescer la conformation qu’on leur connaît chez les oiseaux modernes : c’est ce qu’on appelle une évolution en mosaïque. Il serait fastidieux d’énumérer tous ces caractères, mais voici quelques-unes des clefs anatomiques qui nous permettent de faire le lien entre oiseaux et dinosaures carnivores (Chiappe 2007).

Les oiseaux ont un squelette de construction très légère avec des os longs creux que l’on retrouve chez tous les dinosaures carnivores. Chez ces derniers, le crâne s’allège au fur et à mesure de l’évolution, les orbites s’élargissent pour finalement fusionner avec la fenêtre antéorbitaire et la cavité endocrânienne. Cet allègement du squelette se retrouve aussi au niveau du squelette axial et des vertèbres. Les vertèbres des dinosaures carnivores ont une architecture complexe faite de fines lames osseuses et de profondes excavations qui creusent le corps de la vertèbre. Ces excavations ou pleurocœles sont associées chez les oiseaux à la présence de tissus respiratoires. Comme celui de tous les vertébrés, le système respiratoire avien délivre le dioxygène de l’air aux tissus et permet d’évacuer le dioxyde de carbone. Il joue aussi un rôle important dans la thermorégulation. Le système respiratoire des oiseaux diffère cependant de celui des autres vertébrés par la présence, en plus des poumons, de neufs sacs à air qui ont un rôle capital puisqu’ils permettent

une circulation unidirectionnelle de l'air à travers les poumons, cela revient à dire que seul de l'air « frais », riche en dioxygène, circule dans les poumons. Chez les mammifères, au contraire, la circulation est bidirectionnelle : l'air « frais » est constamment mélangé avec l'air appauvri en dioxygène qui est en encore dans les poumons. Ainsi, chez les oiseaux, il y a plus de dioxygène disponible pour être diffusé dans le sang. Les sacs aériens enveloppent les viscères comme des coquilles de noix et produisent des invaginations, dont les pleurocœles précédemment cités, qui pénètrent les os. Le fait de retrouver la même architecture pneumatisée chez les dinosaures suggère que ces derniers avaient déjà un système respiratoire modifié par rapport à celui des autres vertébrés. Il n'est cependant pas possible d'être certain que ce système était aussi avancé que celui des oiseaux modernes. Une autre particularité anatomique intervient également plus ou moins directement dans la respiration avienne. Les processus uncinés, sortes de petites apophyses osseuses présentes sur les côtes des oiseaux, permettent à ces dernières de s'interconnecter et rigidifient donc la cage thoracique. Ils jouent aussi un rôle important dans la ventilation pulmonaire et leur présence chez certains cœlurosauriens (figure 2) conforte l'hypothèse d'une relation étroite entre le système respiratoire des oiseaux et celui des théropodes.

En ce qui concerne le squelette appendiculaire, on constate un allongement du membre antérieur par rapport au membre postérieur, avec, chez les oiseaux primitifs, une longueur du premier qui excède celle du second. Au niveau du membre postérieur, le tibia prend le pas sur le fémur et devient l'os le plus long de la patte. Il va fusionner avec la première rangée de tarsiens (astragale + calcanéum) pour finalement aboutir au tibio-tarse des oiseaux modernes. Si l'articulation de la cheville est donc modifiée, celle du poignet ne l'est pas moins. Chez les théropodes primitifs comme le petit *Coelophysis* du Trias, le poignet est composé de deux rangées de carpiens. Chez les maniraptoriens, un groupe de théropode plus dérivé, on assiste à une réduction de la taille des carpiens de la première rangée et à une fusion de ceux de la deuxième rangée qui vont ainsi former un unique élément, le semi-lunaire (figure 3). Ce dernier assure presque à lui seul l'articulation de la main et va permettre une rotation transversale de la main impossible auparavant. Ce mouvement du poignet existe toujours chez les oiseaux et a même une importance considérable puisque c'est lui qui génère la poussée propulsive pendant le vol. Nous avons déjà parlé des clavicules et de leur supposée absence chez les dinosaures qui avait conduit Heilmann à réfuter tout lien entre oiseaux et dinosaures. Chez les oiseaux modernes, les clavicules

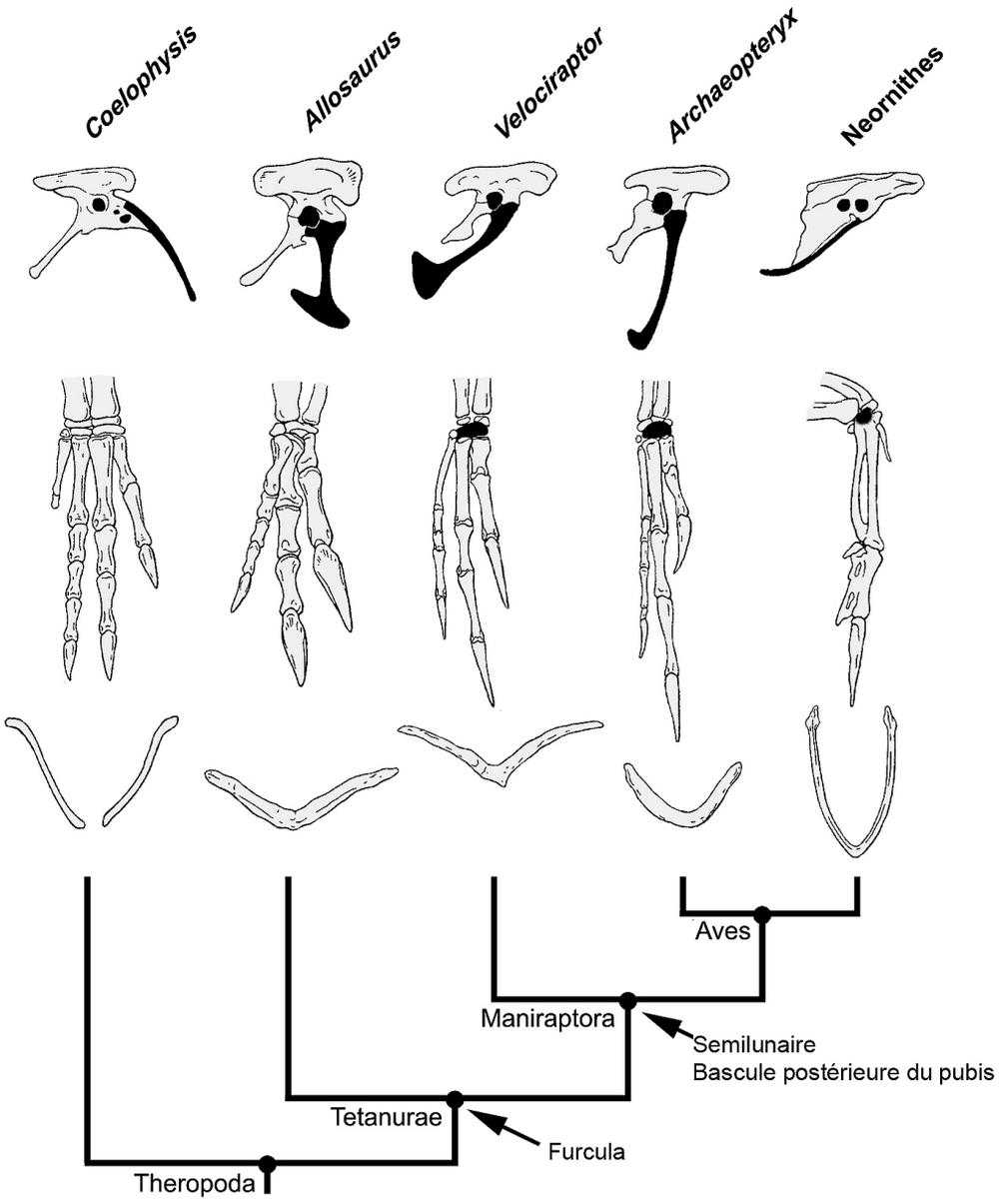


Figure 3:
 Évolution de la position du pubis, de la morphologie du poignet et de la furcula
 chez les théropodes
 (modifié d'après Chiappe 2007)

ont acquis une conformation singulière puisqu'elles ont fusionné pour donner un os unique, la furcula (= fourchette) qui s'articule à la ceinture scapulaire et, plus précisément, aux coracoïdes (figures 1 et 3). C'est sur les deux extrémités de cet os des «vœux» que tirent, sans relâche, depuis de nombreuses générations, petits et grands autour du poulet dominical. À l'instar des plumes, on a longtemps cru que la furcula était l'apanage des oiseaux. Il n'en est rien, et on sait aujourd'hui que presque tous les dinosaures carnivores possédaient une furcula, à l'exception de quelques formes primitives qui conservent cependant deux clavicules.

Les changements au niveau du bassin sont eux aussi multiples, mais le plus emblématique d'entre eux reste sans doute la rétroversion du pubis observée chez les oiseaux et les maniraptorien. Les dinosaures se divisent en deux grands groupes, les ornithischiens et les saurischiens (figure 2). C'est à Seeley qu'on doit en 1888, la création des termes *Ornithischia* et *Saurischia* qui font référence aux deux types de morphologie du bassin qu'on peut observer chez les dinosaures. Le bassin des dinosaures se compose de trois os : l'ilion, l'ischion et le pubis. Ce dernier est dirigé antéro-ventralement chez les sauropodes et les théropodes comme sur le bassin des lézards, d'où le nom saurischien, alors qu'il est dirigé postéro-ventralement, parallèlement à l'ischion, chez les stégosaures, iguanodontes ou autres cératopsiens, comme chez les oiseaux, d'où le nom ornithischien. Cette étymologie est d'autant plus malheureuse que les oiseaux ne dérivent pas du groupe des ornithischiens mais bien de celui des saurischiens, l'orientation postérieure du pubis étant acquise indépendamment chez les deux groupes. Si le pubis est bien orienté vers l'avant chez la plupart des théropodes, on constate qu'au cours de l'évolution du groupe il bascule petit à petit vers l'arrière, pour finalement aboutir chez les maniraptorien à une disposition quasi-équivalente à celle présente chez les oiseaux actuels (figures 1 et 3).

D'autres éléments plus inattendus viennent conforter ces données ostéologiques. La microstructure des coquilles d'œufs de dinosaures et d'oiseaux, par exemple, est très similaire. Ainsi chez la majorité des reptiles, les coquilles d'œufs ne sont-elles constituées que d'une seule couche de cristaux de calcite. En revanche, chez les maniraptorien et les oiseaux, on note la présence d'au moins deux couches cristallines. La couche interne que l'on retrouve chez les crocodiles, les ornithischiens et les sauropodes est formée de cristaux allongés qui croissent radialement par rapport à une sorte de noyau, alors que la couche externe a une structure laminaire. Chez certains oiseaux modernes, une troisième couche vient

se surimposer aux deux précédentes. On a aussi pu montrer, grâce à la découverte exceptionnelle d'un *Oviraptor* en position de couvaison (Clark *et al.* 1999), que certains dinosaures avaient un comportement de nidification similaire à celui des oiseaux. Par ailleurs, avant d'être couvés, les œufs sont déposés au fond du nid par paire de façon séquentielle. La ponte de la couvée entière devait donc prendre plusieurs jours, particularité qu'on ne retrouve que chez les oiseaux : les autres reptiles pondent l'ensemble de leurs œufs en quelques heures.

L'origine des plumes et les dinosaures carnivores chinois

C'est en 1996 qu'est pour la première fois rapportée la découverte d'un petit dinosaure recouvert d'une sorte de pelage qui va être baptisé *Sinosauropteryx*. Deux ans plus tard, c'est au tour de *Protoarchaeopteryx* et de *Caudipteryx* d'être décrits (Ji *et al.* 1998). Mais alors que *Sinosauropteryx* ne présentait qu'un duvet, ces deux nouveaux théropodes chinois possèdent au niveau des pattes antérieures et de la queue de vraies plumes qui rappellent les rémiges des oiseaux modernes. Depuis lors, plus d'une vingtaine d'autres espèces de dinosaures à plumes ont été décrites. Toutes appartiennent au groupe des théropodes, mais à des familles très différentes telles que les compsognathidés, les oviraptorosaures, les theririzinosauridés, les dromaeosauridés et les troodontidés, familles parfois assez éloignées phylogénétiquement des oiseaux (Chiappe 2007). L'une des plus grandes surprises est venue d'un spécimen baptisé *Dilong* (« dragon empereur » en chinois) dont le corps était entièrement recouvert de duvet et qui s'est avéré être un cousin de l'illustre *Tyrannosaurus*, suggérant que ce dernier possédait peut-être lui aussi des plumes, bouleversant la vision traditionnelle qu'on peut avoir du plus grand carnivore qui ait jamais foulé la planète (Xu *et al.* 2004). Ces différents spécimens proviennent tous de la Formation Yixian, dans la province de Liaoning, située au nord-est de Pékin. Cette formation géologique est constituée principalement d'alternances de tufs volcaniques et de calcaires lacustres. Elle date du Crétacé inférieur (environ 125 millions d'années) et est désormais considérée comme le plus beau gisement à préservation exceptionnelle du Monde. Elle a en effet livré des fossiles de dinosaures, de mammifères, d'oiseau et de reptiles volants sur lesquels des structures tégumentaires (phanères dont plumes, poils, becs kératinisés) sont encore préservées. Les niveaux les plus fossilifères sont sous les tufs volcaniques qui, lors de leur dépôt, ont entraîné avec eux la plupart des organismes présents dans la colonne d'eau.

Ceci explique pourquoi les niveaux de tuf sont corrélés à des épisodes de mortalité de masse. Ces dépôts vont en plus venir sceller les sédiments lacustres et créer un micro-environnement anoxique qui stoppe la décomposition par les bactéries. Ils vont aussi empêcher les organismes fouisseurs de se livrer à leur travail habituel et empêcher toute bioturbation ou prédation (Zhou *et al.* 2003).

La présence de plumes sur des dinosaures a bien évidemment été un élément déterminant dans le débat sur l'origine des oiseaux, et une preuve supplémentaire bien gênante pour les détracteurs de l'hypothèse dinosaurienne. Certains d'entre eux n'ont pas hésité à réfuter l'évidence et à proclamer que les soi-disant filaments qui forment le duvet de *Dilong* ou de *Sinosauropteryx* n'étaient en fait que des fibres de collagènes. Mal leur en a pris, puisqu'une étude de ces filaments, réalisée au microscope électronique à balayage, a démontré la présence au niveau de ces structures de mélanosomes, des petits organites intracellulaires à l'intérieur desquels sont fabriquées les pigments protégeant la peau des radiations solaires, qui sont typiques des plumes d'oiseau mais jamais rencontrés sur des fibres de collagène. La prolongation de cette étude sur les mélanosomes fossiles a permis de déduire certaines variations de teintes claires ou foncées ainsi que la présence de motifs (rayures, taches...) chez certains dinosaures à plumes comme *Sinosauropteryx* et *Anchiornis* (Li *et al.* 2010, Zhang *et al.* 2010).

Ce dernier petit théropode de la famille des troodontidés a d'autres particularités. *Anchiornis* est tout d'abord le plus vieil animal à plumes connu à ce jour puisqu'il date du début du Jurassique supérieur (155 millions d'années) et est donc antérieur à *Archaeopteryx* (150 millions d'années). Les détracteurs de l'origine dinosaurienne des oiseaux ont longtemps prétendu que les oiseaux ne pouvaient descendre des deinonychosaures (figure 2) pour la simple raison qu'*Archaeopteryx* était plus vieux de 30 millions d'années que les premiers représentants connus de ce groupe. La découverte d'*Anchiornis* est venue réfuter définitivement cet argument, au demeurant stupide quand on connaît le caractère parcellaire des archives fossiles, et quand on sait que la cladistique ne fait qu'envisager un ancêtre commun qui existait forcément avant et non pas une relation de type ancêtre à descendant entre *Archaeopteryx* et les deinonychosaures connus. La troisième particularité d'*Anchiornis* est d'avoir des plumes non seulement aux avant-bras mais aussi au niveau des pattes postérieures. *Anchiornis* n'est d'ailleurs pas le seul dinosaure à quatre « ailes » connu, *Microraptor* possédait lui aussi de longues plumes, tant sur les membres antérieurs que sur les postérieurs. Cette remarquable

physionomie pose bien évidemment le problème de l'origine et de la fonction des plumes chez les dinosaures.

On a longtemps pensé que les plumes des oiseaux dérivait des écailles des reptiles. Ce n'est cependant pas le cas puisqu'elles sont composées de β -kératine et non pas d' α -kératine comme les phanères reptiliens. Elles forment un édifice kératinisé, ramifié, produit par l'épiderme et croissent à partir de projections de peau produites par des invaginations de l'épiderme qu'on appelle follicule, mais ne sont en aucun cas des écailles transformées. Les plumes des oiseaux modernes se composent d'un axe central, creux à sa base, le calamus, et plein dans sa partie principale, le rachis. Ce dernier porte des barbes insérées de part et d'autre du rachis, et enchevêtrées par des barbules dotées de petits crochets. La diversité des formes de plumes observées chez les dinosaures permet de retracer l'évolution de cette structure tégumentaire complexe telle qu'elle a été inférée par Prum et Brush (2002). Au stade le plus primitif, la plume est un simple cylindre creux produit par le follicule. Au cours des stades suivants, les barbes non ramifiées rattachées au calamus vont peu à peu fusionner au rachis pour donner des plumes planes. Les barbules vont ensuite structurer la plume avant que celle-ci ne devienne asymétrique.

On s'arrête souvent à la fonction des plumes qui nous apparaît la plus évidente et la plus importante pour les oiseaux, celle du vol, mais c'est oublier un peu vite que la plume joue aussi un rôle d'isolant thermique, de camouflage et de caractère sexuel secondaire chez les oiseaux. Les dinosaures étant des animaux exclusivement terrestres, c'est bien évidemment du côté d'une de ces fonctions qu'il faut chercher pour comprendre le succès évolutif de la plume. Jusqu'ici, aucune ne semble pouvoir primer sur l'autre et les seules certitudes scientifiques qui demeurent sont que la plume n'est plus l'apanage des oiseaux et que sa fonction primordiale n'a rien à voir avec le vol : il s'agit là d'un des plus beaux cas d'exaptation connu dans l'histoire évolutive des vertébrés.

***Xiaotingia* : la chute d'une icône !**

Si les étroites relations de parentés entre oiseaux et dinosaures carnivores sont aujourd'hui fermement et scientifiquement établies, de nombreuses questions demeurent quant à l'origine du vol chez les oiseaux. Deux écoles « s'affrontent » à ce sujet. La première soutient que les oiseaux ont commencé à voler à partir des arbres, au travers de l'évolution de petits dinosaures arboricoles et peut être même planeurs. La seconde

propose que les premiers oiseaux se sont « envolés » à partir du sol, au travers de l'évolution de petits dinosaures coureurs qui avantagés par la poussée que leur conféraient leurs ailes auraient fini par décoller. Il est pour l'instant très difficile de trancher entre ces deux hypothèses. La découverte des dinosaures à quatre ailes en Chine (Xu *et al.* 2003), et le stade d'évolution des plumes chez ces dinosaures semble aller dans le sens d'un vol plané. D'un autre côté, les travaux de K. Dial (2003) ont montré que chez certains oiseaux les jeunes individus, incapables de voler, étaient en revanche capables d'atteindre des zones refuges haut perchées en courant sur des surfaces presque verticales. Les animaux sont dans ce cas plaqués à la surface qu'ils escaladent grâce aux mouvements de leur bras. Ce comportement locomoteur n'est pas réalisable si on entrave les ailes des oisillons.

Du côté des fossiles, aucune certitude non plus et beaucoup de chercheurs doutent même qu'*Archaeopteryx* pouvait réaliser un vol battu efficace et pensent qu'il devait essentiellement planer. Comme nous l'avons dit, *Archaeopteryx* ne présente que peu de caractères typiquement aviens. C'est essentiellement l'asymétrie des plumes et la probable fonction de surface portante des ailes d'*Archaeopteryx* qui font que ce dernier a toujours été considéré comme un oiseau, mais est ce bien le cas ? La découverte et la description en juillet de cette année de *Xiaotingia*, un « *Archaeopteryx* » chinois, a complètement bouleversé la donne et suggère que les archaeopterygides ne seraient plus des oiseaux mais des deinonychosaures (figure 2), c'est-à-dire de « simples » petits dinosaures carnivores (Xu *et al.* 2011). Cela ne remet absolument pas en cause l'origine dinosaurienne des oiseaux, mais bien au contraire met en exergue la grande similitude morphologique qui existe entre les premiers oiseaux et leurs cousins dinosaures les plus proches. Le concept d'oiseau est avant tout un concept humain qui nous est sans doute fort utile, mais qui n'a aucune réalité naturelle, puisque c'est sur la base de quelques caractères ou de quelques animaux choisis de façon subjective par le scientifique ou l'observateur que l'on va définir le contenu du groupe « oiseau ». La paléontologie reste une science de terrain et il faut s'attendre à d'autres découvertes dans les prochaines années qui viendront valider telle ou telle hypothèse. Mais pour l'instant, deux questions restent en suspens : quel est le plus vieil oiseau connu ? et quand vivait-il ?

Conclusion

L'origine des oiseaux est un parfait exemple de ce qu'est la macro-évolution. Elle illustre parfaitement l'addition séquentielle d'adaptations que l'on a longtemps crues liées au vol, et donc très fortement associées au concept d'oiseau. Ces adaptations ne sont cependant pas apparues toutes d'un seul coup chez un animal particulier qui serait le premier oiseau : les caractères primitifs observés chez *Archaeopteryx* en sont la preuve. Bien au contraire, de nombreuses caractéristiques associées aux oiseaux et au vol sont d'abord apparues chez des dinosaures non aviens, chez qui elles servaient à bien d'autres fonctions que le vol.

Le fait de reconnaître les oiseaux comme des dinosaures à part entière a un impact profond sur la vision qu'il faut avoir de la biodiversité actuelle et passée. On peut lire un peu partout que le Mésozoïque est l'ère des grands reptiles et plus particulièrement des dinosaures, alors que le Cénozoïque est l'ère des mammifères. Ces derniers auraient profité de l'extinction de masse survenue il y a 65 millions d'années et qui aurait provoqué la disparition, entre autres, des dinosaures. Cette image d'Épinal est liée en grande partie à la très mauvaise conception qu'ont la plupart des gens de l'évolution, en y voyant une sorte de transformation progressive des êtres vivants dans laquelle les mammifères et l'homme seraient les produits les plus aboutis. Identifier les oiseaux comme un groupe de dinosaures parmi d'autres permet au contraire d'affirmer que les dinosaures n'ont pas disparu il y a 65 millions d'années et qu'ils sont plus diversifiés dans la nature actuelle que les mammifères puisqu'on compte seulement 3 500 espèces de mammifères contre 10 000 espèces d'oiseaux. L'avenir appartient aux dinosaures...

Bibliographie

- CHIAPPE L.M. (2007). *Glorified Dinosaurs: the origin and early evolution of birds*. John Wiley & Sons, Hoboken.
- CLARKE J.M., NORELL M.A. & CHIAPPE L.M. (1999). An oviraptorid skeleton from the Late Cretaceous of Ukhaa Tolgod, Mongolia, preserved in an avian-like brooding position over an oviraptorid nest. *American Museum Novitates* **3265**, 1-36.
- DIAL K.P. (2003). Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science* **299**, 402-404.
- HEILMANN G. (1926). *The Origin of Birds*. Appleton, New York.
- HU D., HOU L., ZHANG L. & XU X. (2009). A pre-Archaeopteryx troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature* **461**, 640-643.
- HUXLEY T.H. (1868). On the animals which are most nearly intermediate between birds and reptiles. *Annals and Magazine of Natural History* **2**, 66-75.

- Ji Q., CURRIE P.J., NORELL M.A. & Ji S.A. (1998). Two feathered dinosaurs from northeastern China. *Nature* **393**, 753-761.
- LI Q. *et al.* (2010). Plumage color patterns of an extinct dinosaur. *Science* **327**, 1369-1372.
- OWEN R. (1863). On the *Archeopteryx* of Von Meyer, with a description of the fossil remains of a long-tailed species from the lithographic stone of Solnhofen. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* **153**, 33-47.
- PRUM R.O. & BRUSH A.H. (2002). The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quarterly Review of Biology* **77**, 261-295.
- WELLNHOFFER P. (2009). *Archaeopteryx. The icon of Evolution*. Verlag Friedrich Pfeil, München.
- XU X. *et al.* (2003). Four-winged dinosaurs from China. *Nature* **421**, 335-340.
- XU X. *et al.* (2004). Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* **431**, 680-684.
- XU X., YOU H., DU K. & HAN F. (2011). An *Archaeopteryx*-like theropods from China and the origin of Avialae. *Nature* **475**, 465-470.
- ZHANG F. *et al.* (2010). Fossilized melanosomes and the colour of Cretaceous dinosaurs and birds. *Nature* **463**, 1075-1078.
- ZHOU Z., BARRETT P.M. & HILTON J. (2003). An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem, *Nature* **421**, 807-814.