

de n'importe quel autre groupe fossile, mais que les théropodes n'ont pas de clavicules, au contraire des oiseaux, où ces os sont fusionnés en une fourchette. Comme les autres reptiles possèdent des clavicules, il en conclut que les théropodes les ont perdues ; et comme il pense qu'un caractère disparu au cours de l'évolution ne réapparaît jamais, il déduit que les oiseaux n'ont pas évolué à partir des théropodes, mais d'un groupe de reptiles plus archaïques qui

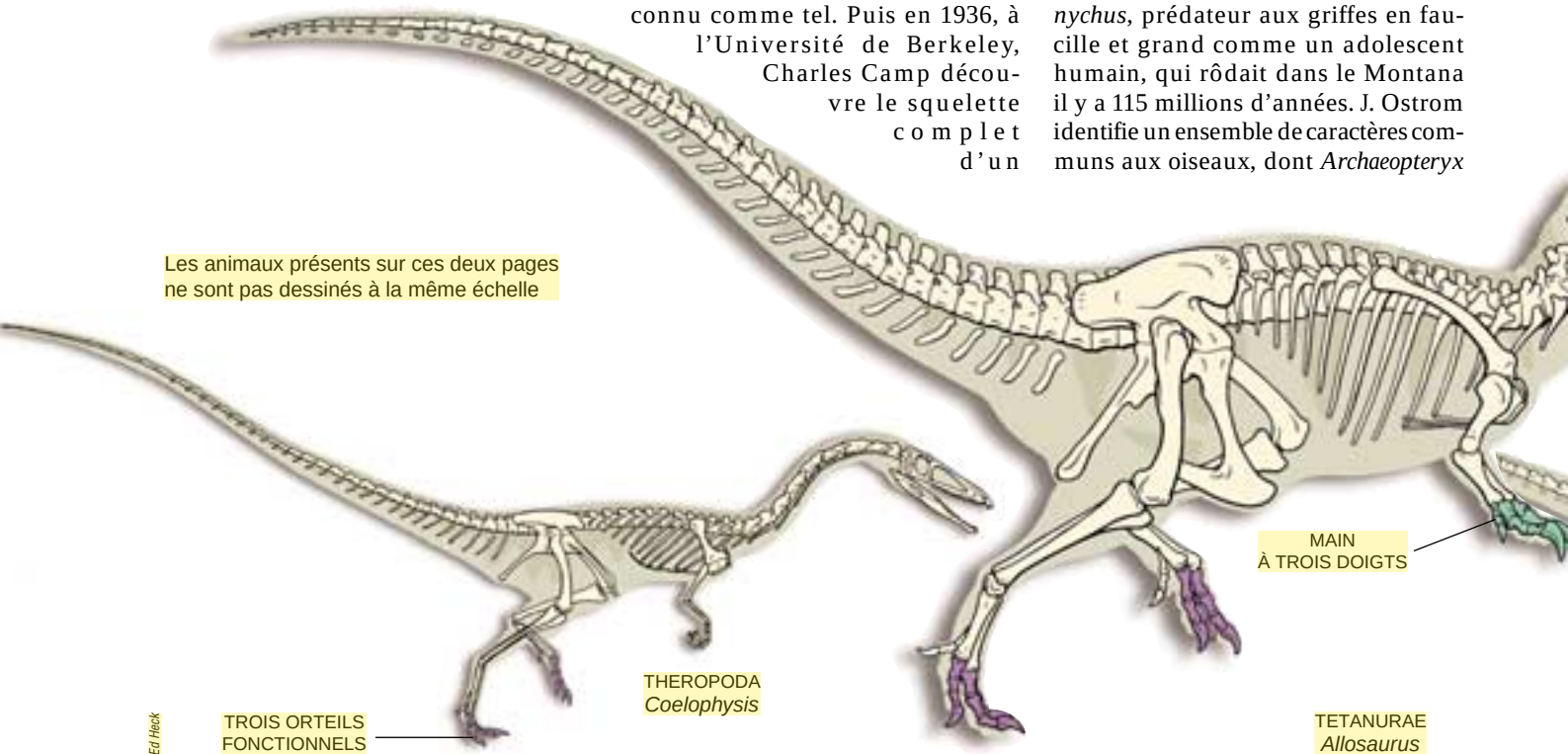
possédaient des clavicules. Comme Seeley, Heilmann attribue à la bipédie les ressemblances entre les oiseaux et les dinosaures.

Ces conclusions s'imposent durablement, malgré de nouvelles découvertes qui lèvent la principale objection d'Heilmann : les théropodes possèdent des clavicules. En 1924, la publication d'un dessin anatomique d'*Oviraptor* (un théropode à tête de perroquet) montre la présence d'une fourchette, mais cet os n'est pas reconnu comme tel. Puis en 1936, à l'Université de Berkeley, Charles Camp découvre le squelette complet d'un

petit théropode du Jurassique inférieur (de 210 à 170 millions d'années) qui possède des clavicules. Des travaux plus récents démontrent, plus généralement, la présence de clavicules chez de nombreux théropodes apparentés aux oiseaux.

À la fin des années 1960, un siècle après la communication controversée de Huxley à la Société géologique de Londres, John Ostrom, de l'Université Yale, décrit le squelette du théropode du groupe des maniraptorien *Deinonychus*, prédateur aux griffes en faucille et grand comme un adolescent humain, qui rôdait dans le Montana il y a 115 millions d'années. J. Ostrom identifie un ensemble de caractères communs aux oiseaux, dont *Archaeopteryx*

Les animaux présents sur ces deux pages ne sont pas dessinés à la même échelle



Des dinosaures aux oiseaux

L'arbre de droite relie les oiseaux aux dinosaures, dont ils descendent. Cet arbre, ou cladogramme, est obtenu par la méthode cladiste, qui prend en compte l'importance des caractères présents chez les animaux. Au cours de l'évolution, un animal peut présenter un nouveau caractère héréditaire : deux groupes qui partagent un ensemble de caractères nouveaux sont plus proches qu'ils ne le sont des autres animaux dépourvus de ces caractères. Les embranchements du cladogramme (*points*) marquent l'apparition d'une lignée dotée d'une nouvelle série de caractères dérivés.

Dans ce cladogramme, tous les théropodes descendent d'un ancêtre dinosaurien possédant des os creux et trois orteils fonctionnels. Les théropodes sont toujours des dinosaures : ils sont seulement un sous-groupe des dinosaures saurischiens. Chaque lignée est donc incluse dans une lignée plus large (*rectangles colorés*). Ainsi les oiseaux (*Aves*) sont des maniraptorien, qui sont des téranures, qui sont eux-mêmes des dinosaures théropodes.



LIGNÉES DE DINOSAURES
NE CONDUISANT PAS
AUX OISEAUX

DINOSAURIA

SAURISCHIA

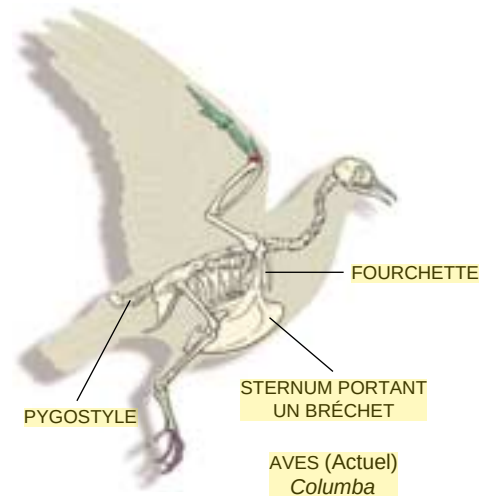
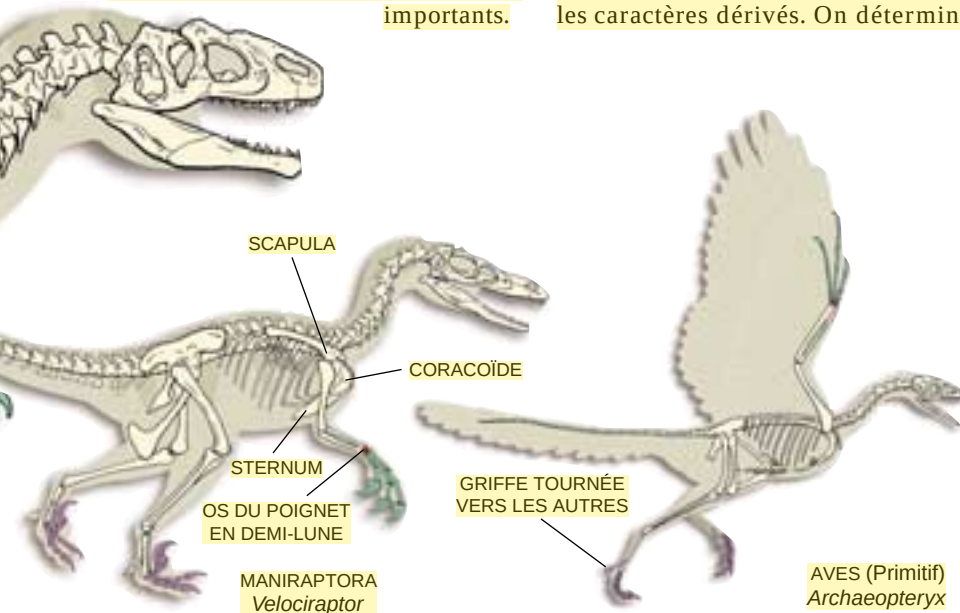
et *Deinonychus*, et à d'autres théropodes, mais que ne possèdent pas d'autres reptiles. Il en déduit que les oiseaux descendent directement des théropodes.

À la même époque, une nouvelle méthode d'étude des relations entre les organismes vivants se développe et confirme les conclusions d'Ostrom. On classait auparavant les organismes en se fondant sur leurs ressemblances et sur leurs différences : on excluait une espèce d'un groupe quand elle présentait des caractères absents chez les autres membres du groupe. En revanche, la nouvelle méthode, la cladistique, propose des groupements fondés seulement sur les caractères importants.

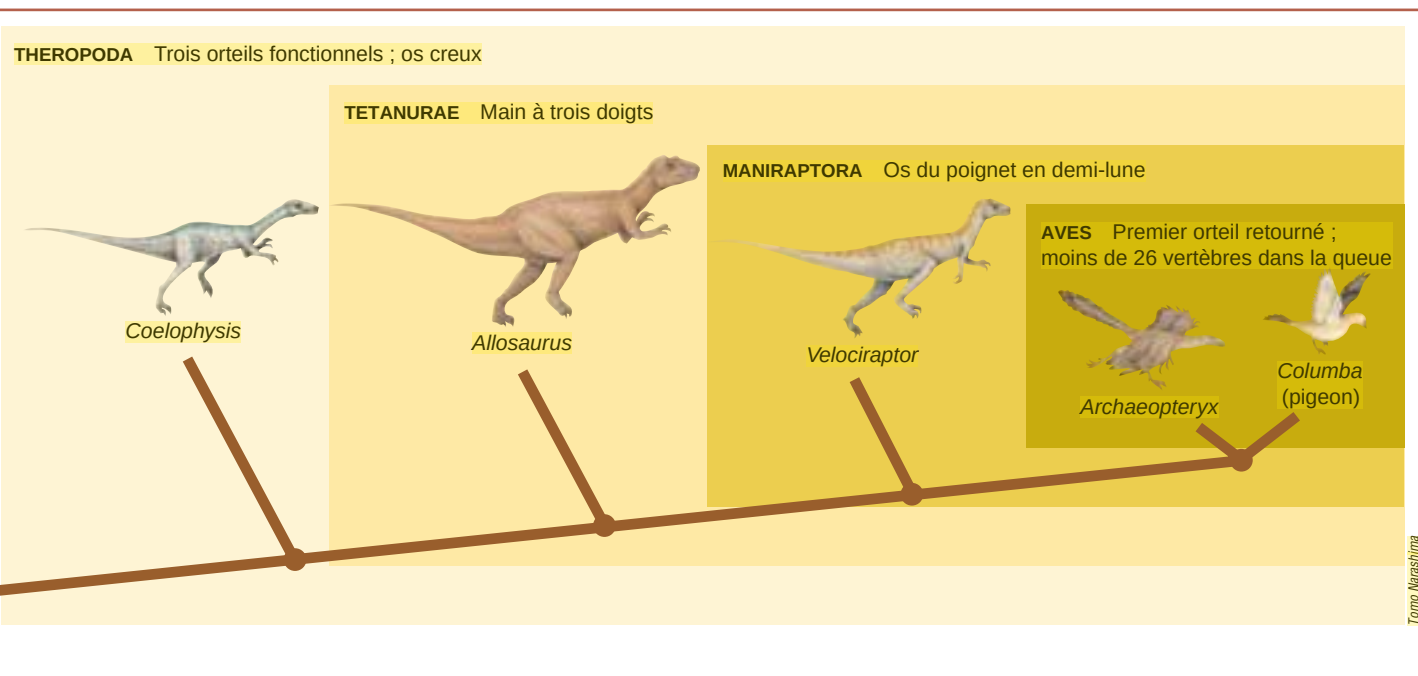
Cette méthode s'appuie sur le précepte néo-darwinien selon lequel l'évolution résulte de mutations et de sélections : de nouveaux caractères apparus au hasard des mutations dans un organisme se retrouvent dans un nombre de plus en plus grand d'individus quand ils favorisent la survie et la reproduction de ceux-ci ; ayant plus de descendants, les individus les mieux adaptés transmettent davantage les gènes qui codent leurs adaptations favorables. Deux groupes d'animaux qui partagent un ensemble de ces caractères nouveaux, ou « dérivés », sont plus proches l'un de l'autre qu'ils ne le sont de groupes présentant les caractères originaux, mais pas les caractères dérivés. On détermine

donc les relations qui unissent les organismes par l'identification de ces caractères dérivés.

Les résultats des analyses cladistiques, qui portent généralement sur de nombreux caractères, sont présentés sur un diagramme nommé



2. LES THÉROPODES de la lignée des oiseaux (Aves) présentent des caractères qui ont révélé l'origine dinosaurienne des oiseaux. Dans leur ordre d'apparition, ces caractères sont : les trois orteils fonctionnels (*en violet*), la main à trois doigts (*en vert*) et l'os du poignet en demi-lune (*en rouge*). *Archaeopteryx*, le plus ancien oiseau connu, possédait aussi des caractères nouveaux par rapport à ses ancêtres théropodes, telle la griffe de l'orteil arrière qui fait face aux autres griffes. Pendant la suite de l'évolution des oiseaux, de nombreux caractères changent. Notamment, les doigts fusionnent, la queue est réduite à quelques vertèbres soudées, et l'orteil arrière descend, permettant au pied d'agripper fermement les branches des arbres.



cladogramme, dont les arborescences indiquent l'ordre d'apparition des caractères et des nouveaux groupes (voir l'encadré pages 32 et 33). Chaque embranchement correspond à l'apparition d'un groupe fondateur qui possède des caractères dérivés, absents des groupes précédents. Cet ancêtre et tous ses descendants forment un groupe étroitement apparenté, nommé «clade».

Dans les années 1970, la cladistique n'est pas suffisamment répandue, et J. Ostrom ne l'utilise pas. En revanche, dix ans plus tard, à l'Université de Berkeley, Jacques Gauthier entreprend une vaste étude cladistique des oiseaux, des dinosaures et de leurs parents reptiliens, en se fondant sur les comparaisons de J. Ostrom et sur bien d'autres caractères. Il confirme que les oiseaux descendent de petits dinosaures théropodes. Le maniraptorien aux griffes

en faucille décrit par J. Ostrom, *Deinonychus*, est bien l'un des plus proches parents des oiseaux.

Les oiseaux sont des dinosaures

Aujourd'hui, le cladogramme de la lignée qui conduit des théropodes aux oiseaux montre que le clade des Aves (celui des oiseaux) comprend *Archaeopteryx* et tous ses descendants. Ce clade est inclus dans le clade plus large des théropodes maniraptorien, lui-même inclus dans celui des théropodes téta-noures, descendants des théropodes les plus primitifs ; ces derniers ont eux-mêmes évolué à partir de dinosaures non théropodes. Ce cladogramme montre que les oiseaux ne sont pas seulement les descendants des dinosaures : ce sont des dinosaures à part entière, donc des reptiles. Les oiseaux ne sont

pas plus différents des autres reptiles que les hommes ne le sont des autres mammifères

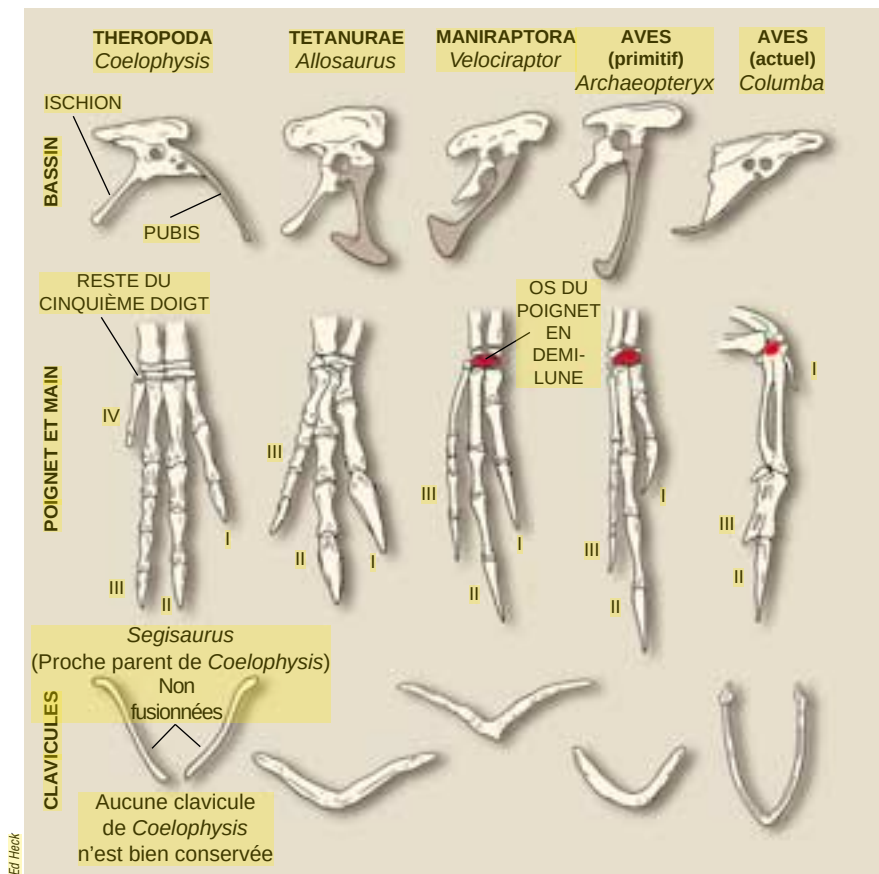
Les études de J. Gauthier et d'autres paléontologues démontrent que de nombreux caractères qui étaient classiquement considérés comme spécifiques aux oiseaux sont apparus avant ceux-ci, chez leurs ancêtres théropodes, voire plus tôt encore. Ces caractères, qui étaient des adaptations des dinosaures terrestres, furent conservés ou modifiés ; les modifications permirent le vol et un mode de vie arboricole. Dresser la liste de tous ces caractères serait trop long : nous nous contenterons ici de passer en revue, dans leur ordre d'apparition, ceux qui sont associés à l'apparition du vol. Naturellement, l'apparition des caractéristiques des théropodes qui précéderent les oiseaux ne fut pas simultanée ; certaines apparurent même avant les théropodes.

L'ancêtre reptilien direct des dinosaures théropodes est un petit carnivore bipède qui marche comme un oiseau. Ses mains sont libres pour saisir des objets ou des proies, et le plus long doigt est le deuxième, non le troisième comme chez les autres reptiles. Il a toutefois cinq doigts par main, alors que presque tous les théropodes primitifs et les oiseaux en ont trois.

Chez cet animal, l'articulation de la cheville est déjà en charnière, et les métatarses sont allongés, relevés : l'animal marche, comme les dinosaures après lui, sur la pointe des pieds et il place un pied devant l'autre au lieu de ramper. Les nombreuses modifications ultérieures du pied permettent probablement une foulée plus longue et plus rapide, qualité qui aidera ultérieurement les théropodes à s'envoler.

Les premiers théropodes présentent des adaptations qui allègent leur squelette : des os creux et des cavités dans le crâne. Comme les oiseaux actuels, leur cou est long et leur dos horizontal. Le quatrième doigt de la main des premiers dinosaures est déjà réduit, et le cinquième doigt a déjà presque disparu. Le quatrième doigt devient bientôt un moignon, puis les deux doigts réduits disparaissent ensemble chez les théropodes téta-noures ; les trois doigts restants fusionnent au cours de l'évolution des oiseaux postérieurs à *Archaeopteryx*.

Les membres postérieurs des premiers théropodes se transforment



3. LA COMPARAISON DES CARACTÈRES anatomiques relie les oiseaux aux théropodes et révèle comment certains caractères se sont modifiés lorsque des dinosaures ont évolué vers la forme aviaire ou que les oiseaux se sont modernisés. Dans le bassin (en haut, de profil), le pubis (en marron), qui pointe initialement vers l'avant (vers la droite), recule progressivement vers l'arrière. Dans la main (au milieu, vue du dessus), les proportions des différents os sont conservées jusqu'aux oiseaux primitifs, mais le poignet se modifie. Dans le poignet des dinosaures maniraptorien, un os discoïde prend une forme en demi-lune qui facilite ensuite le vol battu des oiseaux. La large fourchette en forme de boomerang (en bas, clavicules fusionnées) des téta-noures et des groupes suivants est très proche de celle des oiseaux primitifs, mais elle s'amincit et forme un U plus profond, alors qu'elle devient indispensable au vol.

aussi. Ils s'allongent : le fémur (os de la cuisse) devient plus long que le tibia, et la fibula (l'équivalent du péroné humain) se réduit (chez les oiseaux actuels, la fibula est une fine baguette osseuse dans le pilon). Ces dinosaures marchent sur les trois doigts du milieu, ceux qu'utilisent les oiseaux actuels. Le cinquième orteil, sans articulation, est raccourci et effilé. Le premier orteil, qui dépasse sur le côté du deuxième orteil, est formé d'un os raccourci, d'une articulation et d'une griffe. Il est placé au-dessus des autres orteils. Lorsque *Archaeopteryx* apparaît, cet orteil a tourné et est placé derrière les autres ; chez les oiseaux plus récents, il est plus bas sur la patte, opposable aux autres orteils, et il permet au pied d'agripper les branches.

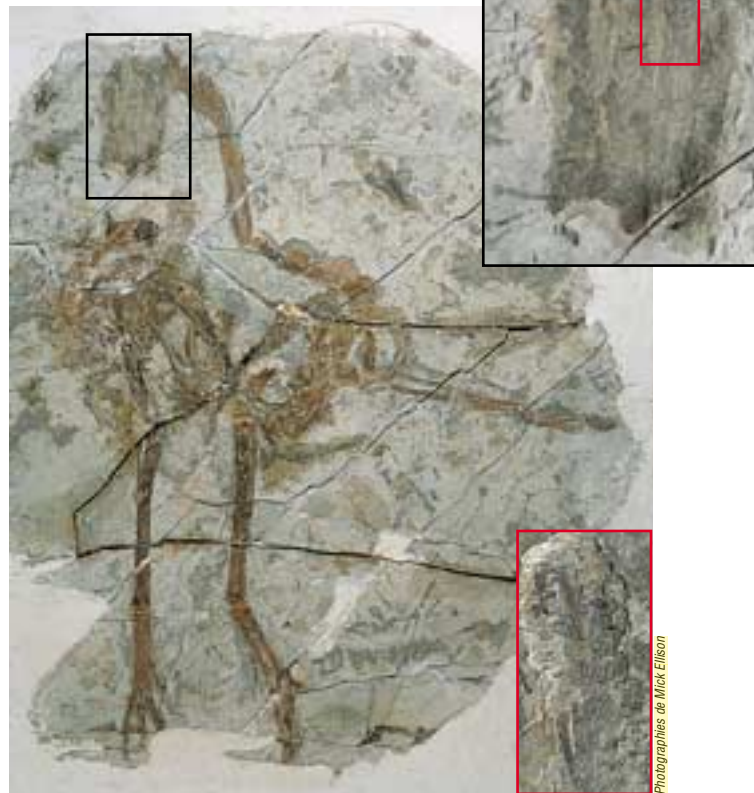
Au cours de l'évolution des théropodes, d'autres caractères qui semblaient être l'apanage des oiseaux apparaissent. Par exemple, le membre antérieur et la ceinture pectorale se modifient, favorisant d'abord la capture de proies, puis l'envol. Les bras s'allongent, sauf chez les carnivores

géants, tels *Carnotaurus*, *Allosaurus* et *Tyrannosaurus* : chez les théropodes primitifs, le membre antérieur est deux fois plus court que le membre postérieur, mais, lorsque *Archaeopteryx* apparaît, le membre antérieur est plus long que le membre postérieur, et cette différence s'accroît encore chez les oiseaux plus récents, auxquels cet allongement confère un battement d'ailes plus puissant.

La main aussi s'allonge, occupant progressivement une plus grande proportion du membre antérieur, et le poignet est remodelé. Les théropodes primitifs ont un os du poignet aplati, qui chevauche la base des premier et second os de la paume et les doigts. Chez les maniraptorien, cet os a une forme en demi-lune le long de la surface de contact avec les os du bras. Cette forme en demi-lune est importante : elle permet à ces animaux de plier le poignet latéralement, et plus seulement verticalement. Ainsi, ils peuvent presque replier leur longue main comme le font les oiseaux actuels avec leurs ailes. Cette main allongée peut aussi être tournée et brusque-

ment projetée vers l'avant pour la capture d'une proie.

La ceinture scapulaire (ensemble des os placés au niveau des épaules) des théropodes primitifs est composée d'une scapula (omoplate) longue et étroite, d'un coracoïde (os qui, associé à la scapula, forme l'articulation de l'épaule) arrondi et de deux clavicules indépendantes, en forme de S, qui relient l'épaule au sternum. La scapula s'allonge ensuite et s'affine, comme le coracoïde, qui s'étire ainsi vers le sternum. Les clavicules fusionnent sur leur ligne médiane et s'élargissent jusqu'à former une fourchette en forme de boomerang (voir la figure 3). Le sternum des tétranoures, à l'origine cartilagineux, s'ossifie en deux plaques, qui fusionnent. L'ensemble de ces modifications consolide le squelette. Plus tard, ce renforcement soutient les muscles du vol ; la fourchette devient un point d'ancrage pour les muscles du membre antérieur, permettant d'abord de saisir, puis de voler.



Photographies de Mick Ellison

4. LES FOSSILES DE THÉROPODES récemment découverts en Chine suggèrent que les structures dont dérivent les plumes sont antérieures à l'apparition des oiseaux. Les filaments le long du dos de *Sinosauropteryx* (à gauche) sont-ils des ébauches de plumes ? *Protarchaeopteryx* (à droite) possédait de vraies plumes, comme le montre la touffe agrandie (en haut, à droite) ; le plus petit cartouche (en bas, à droite) montre une seule plume.

Dans la région du bassin, des vertèbres s'ajoutent à la ceinture pelvienne, et l'orientation du pubis (l'os qui est attaché devant l'articulation de la hanche, sous cette dernière) change : chez les premiers théropodes, comme chez la plupart des reptiles, le pubis pointe vers l'avant et vers le bas ; puis il recule et, chez les oiseaux plus évolués qu'*Archaeopteryx*, devient parallèle à l'ischion (l'os du bassin qui pointe vers l'arrière). Nous ignorons ce qui a favorisé cette évolution, mais le partage de ces caractéristiques par les oiseaux et par d'autres maniraptorien témoigne de leur origine commune.

Au cours de l'évolution des théropodes, leur queue raccourcit et se rigidifie, devenant un balancier plus efficace pendant la course. Steven Gates, de l'Université Brown, a mon-

tré que cette transformation est associée à un changement de fonction : l'ancrage des muscles des membres postérieurs passe de la queue au bassin. Chez les maniraptorien, les muscles qui tiraient les pattes vers l'arrière peuvent alors contrôler la queue. Chez les oiseaux qui évoluent après *Archaeopteryx*, ces muscles semblent utilisés pour diriger la queue, couverte de plumes, pendant le vol.

Ainsi, de nombreux caractères qui étaient autrefois considérés comme caractéristiques des oiseaux sont déjà présents chez les théropodes. Ces caractères sont associés à des fonctions différentes chez les théropodes et chez les oiseaux, mais leur présence a permis l'apparition du vol et d'autres comportements des oiseaux, telle la vie dans les arbres.

Des dinosaures pondeurs et couveurs

Outre l'évolution des caractères morphologiques, nous disposons aujourd'hui d'autres preuves de la filiation entre les dinosaures et les oiseaux. Des aires de ponte de théropodes, trouvées en Mongolie et dans le Montana, indiquent que certains comportements reproducteurs des oiseaux sont apparus avant eux : les œufs n'étaient pas déposés en une seule fois et en grand nombre, comme chez la plupart des autres reptiles, mais par un ou deux, pendant plusieurs jours peut-être, comme chez les oiseaux. Des squelettes du théropode *Oviraptor* ont même été trouvés sur leurs nids : ils auraient été enfouis par des tempêtes de sable alors qu'ils protégeaient leurs œufs (on a nommé l'animal *Oviraptor*, «voleur d'œufs», car on pensait qu'il pillait les nids d'autres dinosaures, mais le choix semble mauvais). Même la coquille des œufs de théropodes a des points communs avec celle des œufs d'oiseaux : elle est formée de deux couches de calcite, la première cristalline et la seconde plus irrégulière et poreuse.

Les plumes, longtemps considérées comme l'apanage des oiseaux, leur seraient aussi antérieures. En 1996 et en 1997, Ji Qiang et Ji Shu'an, du Musée chinois de géologie, ont découvert deux fossiles de la fin du Jurassique ou du début du Crétacé (d'environ 145 millions d'années), dans la province de Liaoning. Le premier, un dinosaure de la taille d'une dinde, nommé *Sinosauropteryx*, porte une frange d'éléments filamenteux le long de la colonne vertébrale et sur la surface du corps. Ces structures sont-elles des précurseurs des plumes ? L'animal n'est pas, en tout cas, un proche parent des oiseaux. Ses bras courts et d'autres caractères apparenteraient *Sinosauropteryx* au théropode *Compsognathus*, qui n'est pas particulièrement proche des oiseaux ni des autres maniraptorien.

Le second animal, *Protarchaeopteryx*, portait apparemment de vraies plumes sur le corps et d'autres, plus longues, sur la queue. Ce serait un théropode maniraptorien (on ne connaîtra sa parenté avec les oiseaux que lorsqu'il sera complètement décrit). Cette découverte prouve que les structures qui se sont progressivement transformées en plumes seraient appa-

Des os dans la polémique

Malgré les nombreuses preuves que les oiseaux descendent de petits dinosaures théropodes terrestres, quelques paléontologues contestent encore l'hypothèse. Ils n'ont toutefois testé aucune des théories concurrentes par la méthode cladistique ou par toute autre méthode analysant objectivement les relations entre les animaux. Voici quelques-uns de leurs arguments, avec les contre-arguments.

Les mains des théropodes et des oiseaux diffèrent : les théropodes ont conservé les premier, deuxième et troisième doigts (ils ont perdu l'annulaire et l'auriculaire), mais les oiseaux possèdent les deuxième, troisième et quatrième doigts. Cette analyse de la main de l'oiseau s'appuie sur des recherches embryologiques : si, dans une main à cinq doigts, certains disparaissent, ce sont les doigts extérieurs (le premier et le cinquième) qui partent en premier. Pourquoi, dans ce cas, les théropodes ont-ils conservé les premier, deuxième et troisième doigts ? Cette «loi» souffre donc des exceptions : elle n'interdit pas la conservation des trois premiers doigts chez les oiseaux. En outre, les indications apportées par le squelette démentent la prétendue différence entre les mains des oiseaux et celles des théropodes. Les trois doigts conservés par les théropodes (après la perte des quatrième et cinquième doigts) ont des formes, des proportions et des connexions avec le poignet semblables à celles d'*Archaeopteryx* et des oiseaux plus évolués.

Les théropodes sont apparus trop tard pour donner naissance aux oiseaux. *Archaeopteryx* a été découvert dans des sédiments déposés il y a 150 millions d'années, alors que les restes de divers maniraptorien, les plus proches parents connus des oiseaux, n'ont qu'environ 115 millions d'années. L'argument a été récemment invalidé : on a découvert les ossements de petits maniraptorien contemporains d'*Archaeopteryx*. En aucun cas, l'absence de fossiles ne constitue une preuve, et rien n'interdit leur existence dans un gisement plus ancien, encore inconnu.

La fourchette des oiseaux (formée de la fusion des clavicules) est différente des clavicules de théropodes. Cette objection pouvait être retenue quand seules les clavicules de théropodes primitifs étaient connues, mais les clavicules en boomerang découvertes chez de nombreux théropodes ressemblent à celles d'*Archaeopteryx*.

Le poumon complexe des oiseaux ne peut avoir évolué à partir du poumon des théropodes. En l'absence de poumon fossilisé, nous ne pouvons pas trancher. En outre, aucun autre groupe animal n'a de poumon qui aurait pu être le précurseur des poumons d'oiseaux : ces derniers sont particulièrement complexes et sans équivalent chez les autres animaux actuels.