

Poils, écailles, pelage... plumes. Comment la plume, appendice épidermique solide, léger et complexe s'est-elle développée ? Plusieurs résultats indiquent que l'apparition des plumes a précédé celle des oiseaux. L'énigme de l'origine de la plume a été longue à être résolue, car il a fallu surmonter plusieurs obstacles, notamment les fausses pistes paléontologiques. Ainsi, selon l'hypothèse qui prévalait jusqu'à présent, la plume est une écaille reptilienne qui s'est divisée, puis allongée. Par ailleurs, certains paléontologues pensent que cet appendice a évolué pour remplir la fonction du vol. Comme on a découvert très peu de « fossiles à plumes », les progrès ont été lents. *Archéoptéryx lithographica*, un oiseau qui vivait au Jurassique supérieur, il y a environ 148 millions d'années, est le plus vieux des fossiles à plumes connu, mais ses plumes n'apportent pas d'indices sur la façon dont elles ont évolué.

Plusieurs découvertes récentes ont permis aux paléontologues de progresser. Ainsi, l'idée ancienne que les mécanismes complexe du développement d'un organisme – ceux qui commandent la croissance de l'embryon jusqu'à sa forme finale – éclairent l'évolution de l'anatomie des espèces est confortée par de plus en plus d'indices biologiques. Fondée sur cette idée, la biologie évolutionniste du développement est utile aux paléontologues qui cherchent à comprendre l'origine des plumes. De surcroît, on a découvert en Chine plusieurs fossiles de dinosaures à plumes. Ce nouveau registre fossile a fourni une grande variété de plumes de dinosaures tant à des stades primitifs de développement, qu'à des stades aussi « modernes » que ceux que l'on observe chez les oiseaux d'aujourd'hui ou chez *Archéoptéryx*. Ces phanères seraient apparus dans un groupe de théropodes bipèdes et carnivores bien avant les oiseaux et bien avant le vol.

Cette conclusion résulte de l'étude morphologique des plumes et de la façon dont elles se développent chez les oiseaux modernes. Comme les cheveux, les ongles ou encore les écailles, les plumes sont des appendices tégumentaires, c'est-à-dire des tissus de surface qui se forment par prolifération contrôlée de cellules au sein de l'épiderme. Cette couche superficielle de la peau produit la protéine fibreuse nommée kératine, le principal constituant des phanères. Une plume présente un long tube central, le rachis (voir l'encadré de la page ci-contre), sur lequel sont fixées des « branches », nommées barbes. Ces barbes se ramifient à leur tour en une série de barbules attachées à l'axe des barbes, le ramus. Vers sa base, le rachis s'élargit et forme un tube creux, le calamus, inséré dans l'un des follicules de la peau. Pendant la vie d'un oiseau, chaque plume est remplacée périodiquement par une nouvelle plume qui pousse dans le même follicule après la chute de l'ancienne.

Plumes ou duvet

Il existe une grande variété de plumes, mais on les regroupe en deux grandes catégories : les pennes ou plumes de contour, et les plumes duveteuses. Les plumes de contour ont un important rachis et de solides barbes, reliées entre elles par des paires de barbules, les unes munies de crochets, les autres de sillons. Lorsque les crochets sont arrimés sur les sillons des barbules voisines, les barbes constituent, de part et d'autre du rachis, deux voilures planes, étanches et résistantes : les vexilles. Ces derniers confèrent leurs propriétés aérodynamiques aux ailes et à

la queue. Contrairement aux plumes de contour, les plumes de duvet, ou plumules, ont un rachis rudimentaire et des barbes désordonnées dotées de longues barbules. Ce sont elles qui donnent au duvet ses propriétés isolantes et douillettes. Notons aussi que les plumes de contour peuvent avoir une base duveteuse.

En résumé, toutes les plumes sont des « variations sur un tube », c'est-à-dire des structures produites par des proliférations de cellules épidermiques nourries par un derme axial. Même si elles sont ramifiées comme des arbres, elles croissent à leur base comme les cheveux, c'est-à-dire dans un follicule. La croissance commence par l'épaississement d'une zone de l'épiderme, nommée placode, laquelle s'allonge pour former le germe (ou papille). La prolifération des cellules en un anneau qui entoure le germe crée, à sa base, une dépression tubulaire, le follicule. En se multipliant, les cellules cornées (ou kératinocytes) situées à la base du follicule expulsent les cellules plus anciennes, qui constituent progressivement la plume. Cette croissance cellulaire suit une chorégraphie précise.

L'anneau de cellules cornées (collier folliculaire) qui engendre la plume se divise en une série de crêtes barbares. Dans les plumes de contour, les barbes croissent en hélices autour du germe tubulaire. Elles forment le rachis en fusionnant d'un côté du tube, tandis que de nouvelles ébauches de barbes apparaissent de l'autre côté. Dans une plume de duvet, les ébauches de barbes poussent sans s'enrouler en hélice autour du germe. Toutes les barbules poussent à partir d'une couche de cellules situées à la périphérie de chaque crête de barbe.

De l'évolution de la plume

Nous pensons que l'on peut déduire la structure des précurseurs des plumes de la façon dont les plumes modernes poussent. Nous supposons que les plumes ont évolué en une succession de stades et qu'à chaque étape, un nouveau mécanisme de croissance prolongeait le précédent, grâce à une nouvelle innovation. Ainsi, chacun des stades de l'évolution de la plume aurait constitué la base sur laquelle reposait l'innovation suivante.

En 1999, nous avons proposé un modèle d'évolution de la plume. Durant le premier stade, la placode s'allonge en un tube, étape qui correspond aux plus primitives des plumes, qui n'étaient que de simples tubes creux non ramifiés. Au cours du deuxième stade, un anneau de cellules épidermiques situé à la base du follicule s'est différencié : tandis que sa couche interne se spécialisait pour donner les crêtes de barbes longitudinales, la couche externe devenait une gaine protectrice. À ce stade, une touffe de barbes dont une extrémité fusionnait avec le cylindre creux du calamus apparut, constituant une sorte de duvet primitif.

Nous proposons ensuite deux hypothèses pour le stade suivant : ou bien la croissance hélicoïdale des barbes est apparue en premier, ou bien ce sont les barbules qui se sont développées en premier. On ne peut guère trancher d'après la seule observation du développement d'une plume. Selon la première hypothèse, on obtient une plume comportant un rachis et une série de barbes simples. Selon la seconde, le follicule aurait produit une touffe de barbes avec des barbules. Quel qu'ait été le scénario, à la fin du troisième stade, les plumes avaient un rachis et une double implantation de barbes munies de barbules. Comme les barbules n'étaient pas encore