

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 complexes 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

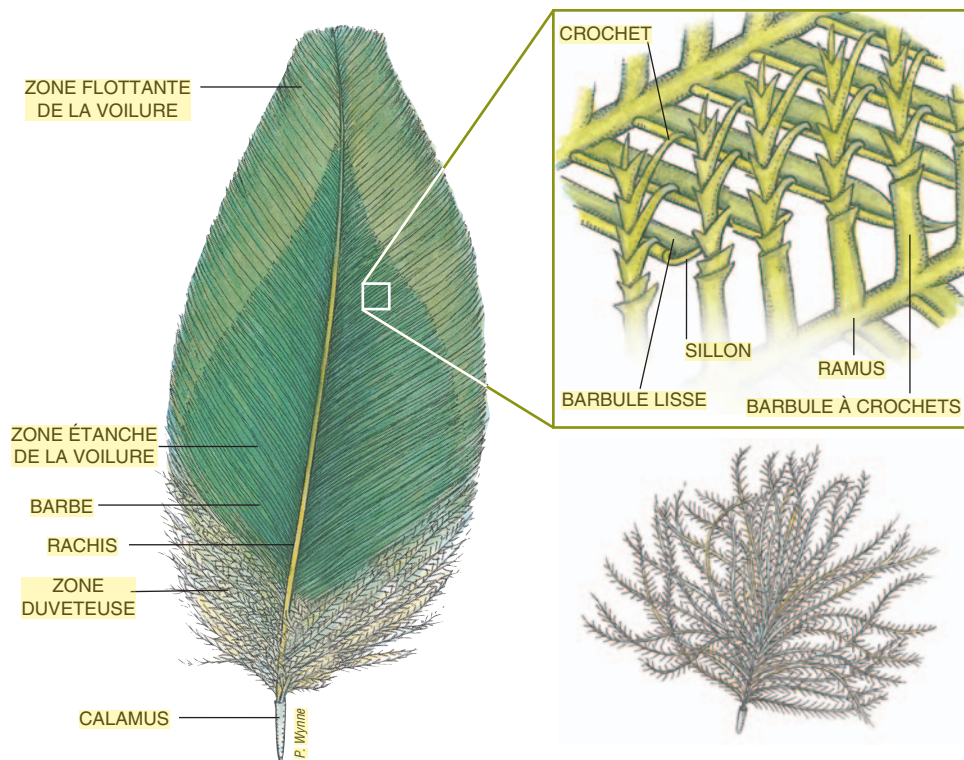
Nous pensons que l'on peut déduire la structure des précurseurs des plumes de la façon dont les plumes modernes poussent. Nous supposons que les plumes ont évolué en une succession de stades et qu'à chaque étape, un nouveau mécanisme de croissance prolongeait le précédent, grâce à une nouvelle innovation. 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.

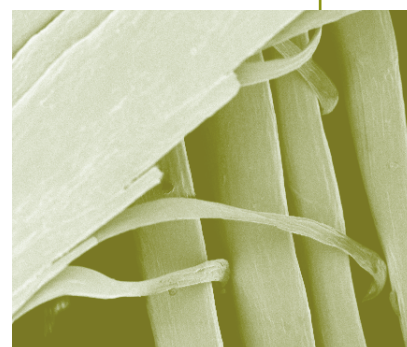
Nous proposons ensuite deux hypothèses pour le stade suivant : ou bien la croissance hélicoïdale des barbes est apparue en premier, ou bien ce sont les barbules qui se sont développées en premier. On ne peut guère trancher d'après la seule observation du développement d'une plume. Selon la première hypothèse, 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

Anatomie d'une plume

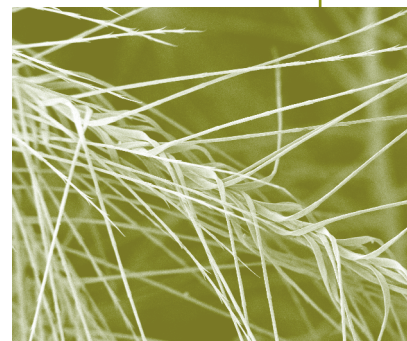
Les plumes sont d'une étonnante diversité de formes et de fonctions. Ainsi, elles servent aux oiseaux à voler, mais aussi à embellir leurs parades nuptiales, à se camoufler, à se protéger du froid, etc. Leur diversité provient des grandes variations de formes de leurs principales parties : le rachis, les barbes et les barbules. Toutefois, on peut ranger la plupart des plumes en deux grandes classes : les pennes, notamment celles qui servent au vol, et les plumes duveteuses qui protègent l'oiseau du froid.



Voilure lâche



Voilure serrée



Plume duveteuse

Dans les plumes de contour, des paires de barbes qui se rejoignent sur le rachis médian forment une « voilure ». Dans la partie serrée, les barbules à crochets se fixent aux sillons des barbules lisses (*voir le détail*). Dans la zone flottante de la voilure, les barbules ne se fixent pas les unes aux autres. Des touffes de barbes prolongées de longues barbules flottantes sont attachées sur un rachis rudimentaire.



Plume duveteuse



Plume de contour



Rémige



Les plumes des jeunes de ces deux espèces de cacaotès sont encore dans leurs fourreaux.

T. West

G. Worth, Aves Int.

T. Lee Quinn

totale­ment différen­ciées, elles ne pouvaient resser­rer le tissu des vexilles, qui restait ajou­ré. Les bar­bules ne se différen­cièrent com­plète­ment qu'au qua­trième stade, don­nant des bar­bules à cro­chets, qui s'accro­chent aux sillons des bar­bules por­tées par les bar­bes voi­si­nes, for­mant la voilure de la plume. Le qua­trième stade at­teint, de nom­breuses varia­tions se pro­dui­si­rent ; elles sont à l'ori­gine des nom­breuses plumes ac­tu­elles, cor­res­pon­dant au cin­quième stade.

Une con­sta­ta­tion simple sous-tend notre théo­rie : les plumes se dé­vel­oppent de fa­çon or­don­née, stade après stade. Ain­si, nous avons fait l'hypo­thèse que les plumes tubu­laires précé­dèrent les plumes ra­mifiées, parce que les bar­bes furent créées par la différen­cia­tion du tube en crêtes bar­bai­res. De même, les touffes de bar­bes du­veteuses sont ap­parues avant la plume pour­vue d'un rachis puis­que ce der­nier ré­sul­te de la fu­sion des crêtes bar­bai­res. Cha­cun des stades de dé­vel­oppement que nous avons dé­finis est fon­dé sur de tels raisonne­ments.

Des protéines maîtres d'œuvre

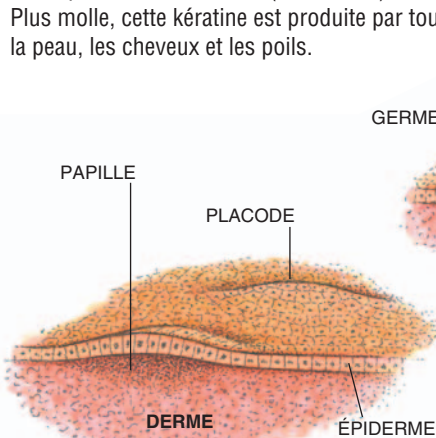
Notre théo­rie re­pose sur le fait que les plu­mages modernes com­por­tent des plumes cor­res­pon­dant à tous les stades de dé­vel­oppement. Les plumes modernes mon­trant que tous les stades que nous avons dé­finis sont pré­sents dans les sché­mas de dé­vel­oppement des fol­licules des plumes. De sur­croît, la biologie moléculaire a con­firmé l'exis­tence des trois premiers stades de dé­vel­oppement de la plume. Grâce aux tech­niques dont on dis­pose au­jourd'hui, on exa­mine si tel ou tel gène est ex­primé, c'est-à-dire si la protéine qu'il code

a été pro­duite. Plusieurs labo­ra­toires ont com­biné ces méthodes avec d'autres tech­niques ex­pé­ri­men­tales visant à étudier les protéines pro­duites pen­dant le dé­vel­oppement des plumes. Mat­thew Harris et John Fallon, de l'Univer­si­té de Wiscon­sin-Madison et l'un d'en­tre nous (R. Prum) ont étudié deux gènes qui jouent un rôle im­por­tant dans la for­ma­tion des plumes : *Shh* (*sonic hedgehog*) et *Bmp2* (pour *Bone Morphogenetic Protein 2*, c'est-à-dire le gène de la protéine 2 de mor­phogénèse des os). Chez les ver­té­brés, ces gènes jouent un rôle crucial dans la cro­issance des mem­bres, des doigts et des ap­pen­dices tégu­men­tai­res, tels les poils, les écailles, les dents ou en­core les ongles. Nous avons con­staté que les protéines *Shh* et *Bmp2* sont des molé­cules de sig­na­li­sa­tion sans cesse réu­ti­li­sées au cours de la for­ma­tion de la plume. Tandis que la protéine *Shh* dé­clen­che la pro­lifé­ra­tion cellu­laire, *Bmp2* con­trôle cette pro­lifé­ra­tion et stimule la différen­cia­tion des cellules.

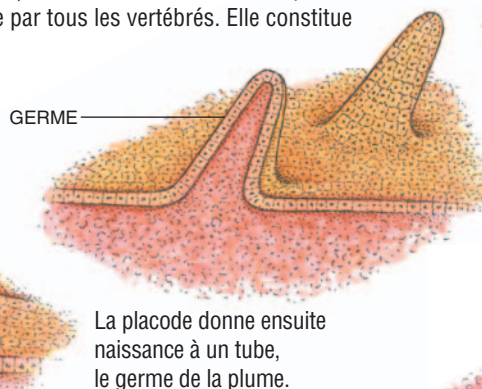
Les protéines *Shh* et *Bmp2* sont d'abord pro­duites dans la placode, selon un gra­dient de con­cen­tra­tion an­té­ro-posté­rieur. En­suite, elles sont ex­primées à la pointe du germe pen­dant son élon­ga­tion ini­tiale, puis dans l'épi­thé­lium qui sépare les crêtes bar­bai­res en for­ma­tion. Ain­si, elles éta­blissent le motif que les crêtes sui­ront durant leur cro­issance. Dans les plumes de contour, ces protéines de sig­na­li­sa­tion diri­gent la cro­issance hélicoïdale des crêtes bar­bai­res et du rachis, tandis qu'elles des­sinent un plan plus simple pour la cro­issance des bar­bes dans les plumes du duvet. Cha­cun des stades du modèle de dé­vel­oppement évo­qué est carac­té­ri­sé par un plan de cro­issance des­siné par des con­cen­tra­tions par­ti­cu­lières en protéines *Shh* et

La croissance des plumes

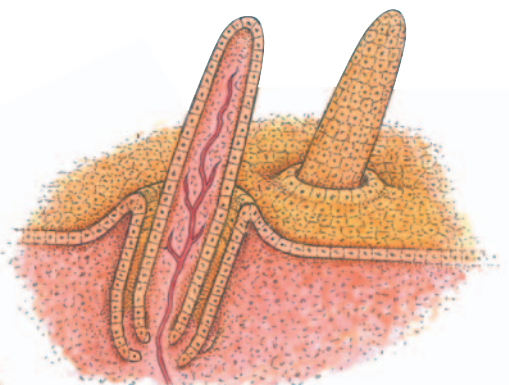
La cro­issance des plumes, comme celle des poils, des ongles et des écailles, ré­sul­te de la pro­lifé­ra­tion des cellules cor­nées ou kérati­no­cytes. Quand elles meurent, ces cellules for­ment un dépôt de kératine. Les kératines sont des fila­ments protéiques qui poly­mé­risent, for­mant une ma­trice solide. Les plumes sont con­sti­tuées de kératine bêta, uni­que­ment pro­duite par les reptiles et par les oi­seaux. La gaine ex­terne d'une plume en cro­issance (le fourreau) est con­sti­tuée de kératine alpha. Plus molle, cette kératine est pro­duite par tous les ver­té­brés. Elle con­stitue la peau, les che­veux et les poils.



La cro­issance d'une plume com­mence par un épaississement local de l'épiderme, nommé placode, sur­mon­tant un amas de cellules du derme.



La placode donne ensuite naissance à un tube, le germe de la plume.



Le fol­licule (*dé­tail ci-dessous*), l'organe dont est issue la plume, est créé par une pro­lifé­ra­tion de cellules dis­posées en cercle autour du germe. La di­vi­sion inces­sante de cellules à la base du fol­licule repousse les an­ciennes cellules vers l'ex­té­rieur, con­sti­tuant la plume tubu­laire.

