

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 pro­dui­rent ; 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

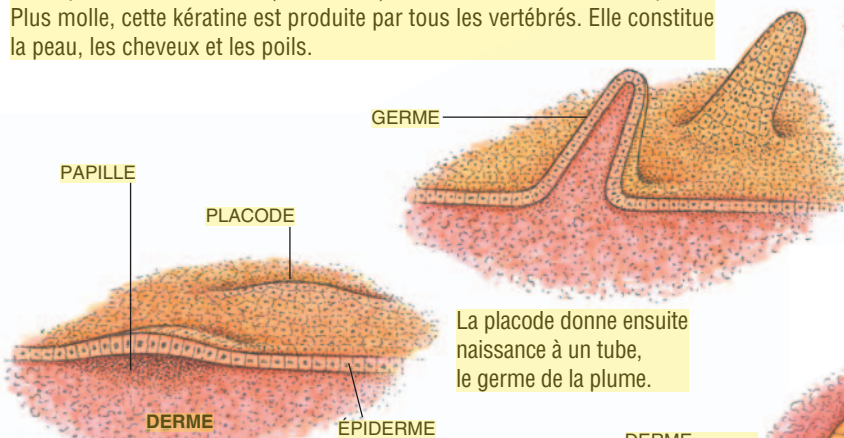
Notre théo­rie re­pose sur le fait que les plu­mages mo­dernes com­por­tent des plumes cor­res­pon­dant à tous les stades de dé­vel­oppement. Les plumes mo­dernes mon­trant que tous les stades que nous avons dé­finis sont pré­sents dans les sché­mas de dé­vel­oppement des fol­licules des plumes. De sur­croît, 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 mor­pho­gène­se 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 in­ti­ale, 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

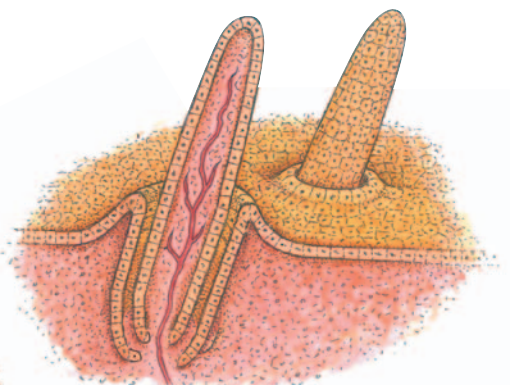
La croissance des plumes

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.

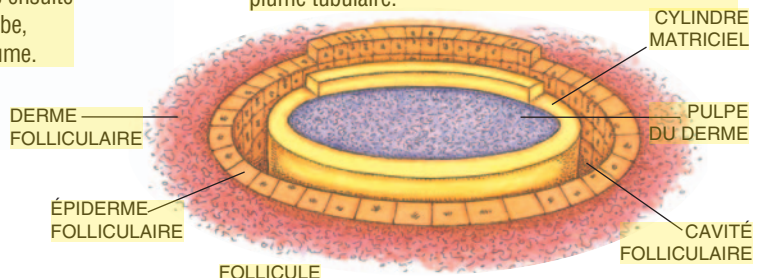


La cro­issance d'une plume com­mence par un épa­is­sis­se­ment local de l'épi­derme, nommé placode, sur­mon­tant un amas de cellules du derme.

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.



Bmp2. Sans arrêt, ces deux protéines contrôlent tous les stades qui se succèdent à mesure que se déploie la plume.

Ces résultats de biologie moléculaire confirment que le développement se décompose bien en une succession de stades, où chacun dépend du précédent. Ainsi, l'expression alternée des protéines Shh et Bmp2 n'a lieu qu'après le développement du germe des plumes tubulaires. De même, les variations des motifs d'expression de ces protéines pendant la croissance des plumes de contour ne sont possibles qu'après la formation des ébauches des barbes longitudinales. Ainsi, les résultats de l'étude moléculaire confortent notre modèle de développement des plumes, passant d'un long tube creux à une touffe duveteuse de barbes, pour acquérir la structure des plumes de contour.

Fossiles à plumes

Jusqu'à présent, nous n'avons évoqué que notre modèle de développement et les résultats fournis par la biologie moléculaire. Il nous reste à confronter ces résultats à l'observation des fossiles. Plusieurs sites du Nord de la Chine ont livré des fossiles de dinosaures à plumes dont les restes semblent valider notre théorie. Une équipe de paléontologues chinois a ainsi fouillé plusieurs gisements du Crétacé inférieur (datant de 128 à 124 millions d'années) dans la formation géologique Yixian. Des conditions favorables ont assuré une remarquable conservation de nombreux organismes, par exemple les premiers mammifères placentaires, des oiseaux anciens, les premières plantes à fleurs et de nombreux dinosaures théropodes, dont la fossilisation a pré-

servé beaucoup de détails. Parmi ces dinosaures, certains portent des plumes primitives, mais d'autres ont des plumes tout à fait « modernes ». Nous en déduisons que les plumes sont apparues chez des dinosaures carnivores bipèdes et terrestres et ont acquis les caractéristiques des plumes modernes, bien avant que n'apparaissent les oiseaux et le vol.

Le premier fossile découvert dans cette formation est celui de *Sinosauropteryx*, mis au jour en 1997. Il s'agit d'un célosoaure de la taille d'un poulet dont l'épiderme portait de petites structures tubulaires, peut-être ramifiées. Puis on a découvert un oviraptor *Caudipteryx* de la taille d'une dinde. Il avait, à l'extrémité de ses membres antérieurs, des plumes de contour d'apparence moderne, qui sont bien conservées. Certains pensent que *Caudipteryx* était en fait un oiseau coureur et pas un dinosaure, mais les analyses phylogénétiques le placent parmi les théropodes. Les paléontologues ont aussi mis au jour des fossiles de dromaeosaures, des dinosaures que l'on suppose avoir été proches des oiseaux, mais qui à l'évidence n'en étaient pas. Ces théropodes portaient aussi des plumes de contour. Ainsi, plus d'une dizaine de dinosaures théropodes portant des plumes, mais qui n'étaient pas des oiseaux, ont été découverts, parmi lesquels, *Beipiaosaurus* de la taille d'une autruche et plusieurs dromaeosaures, dont *Microraptor* et *Sinornithosaurus*.

L'hétérogénéité des plumes portées par ces dinosaures conforte la théorie développementale. Les plumes les plus primitives connues – celles de *Sinosauropteryx* – sont des structures tubulaires simples, qui correspondent au premier stade de notre modèle. *Sinosauropteryx*, *Sinornithosaurus* et d'autres théropodes avaient des plumes de duvet lâches et

