

L'un de ces motifs – le motif cutané – possède les propriétés de variation idéales pour étudier les mécanismes de leur évolution: il est à la fois extrêmement variable d'une espèce à l'autre et se produit de façon très précise au sein d'une même espèce. Le motif cutané est constitué de deux éléments. Le premier est la répartition des plumes: un oiseau n'est en effet pas entièrement couvert de plumes; leur implantation est limitée à des régions spécifiques séparées par des zones glabres. Au sein de ces régions, les plumes sont orientées de façon à couvrir le corps. Cette répartition particulière assurerait la thermorégulation tout en accommodant les mouvements du vol.

Les plumes sont implantées dans des «follicules» – petits organes formant à la surface de la peau des invaginations reliées à un muscle érecteur et innervées, dont notre équipe a décrit l'arrangement géométrique (*voir la figure page ci-contre*). Chez une caille, un poulet ou un diamant mandarin, petit passereau australien souvent utilisé dans des études comportementales, les follicules sont disposés selon une géométrie hexagonale dont les éléments sont de taille et d'espace-ment variables. Chez les émeus



Chez une caille, les plumes sont implantées selon une géométrie hexagonale



et les autruches, oiseaux qui ne volent pas, les follicules sont répartis de façon aléatoire. Cette irrégularité n'est pourtant pas toujours liée à l'absence du vol, car chez le manchot, lui aussi incapable de voler, les follicules forment un réseau extrêmement dense dont la régularité est presque... mathématique.

Le second élément du motif cutané est la répartition des couleurs, due en partie à la disposition des pigments sur les plumes. Les plumes peuvent ainsi arborer toute la palette du spectre visible ainsi que dans l'ultraviolet. Le principal pigment des vertébrés, désigné sous le nom générique de «mélanine», procure une couleur jaune-beige (phéomélanine) ou brun-noir (eumélanine) et est synthétisé par des cellules spécialisées dans la peau, les mélanocytes (les mêmes cellules dont Nicole Le Douarin a démontré l'origine neurale grâce à sa technique de greffe). Chez les oiseaux, d'autres pigments appelés «caroténoïdes» produisent les jaunes, roses et rouges vifs. Ces pigments ne sont pas synthétisés, mais proviennent de l'alimentation (si les flamants sont roses, c'est parce qu'ils se nourrissent d'une petite crevette elle-même dotée de caroténoïdes roses). Les plumes contiennent aussi parfois des grains de mélanine organisés à l'échelle nanométrique de façon à diffuser ou réfléchir la lumière, produisant des teintes bleutées dites «structurales» ou «iridescentes».

Pigments et couleurs structurales sont souvent combinés. Un oiseau est vert? C'est probablement qu'il mêle bleus structuraux et caroténoïdes jaunes. Il est violet? Il possède des bleus structuraux et des caroténoïdes rouges... Les teintes varient à la surface du corps, formant des domaines distincts plus ou moins étendus sur le dos, le plastron, le ventre, la tête, etc. Elles peuvent aussi varier sur la longueur de la plume, créant des stries et des taches, parfois répétées de façon périodique.

Une telle diversité est, suppose-t-on, liée aux stratégies de camouflage, à des mécanismes de sélection sexuelle ou à la reconnaissance entre espèces. Si la fonction écologique des

LES CHIMÈRES DE NICOLE LE DOUARIN

Dans son laboratoire de Nantes, puis de Gif-sur-Yvette, la biologiste Nicole Le Douarin a développé, dans les années 1970, la technique qui a consacré les modèles aviaires. L'approche consiste à remplacer des tissus d'embryon de poulet domestique (*ci-dessous un poussin*) par ceux provenant d'une caille du Japon (*ci-dessus un cailliteau*) et d'analyser quelques heures plus tard le devenir des cellules provenant de la caille

donneuse dans les tissus de la chimère. Grâce aux «greffes caille-poule», on peut ainsi identifier l'origine des cellules composant un tissu en retraçant leur histoire embryonnaire. L'équipe de Nicole Le Douarin a par exemple démontré que les cellules pigmentaires – les mélanocytes – sont issues de l'ectoderme neural, le tissu embryonnaire qui produira aussi le système nerveux. Nicole Le Douarin est aujourd'hui membre de l'Académie des sciences et sa carrière est saluée mondialement, et ce en dépit des entraves liées aux inégalités de traitement auxquelles sa carrière, comme toutes celles des pionnières de la recherche, a dû régulièrement faire face.



Aves

Palaeognathae

Émeu

Autruche

Galloanserae

Poussin domestique

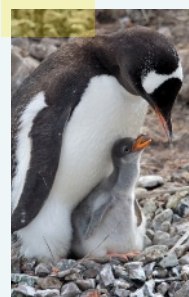
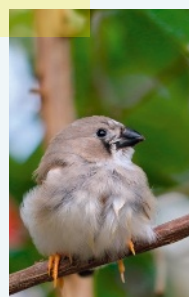
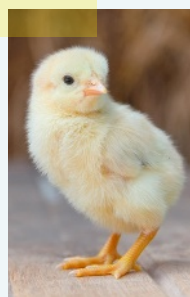
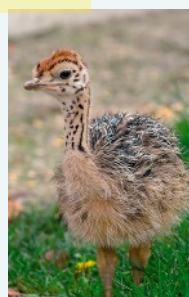
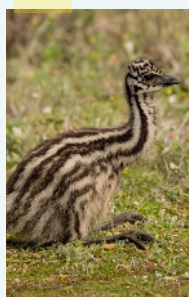
Caille du Japon

Neoaves

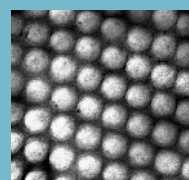
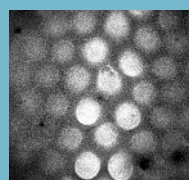
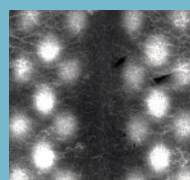
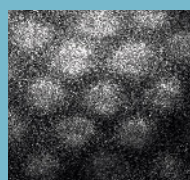
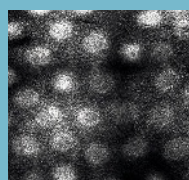
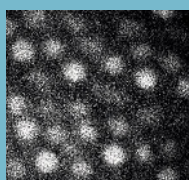
Diamant mandarin

Manchot papou

Oiseaux



Follicules



motifs cutanés n'est pas toujours intuitive, et encore moins souvent démontrée, leur diversité n'en est pas moins un outil de choix pour étudier les mécanismes contrôlant la formation et l'évolution des motifs, car elle est facilement quantifiable. C'est ainsi que récemment, après plus de cinquante ans de recherches, plusieurs équipes ont mis en évidence que ces motifs résultent eux aussi d'une combinaison d'instruction et d'autoorganisation.

L'IMPLANTATION DES PLUMES : DÉTERMINÉE OU ALÉATOIRE ?

Les premiers indices dans ce sens ont concerné la formation des zones pourvues de plumes. La peau est composée de deux couches. L'épiderme est la surface externe en contact avec l'environnement et sert de barrière. Le derme, sous-jacent, est un « mésenchyme » innervé et irrigué, un mélange de fibres et de cellules plus éparses. Au cours du développement embryonnaire, certaines zones de la peau s'épaississent, devenant « compétentes » : ce sont les futures régions présentant des plumes.

Dès les années 1990, l'équipe de Danielle Dhouailly, à l'université Joseph-Fourier, à Grenoble, a étudié le lignage de ces structures chez l'embryon. Les travaux de l'équipe, qui se sont poursuivis jusqu'à la fin des années 2000, ont montré que ces zones deviennent compétentes pour former des follicules en réponse à des signaux provenant de deux tissus du mésoderme (le feuillet embryonnaire qui donne

La géométrie formée par les follicules – structures dans lesquelles les plumes sont implantées – varie d'une espèce d'oiseau à l'autre à la surface de la peau. Chez la caille, le poulet et le diamant mandarin, les follicules sont organisés selon une géométrie hexagonale, alors que chez l'émeu et l'autruche, ils sont répartis aléatoirement. L'absence de régularité n'est pourtant pas toujours liée à l'incapacité de voler : le manchot, lui, présente un réseau d'une grande régularité et densité.

naissance aux muscles, aux os, au cartilage et au derme) : les régions compétentes dorsales sont instruites par des signaux provenant des somites – les tissus qui entourent la future moelle épinière et qui deviendront la colonne vertébrale, les muscles squelettiques et le derme. Les régions compétentes ventrales, quant à elles, sont instruites par la partie latérale du mésoderme (sur les « flancs » de l'embryon).

Au sein de chaque région compétente, les cellules de l'épiderme et du derme s'agrègent localement, formant des protubérances qui couvrent la surface de la peau : les précurseurs des follicules de plume. En étudiant leur formation, Danielle Dhouailly et d'autres chercheurs ensuite, dont Cheng-Ming Chuong à l'université de Californie du Sud, à Los Angeles, ont mis en évidence le rôle crucial de facteurs de croissance comme diverses protéines des familles FGF et BMP. L'identification de ces molécules a marqué un tournant dans l'étude des motifs cutanés aviaires. En effet, elles forment des gradients tout en interagissant localement, ce qui répond aux prérequis à la fois de l'instruction et de l'autoorganisation (voir l'encadré page 34).

Par ailleurs, grâce aux progrès de la génétique et de la modélisation mathématique, les chercheurs ont pu combiner études moléculaires et théoriques. Les résultats furent édifiants : lorsque l'autoorganisation des molécules exprimées dans la peau en développement est simulée numériquement, on