

Évolution (Paléobiologie) / Evolution  
Fonction biomécanique des microstructures  
osseuses chez les oiseaux

Emmanuel de Margerie

*OstéoHistologie comparée, FRE CNRS 2696, 2, place Jussieu, case 7077, 75005 Paris*

Reçu le 5 avril 2005 ; accepté après révision le 27 septembre 2005

Disponible sur internet le 03 mars 2006

Rédigé à l'invitation du comité éditorial

---

## Résumé

Je présente ici une courte synthèse d'études personnelles récentes de la structure microscopique des os des oiseaux actuels. Par une approche comparative et statistique, il est montré que certains types de tissus osseux observés résultent vraisemblablement d'une optimisation de la résistance du squelette à des contraintes mécaniques, comme la torsion apparaissant au cours du vol. Ces relations adaptatives inédites entre la microstructure osseuse et la fonction biomécanique du squelette ouvrent des perspectives paléobiologiques nouvelles pour l'analyse du vol et de ses origines chez les vertébrés, à partir des microstructures conservées dans les fossiles. **Pour citer cet article : E. de Margerie, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

## Abstract

**Biomechanical function of bone microstructure in birds.** Here I present a short synthesis of recent studies on microscopic bone structure in extant birds. Using a statistical comparative approach, it has been shown that some bone tissue types observed may result from an optimisation of skeletal resistance to determinate mechanical loading, e.g. torsion occurring during flight. These new adaptive relationships between bone microstructure and the biomechanical function of the skeleton point toward unseen palaeobiological investigations of flight and its origin in vertebrates, through fossilized microstructure. **To cite this article: E. de Margerie, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

*Mots clés :* Tissu osseux ; Biomécanique ; Torsion ; Vol animal ; Aves ; paléohistologie

*Keywords:* Bone tissue; Biomechanics; Torsion; Animal flight; Aves; Palaeohistology

---

## Abridged English version

One often hears the expression: “Birds can fly because they have hollow bones.” But what do we really know of the adaptations of bird bones to flight? The

answers may come from *functional histology*, a comparative approach to the microstructure of the tissues in the long bones of the wings and legs of birds and other flying vertebrates.

The bony tissue that makes up the shaft (*diaphysis*) of long bones in birds is mostly primary: it is deposited directly on the outer surface of the bone and is not reworked much, in contrast to most mammals (inclu-

---

Adresse e-mail : [margerie.e.de@club-internet.fr](mailto:margerie.e.de@club-internet.fr) (E. de Margerie).

ding humans). This bone tissue encloses a network of vascular canals several microns in diameter in the adult, but much larger in juveniles. Bone tissue fills these cavities during growth to form primary osteons. This system is collectively called the fibro-lamellar complex (FLC), and it is characteristic of the rapid growth rates seen in birds and mammals.

In comparing microscopic thin-sections of bone tissue taken from several different bones of the same individual, it is clear that their vascular networks can be organized into different patterns. In some bones the organization is quite regular, or *laminar*, oriented in layers parallel to the bone shaft (Fig. 3a). Quantitative measures in adult mallards [14] show that this bony tissue is concentrated in certain bones, such as the humerus, ulna, carpometacarpus, and femur (Fig. 3b). Other segments look more like the tissue in Fig. 2a, called *longitudinal* or *reticular*. What explains the differences?

One classical hypothesis proposes that this variation is essentially an expression of the different rates of growth of these tissues [1,20]. But, although we realize that not all bones in a skeleton grow at the same rates and times [8], repeated experimental measurements show that this hypothesis cannot explain the very different structures among the mallard bones. In fact, the laminar tissue seen in some bones is deposited at the same rates (several tens of microns per day) as other tissues elsewhere in the skeleton [16]. So we are faced with an unexplained variable in bird and mammal bones: why should the orientation of the vascular canals and primary osteons differ in the CFL of bones that grow at similar rates?

Swartz et al. [30] concluded that the need to resist the strain of torsion forces during flight dictated a great deal of skeletal architecture in the long bones. They based their observations on megachiropteran bats (*Pteropus poliocephalus*, or ‘flying foxes’), in which they had surgically affixed strain gauges to the wing bones, measuring the degree and orientation of microscopic deformations of the bones during flight. They showed that the bones were deformed overwhelmingly by torsion by bending rather than (as one would expect for terrestrial animals) [2]. Biewener and Dial [3] obtained similar results for the humerus of the pigeon and commented that the need to resist torsion in flight was probably the most critical feature in the bone’s construction.

So it turns out that the need to lighten bone mass is not as important as the need to resist torsion. In fact, ‘hollow bones’ only comprise about 10% of typical bird

skeletons, and the bones are hardly pneumatized in some marine birds [10,18]. The extinct pterosaurs had extensively pneumatized skeletons, but bats do not; so clearly this is not a necessary concern. On the other hand, if the need to resist torsion is so important, how are the bones adapted to this?

The engineer’s beam theory predicts that for the same quantity of bone, the rounder the shaft and the greater its diameter (i.e. thin walls), the more it will resist torsion. Flying animals have relatively thin cortices, but this has often been interpreted as a reflection of the advantage to reduce skeletal weight, compared to terrestrial and aquatic animals [13]. Swartz et al. [30] have been the first to propose that thin walls could be an adaptation to torsion. However, the roundness of the cortex has never been measured for estimating resistance to torsion.

At the tissue level, the theory of composite material predicts that to maximize resistance to torsion the material fibres should be oriented at 45° as they spiral around the shaft. Polarized light microscopy has made this hypothesis testable [4], but it has never been investigated in the light of adaptation to torsion. Moreover, no connection has been made to the possible optimal orientation of the vascular canals of the bone. Here is where the observations cited above come into play: could the laminar orientation of these canals be a microstructural adaptation to torsion for the mallard in flight? If so, we would predict that in bones adapted to resist torsion, this resistance would show itself at all the organizational levels of the bone tissue, from gross morphology (circularity and relative thickness of the cortex) to the orientation of collagen fibres and vascular canals, and there should be a covariance among these four features [18].

Sophie Sanchez and I measured these four variables in the long bones of 22 species of birds, from the grey partridge (*Perdix perdix*) to the black-browed albatross (*Diomedea melanophris*). A statistical analysis using principal components analysis (PCA) shows that the covariance among these four variables accounts for more than half of the total variation of all variables (PC axis 1 = 58%). This suggests that the structures of these bones, at all levels of tissue organization, are optimized according to mechanical constraints, and that torsion plays an important role. The hypothesis that laminar tissue is a microstructural adaptation to torsion appears quite plausible, because it participates strongly in the first major axis of the PCA.

Fig. 5 provides a synthetic value for ‘optimization to torsion’ by bone and by species, condensing four varia-

bles into one, and from this some inferences about the ‘ghost’ of adaptation to torsion in the bird skeleton can be drawn. Generally, the humerus, ulna, and femur are most adapted to resist torsion. The first two are not surprising, because they are the main supports of the wing [3,29,30]. The femur would be more so, except that researchers who have studied the kinematic transition of the hindlimb features between dinosaurs and birds have noted that the origin of birds and the evolution of flight were coupled with an anterior shift of the centre of gravity as the flight muscles enlarged and the tail was reduced [5,6,9,23]. Conservation of equilibrium required the foot to be placed correspondingly anteriorly, which was accomplished by orienting the femur more horizontally. Studies have shown that in this position torsion on the femur is maximized [8]. So it appears that flight is not the only context in which animals need to maximize resistance to torsion in their long bones.

Beyond this general pattern seen in the humerus, ulna, and femur, are there significant differences among species? Does the type of flight have an influence? Although our sample of 22 species (one specimen per species) was a necessary compromise between the available material and time on one hand and the need to represent an adequate statistical and biological sample on the other, some differences appear to emerge from the analysis shown in Fig. 5. The three procellariiformes diverge sharply from the general trend in having a humerus and ulna apparently not strongly adapted to resist torsion. It is tempting to ascribe this to their mode of flight, dynamic soaring in ocean winds, and their long-winged morphology, which would tend to favour bending rather than torsion. On the other hand, the falconiformes and strigiformes (diurnal and nocturnal birds of prey) in our sample also soar and glide to some extent, but they follow the general trend of resistance to torsion. It may be that the wing shape (elongation), more than the flapping frequency during flight, is more important to the degree of torsion that they experience.

The two alcids, like the procellariiforms, have forelimb elements that seem little adapted to torsion. Cross-sections of these bones reveal that they are dorso-ventrally flattened, a condition linked to special mechanical demands (hydrodynamism) of their subaquatic flight. Finally, the two galliforms analysed, although they are terrestrial forms that do not fly much (although perfectly well), also seem to be fairly well optimized to resist torsion in the humerus and ulna, which speaks in favour of the influence of morphology (relatively short wing) over kinematic factors (relative duration of flights) on

the kind of constraints experienced and the adaptive responses.

## 1. Introduction

« *Les oiseaux peuvent voler parce qu'ils ont les os creux.* »

On entend souvent cette phrase. Lors d'un cours de biologie, dans des documentaires animaliers, ou même de la bouche d'un adulte tentant d'expliquer à un enfant pourquoi ce pigeon qu'il voit peut décoller. Bref, voici une (rare) notion de morphologie fonctionnelle qui semble connue du plus grand nombre.

D'où peut venir cette connaissance partagée de l'anatomie avienne ? Serait-ce un heureux effet collatéral de notre consommation alimentaire de volailles, à force d'examiner les fragments osseux restant dans notre assiette ? Il est amusant de le penser, et d'imaginer que dans ce cas, le principe précité a peut-être été formulé il y a bien longtemps par quelque *Homo* suffisamment *sapiens* et amateur de canard ou de perdrix pré-historique.

Plus sérieusement, ceci nous amène au sujet présent : que sait-on aujourd'hui des adaptations de l'os des oiseaux à la locomotion aérienne ? Quelles spécialités adaptatives squelettiques, s'il en est, donnent à ces vertébrés (auxquels s'ajoutent les chéiroptères [chauves-souris] et le groupe fossile des ptérosaures) la capacité de voler, donnant l'illusion de s'affranchir de la pesanteur ? Ce qui a toujours suscité notre émerveillement, notre jalousie et stimulé notre imagination pour concevoir toutes sortes de machines volantes (avec d'ailleurs plus ou moins de succès – Fig. 1).

Ces questions relatives à la biomécanique osseuse chez les oiseaux ont été abordées récemment au cours de la recherche doctorale de l'auteur [15]. Cet article en reprend synthétiquement quelques résultats principaux. Centrée sur l'observation du tissu osseux sur des coupes pratiquées dans les os longs des membres (aile et patte), on peut parler ici d'*histologie fonctionnelle*. La méthode utilisée est comparative : ce n'est pas l'expérimentation, mais la comparaison des structures « normales » observées d'un os à l'autre qui est utilisée pour comprendre indirectement leur possible *fonction*<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> *Fonction* : comprise ici comme la valeur adaptative (ou *fitness*) que les structures procurent, par l'intermédiaire de la résistance mécanique du squelette, à l'organisme qui les porte.

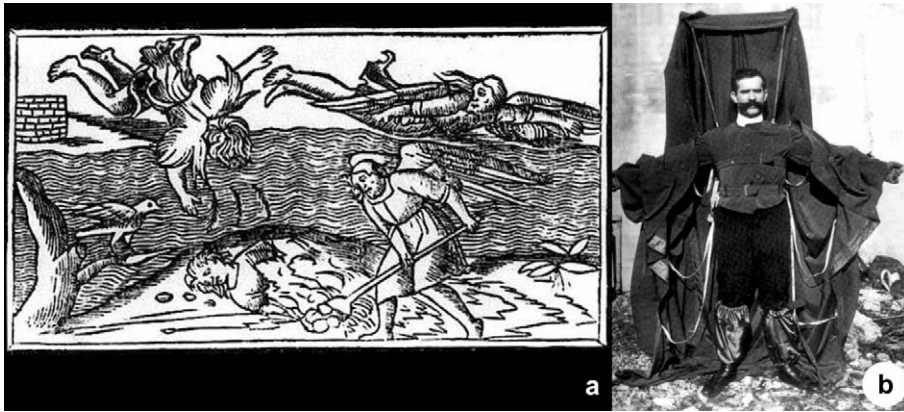


Fig. 1. L'homme volant. (a) La chute d'Icare (*Les Métamorphoses* d'Ovide, I<sup>er</sup> siècle avant JC). Dédale perd son fils, dont les ailes faites de cire et de plumes sont démantelées par la chaleur du soleil (gravure de Breughel, XVI<sup>e</sup> siècle). (b) Le 6 février 1912, Franz Reichelt, tailleur Autrichien, saute du premier étage de la tour Eiffel, habillé d'un « habit-parachute » de sa confection, qui ne se déploiera pas. Il percute mortellement le sol 5 s plus tard. Deux évocations tragiques du rapport direct entre (perte de) fonction et *fitness* adaptative.

Fig. 1. Birdmen. (a) Icarus falling (Ovid's *Metamorphoses*, 1st century BC). Daedalus loses his son, whose wax-and-feather wings are destroyed by the heat of the sun (woodcut by Breughel, 16th century). (b) On 6 February 1912, Franz Reichelt, an Austrian tailor, attempted a flight from the first floor of the Eiffel Tower, using a home-made 'parachute-like' suit. He fell to his death in 5 s. These are two tragic examples of the direct relationship between (loss of) function and adaptive fitness.

## 2. Identification d'un caractère osseux variable et inexpliqué

Le tissu osseux qui constitue le tube médian (ou *diaphyse*) des os longs des oiseaux est en général *primaire* : sa mise en place, par dépôt à la surface externe du tube osseux (= dépôt *périostique*), a lieu au cours de la croissance initiale de l'organisme et il est peu remanié chez l'adulte (en comparaison de la situation connue chez certains mammifères, et surtout chez l'homme, dont le tissu osseux est surtout *secondaire* [27]).

À l'observation (Fig. 2a), ce tissu primaire contient un réseau dense de canaux vasculaires. Ceux-ci ne font que quelques microns de diamètre chez l'adulte, mais résultent en fait du comblement de cavités bien plus grandes chez le juvénile (Fig. 2b). Le matériau osseux qui vient progressivement remplir ces cavités constitue chez l'adulte ce qu'on appelle des *ostéones primaires*. Précisons enfin qu'un tissu primaire contenant de nombreux ostéones primaires porte le joli nom de *complexe fibro-lamellaire* (CFL). Ce type de tissu est la signature d'une croissance osseuse rapide, comme c'est le cas

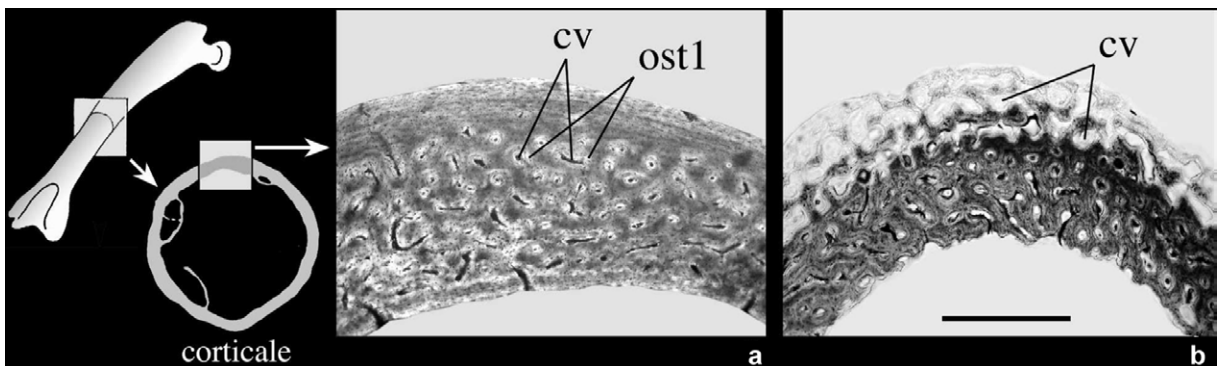


Fig. 2. Tissu osseux primaire des oiseaux. (a) Tissu adulte, radius d'un colvert âgé d'un an ; cv, canaux vasculaires ; ost1, ostéones primaires. (b) tissu immature, même os long chez un colvert d'un mois. Les canaux vasculaires sont des lacunes dont le comblement progressif constituera les ostéones primaires. Lames minces non déminéralisées, sections transversales diaphysaires, échelle : 400  $\mu$ m.

Fig. 2. Primary bone tissue in birds. (a) Adult tissue in the radius of a one-year-old mallard; cv, vascular canals; ost1, primary osteons. (b) Immature tissue in a one-month-old mallard, same long bone as (a). Vascular canals are large spaces, the infilling of which produces primary osteons. Undecalcified diaphyseal cross-sections, scale bar 400  $\mu$ m.

chez les endothermes en général (mammifères et oiseaux) [20]. Le CFL est le constituant principal de la corticale (section du tube osseux) chez les oiseaux de taille moyenne à grande (> 100 g de masse corporelle adulte, approximativement).

En comparant plusieurs coupes (pratiquées, par exemple, dans différents os longs du même individu), on s'aperçoit que le réseau vasculaire – et les ostéons primaires associés – peuvent prendre plusieurs orientations. Dans certains os, par exemple, on remarque un CFL avec une organisation très régulière, dite *laminaire*, où le réseau constitue des « nappes » parallèles à la surface du tube osseux (Fig. 3a).

Des mesures quantitatives chez plusieurs canards colverts adultes [14] montrent que ce tissu laminaire est concentré dans certains os : l'humérus, l'ulna, le carpométacarpe pour les os de l'aile, ainsi que le fémur pour la patte (Fig. 3b). Les autres segments osseux présentent, en revanche, des structures plutôt similaires à celles de la Fig. 2a, appelées *longitudinale* ou *réticulaire*.

Que peuvent refléter ces différences structurales au niveau tissulaire ?

Une hypothèse classique propose que cette variation soit essentiellement l'expression de vitesses de croissance différentes des tissus [1,20]. Mais, bien qu'on sache effectivement que tous les os d'un squelette ne grandissent pas nécessairement en même temps, ni à la même vitesse (*allochronies* de croissance [8]), des mesures locales répétées montrent que, dans le cas présent, cette hypothèse ne peut expliquer les structures très distinctes observées entre les os du squelette de colvert. En effet, le tissu laminaire observé dans certains os se dépose au cours de la croissance du canard, à la même vitesse (quelques dizaines de microns par jour) que les tissus observés dans les autres parties du squelette [16].

Nous voilà donc face à un caractère (l'orientation du réseau vasculaire et des ostéons primaires) qui concerne les os des oiseaux mais aussi tous ceux constitués de CFL (et donc notamment les mammifères, avant que leurs os soient remaniés), dont la variation reste non interprétée.

### 3. Proposition d'une nouvelle hypothèse structuro-fonctionnelle

« L'architecture squelettique chez les vertébrés volants est sans doute dictée par le besoin de résister aux contraintes en torsion. »

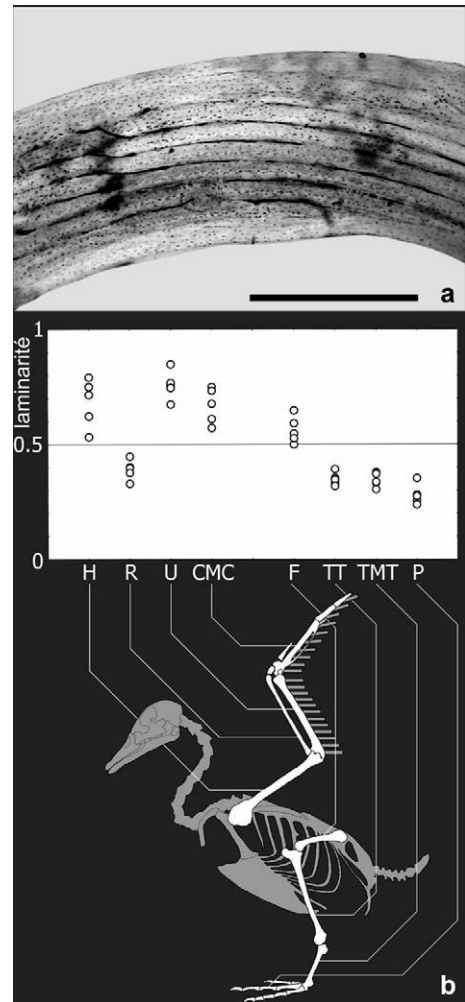


Fig. 3. Tissu laminaire. (a) Aspect en coupe transversale, ulna d'un colvert de 6 mois ; échelle : 500 µm. (b) Répartition dans les principaux os longs du squelette de colverts adultes ; H, humérus, R, radius, U, ulna, CMC, carpométacarpe, F, fémur, TT, tibia, TMT, tarsométatarse, P, phalange de la patte ; modifié d'après [14].

C'est ce qu'ont conclu Sharon Swartz, David Carrier et Michael Bennett en 1992 dans un article dans la revue *Nature* [30], après avoir rapporté les résultats de mesures in vivo de contraintes mécaniques dans les os des ailes de mégachéiroptères (chauves-souris frugivores de grande taille, à « tête de renard »; *flying foxes*). La délicate manipulation consiste à fixer chirurgicalement des composants électroniques appelés *jauges de déformation* à la surface des os des ailes de plusieurs roussettes à tête cendrée (*Pteropus poliocephalus*, 1 m



d'envergure environ), et à enregistrer ensuite au cours du vol battu l'amplitude et l'orientation des déformations microscopiques de ces os. Les résultats obtenus récompensèrent l'exploit technique : ils ont montré que les os se déformaient surtout en torsion (c'est-à-dire comme la tige d'un tournevis) et non pas en flexion (par exemple, barre à mine), comme dans le cas « général » des os impliqués dans la locomotion terrestre [2]. Cette particularité est due au fait que les forces de portance s'appliquent sur l'aile, en dehors de l'axe des os qui la supportent, comme l'avait déjà calculé Colin Penny-cuick vingt-cinq ans plus tôt [29].

Trois années plus tard, Biewener et Dial aboutissaient à des résultats similaires chez le bien moins exotique, mais tout aussi volant, pigeon bizet (*Columba livia*), mesurant une forte torsion dans l'humérus de cet animal et déduisant que la résistance des os à ce mode particulier de contraintes au cours du vol est probablement leur « caractéristique la plus critique » [3].

Résister à la torsion. Voilà une exigence originale du vol des vertébrés, peut-être plus encore que la nécessité d'allègement du squelette par des « os creux », évoquée en introduction, qui ne concerne en fait que 10% des os longs chez les oiseaux<sup>2</sup>.

Si cette pression de l'« environnement mécanique local » est forte, de quelle manière les os y sont-ils adaptés ? Connaît-on des structures spécialement résistantes à la torsion ?

Au niveau morphologique, la théorie mécanique des poutres, issue de l'ingénierie, prévoit que, pour une même quantité d'os, plus la corticale est circulaire et de grand diamètre (et donc fine), plus le tube osseux est rigide en torsion.

On sait effectivement que les vertébrés volants ont des corticales relativement plus fines (atteignant des sommets chez certains ptérosaures) que les espèces terrestres ou aquatiques. Mais ceci a plutôt été interprété en terme de diminution de la masse du squelette [13]. Swartz et al. [30] ont été les premiers à proposer que ceci pouvait être en fait une adaptation à la torsion, dans l'humérus et le radius de chéiroptère. En revanche,

<sup>2</sup> La pneumatisation des os longs (c'est-à-dire le remplacement de la moëlle osseuse par du gaz, par extension au cours de la croissance de diverticules des sacs aériens depuis le tronc de l'animal) ne touche que les os les plus proximaux (humérus et parfois fémur), de nombreuses espèces en étant dépourvues (oiseaux marins, notamment : Procellariiformes, Charadriiformes) [10,18]. De plus, chez les autres vertébrés volants, la pneumatisation concerne les ptérosaures, mais pas les chéiroptères [12]. Avoir les « os creux » est donc loin d'être une condition nécessaire du vol chez les vertébrés, contrairement aux idées reçues.

la circularité de la section transversale n'a jamais été analysée en tant que telle, ni interprétée par rapport à la torsion subie par l'os.

Au niveau tissulaire, la théorie des matériaux composites (l'os, constitué de fibres de collagène figées dans une phase minérale, en fait partie) prédit que, pour résister à la torsion, les fibres doivent être orientées à 45°, enroulées en spirale autour du tube osseux. Cette orientation est mesurable en histologie, en faisant passer de la lumière polarisée au travers d'une lame mince d'os [4], mais des mesures de ce genre n'ont jamais été interprétées dans le contexte d'une possible adaptation à la torsion.

De plus, rien n'a été jusqu'ici proposé concernant une possible orientation optimale des canaux vasculaires qui parcourent le tissu osseux. C'est ici qu'interviennent les observations citées plus haut, qui concernent l'organisation particulière des canaux, dite *laminaire*, dans certains os du squelette de colvert. Cette structure singulière pourrait-elle être une adaptation microstructurale à la torsion que subissent ces os au cours du vol ?

#### 4. Test comparatif de l'hypothèse

Idéalement, pour confirmer la liaison fonctionnelle entre les diverses structures observées et la résistance à divers modes de contraintes mécaniques, on peut pratiquer des tests *in vitro* de résistance des os. Bien que ces tests soient couramment pratiqués en flexion, tension et compression, où un vérin pneumatique vient appuyer avec une certaine force sur un os dont on mesure la déformation [11], les tests en torsion sont plus difficiles, nécessitant un équipement technique moins répandu.

En dehors de ce genre d'approche directe et expérimentale, on pourrait plus simplement comparer les structures observées et les régimes de contraintes mesurés *in vivo* dans chaque os, et voir si ces deux variables sont corrélées. Malheureusement, les données sur les régimes de contraintes, faisant appel à des mesures par jauges de déformations, n'existent pas en dehors des valeurs ponctuelles précitées [3,30].

On peut contourner ces obstacles par une approche totalement comparative (basée uniquement sur l'observation des structures, comme peut le faire un paléontologue) qui, si elle ne permet pas de prouver des liaisons causales entre variables, est susceptible de les suggérer fortement (au point d'induire parfois des idées nouvelles dans l'esprit de l'observateur).

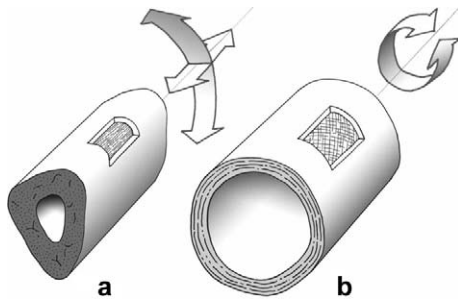


Fig. 4. Prédiction théorique sur les structures optimales résistant à la flexion (a) ou à la torsion (b). Une corticale plus fine et plus circulaire, des fibres de collagène à 45° (anisotropie transversale) et un réseau vasculaire laminaire sont attendus sous torsion (b). Modifié d'après [18].

Fig. 4. Theoretical predictions of optimal shaft design to resist bending (a) or torsion loading (b). A thinner and more circular cortex, comprising spiral fibres (transverse anisotropy) and a laminar vascular network are expected to better resist torsion loads (b). Modified from [18].

Dans le cas présent, la prédiction suivante a été faite (Fig. 4) : si certains os du squelette sont optimisés pour résister à la torsion, alors cette adaptation pourrait théoriquement s'exprimer à tous les niveaux d'organisation de l'os, de l'orientation des fibres de collagène à la morphologie de la corticale, en passant par la configuration des canaux vasculaires.

Traduit en termes quantitatifs, si on mesurait l'orientation du collagène, l'orientation des canaux vasculaires, la circularité de la corticale et sa finesse relative dans un grand nombre d'os longs, on devrait observer une certaine covariation de ces quatre variables : un os optimisé pour résister à la torsion devrait idéalement présenter une corticale fine et circulaire, contenant un tissu laminaire (hypothèse personnelle), constitué lui-même de fibres de collagène plutôt orientées à 45°, alors qu'un os optimisé pour la flexion aura des caractéristiques en tous points différentes (Fig. 4 ; corticale plus épaisse à section allongée, tissu non laminaire à fibres plutôt longitudinales ; voir [18] pour davantage de détails).

Sophie Sanchez et moi-même avons mesuré ces quatre variables morphométriques dans les os longs de 22 espèces d'oiseaux, de la perdrix grise (*Perdix perdix*) à l'albatros à sourcil noir (*Diomedea melanophris*).

Une analyse statistique en composante principale (ACP) montre que la covariation entre les quatre variables explique plus de la moitié de la variation totale des variables (axe 1 de l'ACP = 58%). Ceci suggère que l'optimisation des structures en fonction du mode de contraintes biomécaniques passe effectivement par tous les niveaux d'intégration de l'os, et que la torsion joue

sans doute un rôle important dans l'optimisation mécanique de certains os longs. Plus particulièrement, l'hypothèse selon laquelle le tissu laminaire constitue une adaptation microstructurale à la torsion est rendue très plausible (cette variable participe fortement à l'axe 1).

Plus concrètement, la Fig. 5 donne une valeur synthétique « d'optimisation à la torsion » par os et par espèce, condensé en quelque sorte des quatre variables précitées. On peut commenter ce « spectre » d'adaptation à la torsion dans le squelette des oiseaux.

En règle générale, les os particulièrement optimisés pour résister à de la torsion sont l'humérus et l'ulna dans l'aile et le fémur dans la patte.

On n'est pas surpris pour l'humérus et l'ulna, qui sont les os principaux supportant l'aile et la torsion qui s'y applique, conformément aux mesures *in vivo*<sup>3</sup> [3,30] et aux calculs de Pennycuik [29].

Que le fémur présente aussi une structure potentiellement optimisée pour la torsion est a priori plus surprenant. Quoique... En parcourant la littérature disponible, on remarque que les contraintes mécaniques dans le fémur avien ont été étudiées par des chercheurs travaillant sur la cinématique du membre postérieur et son évolution chez les dinosaures [5,6,9,23]. Ils pensent que l'origine des oiseaux et l'apparition du vol sont couplés à une avancée du centre de gravité du corps, dû à l'augmentation de la masse musculaire pectorale et à la réduction de la queue. La conservation de l'équilibre antéro-postérieur nécessite, de ce fait, un placement du pied sous le « nouveau » centre de gravité, ce qui a été accompli par un positionnement particulier du fémur à l'horizontale chez les oiseaux. Or, des mesures expérimentales *in vivo* chez le poulet ont montré que la « torsion est maximisée dans un fémur à l'horizontale » [6]. L'existence d'une structure optimale pour résister à la torsion dans cet os chez les oiseaux n'est donc pas si surprenante. Ainsi, si la torsion est probablement une caractéristique du vol, elle n'en est sans doute pas l'exclusivité, pouvant très bien apparaître dans certains segments des membres impliqués dans la locomotion terrestre, à des doses plus ou moins fortes. Plusieurs mesures de déformations *in vivo* chez des quadrupèdes l'ont d'ailleurs détectée [7,24–26].

Au-delà de ce *pattern* général de forte optimisation de la résistance à la torsion dans l'humérus, l'ulna et le fémur, une autre question se pose immédiatement : observe-t-on des différences entre espèces ? Le type de

<sup>3</sup> Le radius des chéiroptères, dans lequel a été mesurée une forte torsion [30], est l'analogue de l'ulna chez les oiseaux.

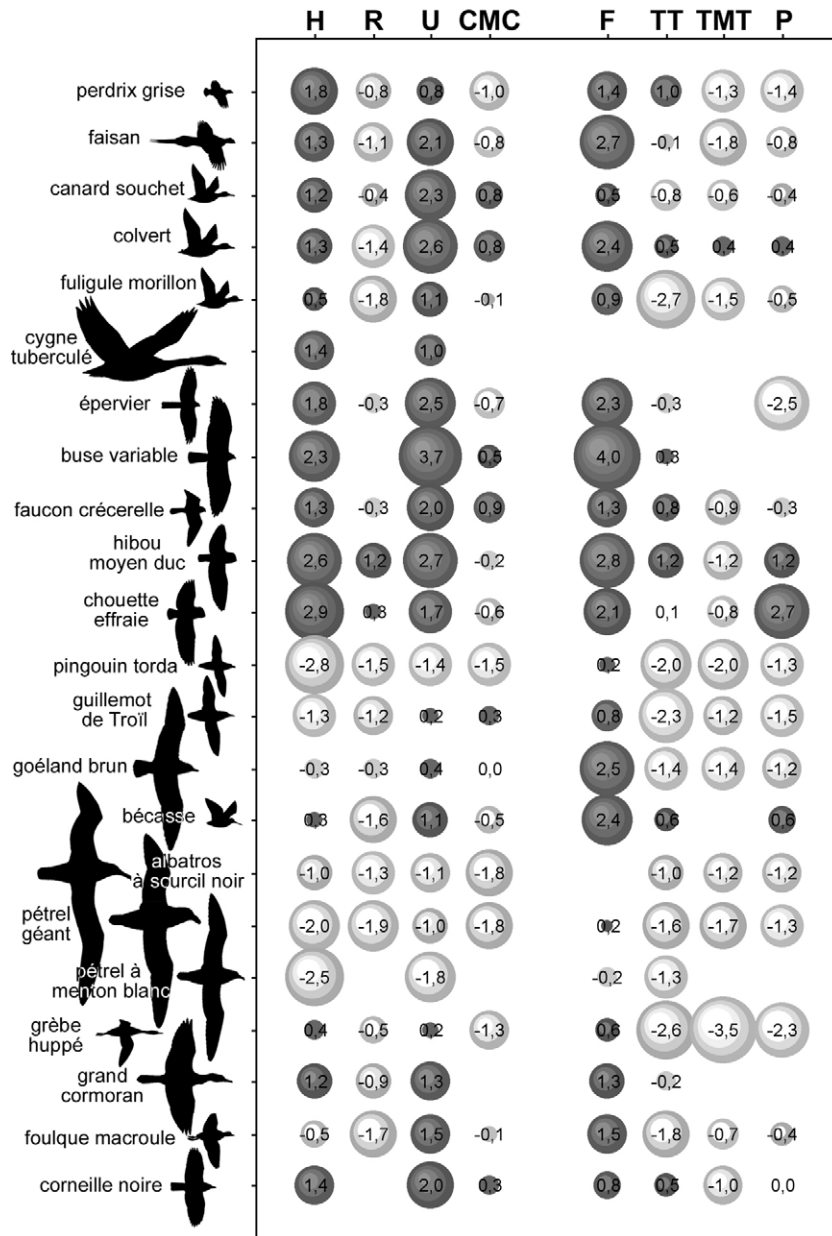


Fig. 5. Spectre de l'adaptation structurale à la torsion dans notre échantillon. Les bulles grises indiquent les os longs, dont la structure est théoriquement optimale pour résister à la torsion (valeurs relatives tirées de l'analyse multivariée). Modifié d'après [18].

Fig. 5. Spectrum of structural adaptation to torsion loads in our sample. Large dark dots indicate long bones exhibiting structural features theoretically optimal to resist torsion loads (relative values extracted from multivariate analysis). Modified from [18].

vol de chacune a-t-il une influence sur les structures osseuses observées ?

Bien que l'échantillon analysé (22 espèces, 1 spécimen par espèce) représente un « compromis volant » entre contraintes pragmatiques de disponibilité du matériel et de temps d'analyse d'une part, et représentativité statistique de la biodiversité réelle d'autre part, on

peut toutefois se risquer à relever certaines différences apparaissant sur la Fig. 5.

Les trois procellariiformes de notre échantillon (albatros à sourcil noir – *Diomedea melanophris* –, pétrel géant – *Macronectes giganteus* – et pétrel à menton blanc – *Procellaria aequinoctialis*) s'écartent nettement de la tendance générale, en présentant des humérus et



ulnas apparemment peu adaptés à la torsion dans notre modèle, d'après les caractéristiques structurales mesurées. Il est tentant de mettre cela en relation avec leur type de vol, surtout plané (*dynamic soaring* dans les vents marins), et leur morphologie à aile très allongée, qui favorisent vraisemblablement la flexion plutôt que la torsion dans les os qui la supportent.

Toutefois, en contre-exemple, notons que les falcoïformes et strigiformes échantillonnés (oiseaux de proie diurnes et nocturnes), s'ils utilisent aussi une proportion importante de vol plané, n'ont pas la même particularité, et présentent des structures osseuses résistantes à la torsion dans l'humérus et l'ulna. Ainsi, il est possible que la morphologie alaire (allongement), plus que la fréquence moyenne de battement, ait une influence importante sur le degré de torsion subi par ces os.

Les deux alcidae (guillemot de Troïl – *Uria aalge* – et pingouin torda – *Alca torda*) ont, comme les procelariiformes, des humérus et ulnas ressortant comme peu optimisés pour la torsion. En observant les coupes concernées, on constate que cela reflète principalement une section transversale de ces os aplatie dorso-ventralement, cas particulier lié aux pressions sur l'hydrodynamisme pendant le « vol subaquatique » pratiqué dans ce groupe.

Enfin, notons que les deux galliformes analysés (faisan [*Phasianus colchicus*] et perdrix grise [*Perdix perdix*]), bien qu'étant des espèces surtout terrestres utilisant le vol avec parcimonie (mais non sans vraisemblance, dirait un systématicien), présentent apparemment une certaine optimisation à la torsion dans l'humérus et l'ulna. Ce qui plaide à nouveau en faveur d'une influence de la morphologie (aile à faible allongement) plus que de paramètres temporels (durée relative des vols) sur le type de contraintes subies et les structures adaptées.

## 5. Conclusions, perspectives

En résumé, l'étude comparative décrite documente l'adaptation squelettique des oiseaux aux contraintes mécaniques, et notamment à celles du vol. Elle suggère que :

- l'os compact primaire est adapté au type de contraintes mécaniques subies au cours de la locomotion, ce qui avait été rarement étudié dans le passé [19] ;
- cette adaptation concerne simultanément plusieurs niveaux d'intégration, d'une échelle macroscopique (par exemple, forme de la section) à une échelle mi-

croscopique (par exemple, orientation des fibres du tissu) ;

- certains types tissulaires (tissu laminaire) représentent probablement des adaptations à des contraintes en torsion (= cisaillement du matériau).

L'effet mécanique précis de l'organisation laminaire reste à étudier, pouvant passer par une conformation des cavités vasculaires favorable à la résistance en cisaillement ([17] et travaux en cours) et/ou par le fait que cette architecture en « plans concentriques » favorise le dépôt à 45° des fibres de collagène, augmentant aussi la résistance en cisaillement [18].

La résistance à la torsion, suggérée par les mesures *in vivo* [3,30], et exprimée dans les structures osseuses (travaux présentés ici), se présente comme étant sans doute l'une des plus fortes pressions sélectives sur l'adaptation squelettique au vol chez les vertébrés.

Dans ce contexte, la très bonne conservation de la structure des tissus osseux chez des oiseaux fossiles (comme par ex. *Confuciusornis sanctus*, chez qui on trouve un tissu laminaire dans l'humérus et l'ulna [22]) ou chez les ptérosaures [21,28] prend un tout nouveau sens.

En effet, bien que ces microstructures fossiles donnent déjà bon nombre d'informations intéressantes sur la croissance et le métabolisme de ces espèces, une importante contribution de la paléohistologie à la connaissance de la biologie et de l'évolution de ces groupes pourrait venir d'une analyse « paléo-biomécanique » des tissus osseux fossiles, puisque l'os semble porter, dans sa structure fine, une trace de son adaptation aux contraintes mécaniques locomotrices.

C'est peut-être pour les paléobiologistes une chance unique d'apporter des éléments de réponse à des questions controversées, comme l'origine du vol chez les dinosaures (plané depuis les arbres *versus* battu depuis le sol) ou le mode de locomotion (aérienne et terrestre) des ptérosaures, en utilisant une sorte de « signature du champ de forces » conservée dans l'os à travers les millions d'années.

## Remerciements

Deux rapporteurs anonymes ont permis par leurs commentaires d'améliorer ce texte. L'un d'eux a aussi aimablement proposé de produire la version anglaise.

J. Castanet et A. de Ricqlès ont apportés leurs connaissances histologiques et leurs encouragements aux recherches présentées ici. J. Cubo m'a aidé à maîtriser les aspects biomécaniques et statistiques. S. San-

chez, M.-M. Loth et F. Allizard ont grandement participé à l'effort de préparation des coupes histologiques. Merci à E. Pellé (service des collections du MNHN), J.-P. Robin (CEPE Strasbourg) et G. Hortault (UPMC) pour avoir fourni la plupart des oiseaux. Merci enfin à l'ensemble de l'unité « Adaptation et Évolution des systèmes ostéo-musculaires » pour l'accueil et la confiance qui m'ont été faits pendant ces années de thèse.

## Références

- [1] R. Amprino, La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement, *Arch. Biol. (Liège)* 58 (1947) 315–330.
- [2] A.A. Biewener, Musculoskeletal design in relation to body size, *J. Biomech.* 24 (1991) 19–29.
- [3] A.A. Biewener, K.P. Dial, In vivo strain in the humerus of pigeons (*Columba livia*) during flight, *J. Morphol.* 225 (1995) 61–75.
- [4] T.G. Bromage, H.M. Goldman, S.C. Mc Farlin, J. Warshaw, A. Boyde, C.M. Riggs, Circularly polarized light standards for investigations of collagen fiber orientation in bone, *Anat. Rec.* 274B (2003) 157–168.
- [5] M.T. Carrano, Locomotion in non-avian dinosaurs: integrating data from hindlimb kinematics, in vivo strains, and bone morphology, *Paleobiology* 24 (1998) 450–469.
- [6] M.T. Carrano, A.A. Biewener, Experimental alteration of limb posture in the chicken (*Gallus gallus*) and its bearing on the use of birds as analogs for dinosaur locomotion, *J. Morphol.* 240 (1999) 237–249.
- [7] D.R. Carter, D.J. Smith, D.M. Spengler, C.H. Daly, V.H. Frankel, Measurement and analysis of in vivo bone strains on the canine radius and ulna, *J. Biomech.* 13 (1980) 27–38.
- [8] J. Castanet, A. Grandin, A. Abourachid, A. de Ricqlès, Expression de la dynamique de croissance osseuse dans la structure de l'os périostique chez *Anas platyrhynchos*, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III* 319 (1996) 301–308.
- [9] P. Christiansen, N. Bonde, Limb proportions and avian terrestrial locomotion, *J. Ornithol.* 143 (2002) 356–371.
- [10] J. Cubo, A. Casinos, Incidence and mechanical significance of pneumatization in the long bones of birds, *Zool. J. Linn. Soc.* 130 (2000) 499–510.
- [11] J. Cubo, A. Casinos, Mechanical properties and chemical composition of avian long bones, *Eur. J. Morphol.* 38 (2000) 112–121.
- [12] J.D. Currey, Why aren't Skeletal Tissues Perfect?, in: P. Pedersen, M.P. Bendsoe (Eds.), *IUTAM Symposium on Synthesis in Bio Solid Mechanics*, Kluwer, 1999, pp. 93–102.
- [13] J.D. Currey, R.M.N. Alexander, The thickness of the walls of tubular bones, *J. Zool.* 206 (1985) 453–468.
- [14] E. de Margerie, Laminar bone as an adaptation to torsional loads in flapping flight, *J. Anat.* 201 (2002) 521–526.
- [15] E. de Margerie, *Histodiversité osseuse chez les oiseaux : signification fonctionnelle (ontogénique et biomécanique)*, thèse, université Paris-6, 2004.
- [16] E. de Margerie, J. Cubo, J. Castanet, Bone typology and growth rate: testing and quantifying 'Amprino's rule' in the mallard (*Anas platyrhynchos*), *C. R. Biologies* 325 (2002) 221–230.
- [17] E. de Margerie, J.-P. Robin, D. Verrier, J. Cubo, R. Groscolas, J. Castanet, Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labelling study in the King Penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*), *J. Exp. Biol.* 207 (2004) 869–879.
- [18] E. de Margerie, S. Sanchez, J. Cubo, J. Castanet, Torsional resistance as a principal component of the structural design of long bones: comparative multivariate evidence in birds, *Anat. Rec.* 282A (2005) 49–66.
- [19] A. de Ricqlès, Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes. VII : Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des Tétrapodes, Deuxième partie : fonctions, *Ann. Paléontol. (Vertébr.)* 62 (1976) 71–119.
- [20] A. de Ricqlès, Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes. VII : Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des Tétrapodes, Deuxième partie : fonctions (suite), *Ann. Paléontol. (Vertébr.)* 63 (1977) 33–56.
- [21] A. de Ricqlès, K. Padian, J.R. Horner, H. Francillon-Vieillot, Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications, *Zool. J. Linn. Soc.* 129 (2000) 349–385.
- [22] A. de Ricqlès, K. Padian, J.R. Horner, E.T. Lamm, N. Myhrvold, Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves), *J. Vertebr. Paleontol.* 23 (2003) 373–386.
- [23] S.M. Gatesy, Functional evolution of the hindlimb and tail from basal theropods to birds, in: J. Thomason (Ed.), *Functional morphology in vertebrate palaeontology*, Cambridge University Press, Cambridge, 1995, pp. 219–234.
- [24] E. Gautier, S.M. Perren, J. Cordey, Strain distribution in plated and unplated sheep tibia. An in vivo experiment, *Injury* 31 (suppl. 3) (2000) C37–C44.
- [25] T.S. Gross, K.J. McLeod, C.T. Rubin, Characterizing bone strain distributions in vivo using three triple rosette strain gages, *J. Biomech.* 25 (1992) 1081–1087.
- [26] W. Hartman, H.C. Schamhardt, J.L. Lammertink, D.M. Badoux, Bone strain in the equine tibia: an in vivo strain gauge analysis, *Am. J. Vet. Res.* 45 (1984) 880–884.
- [27] E.R. Kerley, The Microscopic Determination of Age in Human Bone, *Am. J. Phys. Anthropol.* 23 (1965) 149–164.
- [28] K. Padian, J.R. Horner, A. de Ricqlès, Growth in small Dinosaurs and Pterosaurs: The evolution of archosaurian growth strategies, *J. Vertebr. Paleontol.* 24 (2004) 555–571.
- [29] C.J. Pennycuik, The strength of the pigeon's wing bones in relation to their function, *J. Exp. Biol.* 46 (1967) 219–233.
- [30] S.M. Swartz, M.B. Bennet, D.R. Carrier, Wing bone stresses in free flying bats and the evolution of skeletal design for flight, *Nature* 359 (1992) 726–729.