

Évolution

L'origine et l'évolution des oiseaux : 35 années de progrès

Kevin Padian^{a,*}, Armand de Ricqlès^b

^a *Department of Integrative Paleontology et Museum of Paleontology, University of California, Berkeley CA 94720-4780, États-Unis*

^b *Équipe ostéohistologie comparées, UMR 7179 CNRS, MNHN, université Paris-VI, Collège de France, 75251 Paris cedex 05, France*

Reçu le 28 août 2008 ; accepté après révision le 2 septembre 2008

Disponible sur Internet le 17 janvier 2009

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Les oiseaux sont des dinosaures, plus précisément de petits dinosaures théropodes munis de plumes et volants, qui sont probablement apparus sur la Laurasia au Jurassique supérieur, il y a plus de 140 Ma. Leurs plus proches parents sont d'autres petits théropodes, comme les dromaeosaures et les troodontides, de petits prédateurs terrestres chasseurs aux pieds agiles (Maniraptoriens). L'origine des oiseaux est un exemple classique des deux aspects de la macroévolution : d'une part, l'origine phylogénétique du groupe, d'autre part, l'addition séquentielle d'adaptations, telles que le vol, qui sont associées au concept d'oiseau de façon indélébile. Ces adaptations n'ont pas été rassemblées d'un seul coup. Bien au contraire, de nombreuses caractéristiques associées aux oiseaux et au vol sont d'abord apparues chez des dinosaures non aviens, chez qui elles servaient à bien d'autres fonctions que le vol. C'est le cas pour l'isolation thermique, la couvaison et probablement pour la parade et la reconnaissance spécifique. Les oiseaux se sont diversifiés régulièrement, mais graduellement, après leur origine que l'on peut identifier par l'origine du vol (*Archaeopteryx*). Les membres antérieurs et d'autres caractères associés au vol ont évolué plus rapidement que des caractères associés à la partie postérieure du squelette. Les premiers oiseaux grandissaient plus lentement que les actuels et de façon plus comparable à la croissance des autres petits dinosaures du Mésozoïque. Comme eux, ils atteignaient sans doute leur maturité sexuelle bien avant que leur croissance staturale soit entièrement terminée. L'origine du vol n'est pas le problème d'une dichotomie « des arbres vers le sol » ou « du sol vers les arbres », mais plutôt celui de l'examen de l'ordre dans lequel des caractères diagnostiques du vol évoluèrent, et de ce que chacun de ces stades peut révéler concernant les fonctions et comportements des groupes externes successifs des oiseaux, à chacune de ces bifurcations évolutives. *Pour citer cet article : K. Padian, A. de Ricqlès, C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The origin and evolution of birds: 35 years of progress. Birds are dinosaurs – specifically, small feathered and flighted theropod dinosaurs that probably originated in Laurasia during the Late Jurassic over 140 million years ago. They are most closely related to other small theropods such as dromaeosaurs and troodontids, terrestrial predators that were fleet-footed hunters. The origin of birds is a classic example of two kinds of macroevolution: the phylogenetic origin of the group, and the sequential assembly of adaptations such as flight that are indelibly associated with birds. These adaptations were not assembled all at once. Rather, a great many characteristics associated with birds and flight first appeared in non-avian dinosaurs, where they were used for many purposes other than flight. These included insulation, brooding, and probably display and species recognition. Birds diversified steadily but gradually after their origin, which is identified with the origin of flight (*Archaeopteryx*); forelimb and other flight-associated features

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : kpadian@berkeley.edu (K. Padian).

evolved more rapidly than features associated with the posterior skeleton. The first birds grew more slowly than extant birds do, and more like other small Mesozoic dinosaurs; like them, they probably matured sexually well before they completed their active skeletal growth. The origin of flight is not a problem of “trees down” or “ground up,” but rather an examination of the order in which diagnostic flight characters evolved, and what each stage can reveal about the functions and habits of bird outgroups at those evolutionary junctures. **To cite this article: K. Padian, A. de Ricqlès, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Mots clés : Aves ; *Archaeopteryx* ; Dinosauria ; Origine des oiseaux ; Origine du vol

Keywords: Aves; *Archaeopteryx*; Dinosauria; Origin of birds; Origin of flight

Abridged English version

Introduction

It was in 1973 that John Ostrom first announced to the world some details of his hypothesis that the origin of birds was a soluble question, and that they had evolved from small carnivorous dinosaurs. He published his brief synopsis in *Nature* [49], partly as a response to a previous paper there by the great paleoanatomist Alick D. Walker [78], who had worked out a detailed case in favor of the origin of birds from a close common ancestor with crocodiles. Before this pair of papers was published, the conventional wisdom for most of the 20th century had been that birds were descendants of a shadowy group of basal archosaurs called “thecodonts,” which had also “given rise” to both Orders of dinosaurs (Dinosauria was not always considered a natural group in those days), as well as Crocodylia and Pterosauria, the flying reptiles of the Mesozoic Era [32].

So at that time there were three hypotheses for the origin of birds: “thecodonts,” crocodiles, and theropod dinosaurs [63,65,79]. In the ensuing years these hypotheses were subjected to further testing, particularly by the relatively new method of phylogenetic systematics (cladistics), which insisted on using only synapomorphies (shared derived characters, or new evolutionary features) to group taxa – not primitive features. It soon eventuated that the “thecodont” hypothesis was merely a “default” hypothesis – that is, one that is resorted to when all else fails, but that has no particular evidence of its own to recommend it [29,55]. In similar fashion, the “crocodilian” hypothesis proved to be based only on detailed but ultimately convergent similarities, and the third hypothesis – of a theropod origin of birds – was more strongly sustained by phylogenetic analysis [27,28]. In fact, as the years went by, more and more synapomorphies were discovered that placed birds squarely within a group of highly derived theropod dinosaurs of the Late Jurassic and Cretaceous, and the evidence in favor of other hypotheses steadily eroded. The “thero-

pod dinosaur” hypothesis had first been broached by T.H. Huxley in the 1870s, but the case was not made in what we would call modern terms. Ostrom [47–50] solidified it with a thorough comparative anatomical analysis of *Archaeopteryx* to Mesozoic theropods. Gauthier [27,28] brought the case forward into late 20th-Century terms by developing, analyzing and testing the three hypotheses in an explicitly phylogenetic (cladistic) framework. (An excellent introduction to phylogenetics and cladistics is found in [38,39].) The change in consensus on the origin of birds was more the result of a radical change in methods and philosophy than of the discovery of new fossils [66,67].

Today, virtually all biologists use cladistics in determining evolutionary relationships, and hence biological classification. And whereas cladistic analyses have reinforced the position of birds within theropod dinosaurs, none has supported another hypothesis, and this is why the few remaining opponents of the theropod hypothesis do not use cladistics [23]. Nearly all recent phylogenetic analyses concur that Aviales (*Archaeopteryx* and other birds) form a monophyletic clade that is the sister group to troodontids + dromaeosaurs (the well-known “raptors” of *Jurassic Park*). Which specific forms are closest to the first birds is difficult to specify, mainly because there have been so many new maniraptorans discovered in recent years that the picture keeps shifting slightly [24,41,44,45,72,74,80,81]. It is increasingly clear that birds evolved from maniraptorans that were already small [74], which indicates either that as the relatives of birds evolved small size, they retained their approximate skeletal proportions and feather surface areas that may have facilitated a necessary part of the origin of flight [58,69]; or that bird ancestors were already small, and their relative wing size was selected by environmental opportunity.

Birds as theropod dinosaurs

The hypothesis that birds evolved from (and therefore are part of) theropod dinosaurs was based on

extensive comparative evidence [49,50]. Birds are so different from other vertebrates that they have always been recognized as a quite separate evolutionary group. Yet, unless we accept a creationist view of life, we must ask what animals are their closest relatives and how we would know this. Of course, among living animals, crocodiles are closest to birds; but it is difficult to see how to get from a common ancestor of these two groups to feathered, flying birds.

Ostrom [49,50] based his hypothesis on anatomical comparisons from all parts of the skeleton. The skulls of early birds such as *Archaeopteryx* seemed quite different overall from those of small theropod dinosaurs. They are lightly built and more or less triangular, pointed anteriorly into a type of beak (if there was a horny, keratinous covering, it is not preserved). The teeth are reduced in size and number as well, compared to most carnivorous dinosaurs.

The skull in theropods is lightly built, and many of the bones are reduced to narrow struts. The orbits, or eye sockets, are the largest openings in the skull, and as we approach birds they become even larger relatively than the others. But the nares, or nasal openings, also become slightly larger than in other theropods. The premaxilla, or anterior bone of the upper jaw, bears four teeth, and the more posterior maxilla bears seven to nine, whereas the dentary bone of the lower jaw bears 11 or 12. Although teeth are retained in *Archaeopteryx* and many other basal birds, they were lost several times in Cretaceous bird lineages (as well as in several non-avian theropod lineages). Theropod teeth are usually curved and pointed, and they bear small serrations like steak knives along the anterior and posterior edges. As the teeth were reduced in birds the curvature became simpler, often limited to the tips, and the serrations were reduced or lost [7,54].

The vertebrae in theropods are light in construction; many of them are outfitted with pleurocoels, indentations that reflect excavation of the skeleton and often the incursion of respiratory tissue into the vertebrae. Pleurocoels begin to develop in basal theropods in the anterior dorsal region, and through the evolution of theropods toward basal birds the pleurocoels proliferate anteriorly into the neck and posteriorly toward the pelvis. In maniraptorans, the theropod group that includes birds, dromaeosaurs, troodontids, and oviraptorosaurs, the tail vertebrae become smaller, simpler, and reduced in number progressively toward birds. The tail vertebrae in some dromaeosaurs become stiffened by the great extension of the zygapophyses into very long, thin, rodlike processes that are gathered in bundles as they reach forward and

backward to the extent of 5–9 vertebral segments. In *Archaeopteryx* and basal birds these processes are not so elongated, but the tail is reduced and it bears feathers (see below). The ribs in some non-avian maniraptorans evolved uncinat processes like those of living birds, which function as attachments for muscles that expand the lung cavities [7,54].

The shoulder girdle and forelimb in theropods evolved considerably on the way to birds. The scapula became narrower and lightly recurved, and the clavicles formed a stout, boomerang-shaped wishbone that in more derived birds (and convergently in some other theropods) developed a posterior process called a hypocleideum that angles toward the midline of the sternum. The coracoids evolved from a subcircular form to an elongated, tapered form that articulated on both anterior edges of the sternum, bracing it and the shoulder girdle into a single functional unit. In general, the forelimb overall lengthened in relation to the vertebral column and also the hindlimb, which is typical of animals that evolve flight. In particular, the humerus became at least as long as the femur, and the whole forelimb in basal birds was at least as long as the hindlimb. The humerus remained slightly longer than the forearm in the first birds, but the bones of the hand and fingers were also elongated. Gradually in the evolution of birds the bones of the hand, including the distal wrist bones, became fused into a single structure, and the number of phalanges on the fused digits was also greatly reduced. Of particular note in maniraptorans, one or more distal wrist bones fused into a semilunate (halfmoon-shaped) element that became associated with or fused to the bones of the hand (metacarpals). This allowed the wrist to rotate the hand mediolaterally, a motion that is still retained in birds today and is the principal generator of thrust during flight [7,54].

The pelvic girdle and hindlimb evolved too, but not as rapidly as the forelimb, which of course took on the function of flight in the first birds ([6,26]; but see [15]). In the pelvis, more vertebrae became incorporated and fused, well beyond the three or four of basal non-avian theropods. The pubis in maniraptorans began to rotate posteriorly, eventually to assume the position it occupies in living birds. The ischium became smaller and assumed a somewhat “scalloped” form in the maniraptorans closest to birds, but later in the evolution of birds it became simpler and longer. There were many subtle changes to the hindlimb [33–34], but of most interest perhaps is the gradual elongation and fusion of the metatarsal (foot) bones toward the familiar form seen in birds. The bones of the ankle also became fused to the tibia, and the fibula gradually was reduced to assume

the “toothpick”-like form seen in the drumsticks of birds today [7,54].

Of course, each group of maniraptorans, including basal birds, had its own particular features that reflect ecological divergence from other forms [7,11,54]. But there is also a great deal of homoplasy, that is, independent evolution of the same traits in closely related groups. Homoplasy is the main reason why it is so difficult to pinpoint those non-avian maniraptorans to which birds are most closely related, although it now seems that a curious form called *Epidendrosaurus* [82] shares a few more synapomorphies with *Archaeopteryx* than other taxa do.

Archaeopteryx, avian icon

Archaeopteryx enjoys an iconic status in evolutionary biology. It is very rare that a textbook that discusses evolution does not have a picture of it, usually of the famous Berlin specimen, perhaps the most famous single fossil of all. An isolated feather, now generally considered to have belonged to *Archaeopteryx*, was first described in 1859, at about the time that Charles Darwin published *The Origin of Species*. A skeleton was found in the next year, and another several years later; both showed impressions of feathers and cemented the connection between birds and reptiles. But *Archaeopteryx* differed from other birds in possessing teeth and a long bony tail, plus many of the bones that are fused in living birds were still unfused, and others had features that differed from those of living birds. As it turned out over a century later, many of those features enabled paleontologists to link *Archaeopteryx* and other birds to theropod dinosaurs. Today there are ten known specimens, all from the Altmühl Valley of Germany [7] (Figs. 1–3).

What features does *Archaeopteryx* share with birds that are not present in other dinosaurs? Most of them are relatively subtle features, because many characteristics thought to be unique to birds (such as a wishbone and feathers) are now known in theropod dinosaurs that are outside the group formed by *Archaeopteryx* and other birds. The premaxillae are long, narrow, and pointed and have long nasal processes. The double-condyled quadrate articulates with the prootic. The teeth are reduced in size and number and are not serrated. The scapula has a pronounced acromion process and is at least nine times as long as broad maximally. The coracoid has a pronounced sternal process. The forelimbs are nearly as long as, or longer than, the hindlimbs; the forearm is approximately as long as, or longer than, the humerus; and the second (major) metacarpal is nearly half as long as the hume-

rus. The first metatarsal is attached to the distal quarter of the second, and its digit is “reversed” in orientation. There are many other features [7,9,28,54,55], including feathers that are sufficiently long and large to permit powered flight and have complex, interlocking barbules that make them airworthy.

It is often asked if *Archaeopteryx* is the direct ancestor of later birds, or could have been. It is important to stress that paleontologists (a) do not go into the field in search of “missing links,” (2) would not be able to recognize such a form definitively; and (3) are not interested in depicting extinct creatures in this way. The “missing link” is an anachronistic term, from the time when life was seen as a “Great Chain of Being.” Because the fossil record has spotty, episodic preservation, it is not likely that it has preserved many “transitional” forms between “major groups” of organisms. Instead, paleontologists, like other systematists, assess their specimens for the characteristics they have, and use these characteristics to fit their fossils into the tree of life. A single fossil specimen may have a number of characteristics that are truly transitional between two (or more) other taxa (like any living form may), but this does not necessarily mean that the direct ancestor has been found. *Archaeopteryx* has many features intermediate between its dinosaurian cousins and those of more derived birds; but we still have no way to determine if the known specimens were indeed directly ancestral to living birds. All we can say is that the skeletal features of *Archaeopteryx* do not seem to bar it from ancestral status; but to say more would require genetic and populational studies of which we are incapable. We do not regard *Archaeopteryx* as the direct ancestor of today’s birds, but we regard it as an approximation of what the original ancestors of birds would have looked like.

Origin of feathers

It had been assumed traditionally that bird feathers evolved from reptilian scales, but the situation turns out to be more complex than this. A decade after the origin of birds from theropods was established cladistically, Ji and Ji [35] reported the discovery of a truly astounding fossil: a small theropod dinosaur with a hairlike covering all over its body. This animal, *Sinosauroptryx*, was related to the basal coelurosaurian theropod *Compsognathus*. Its discovery was followed in the next year by *Protarchaeopteryx* [36], a maniraptoran that also bore hairlike feathers as well as a tail with vaned, barbed, symmetrical feathers. In the next year Ji et al. [37] revealed yet another new feathered form, *Caudipteryx*, this one an oviraptorosaur. The latter two forms also

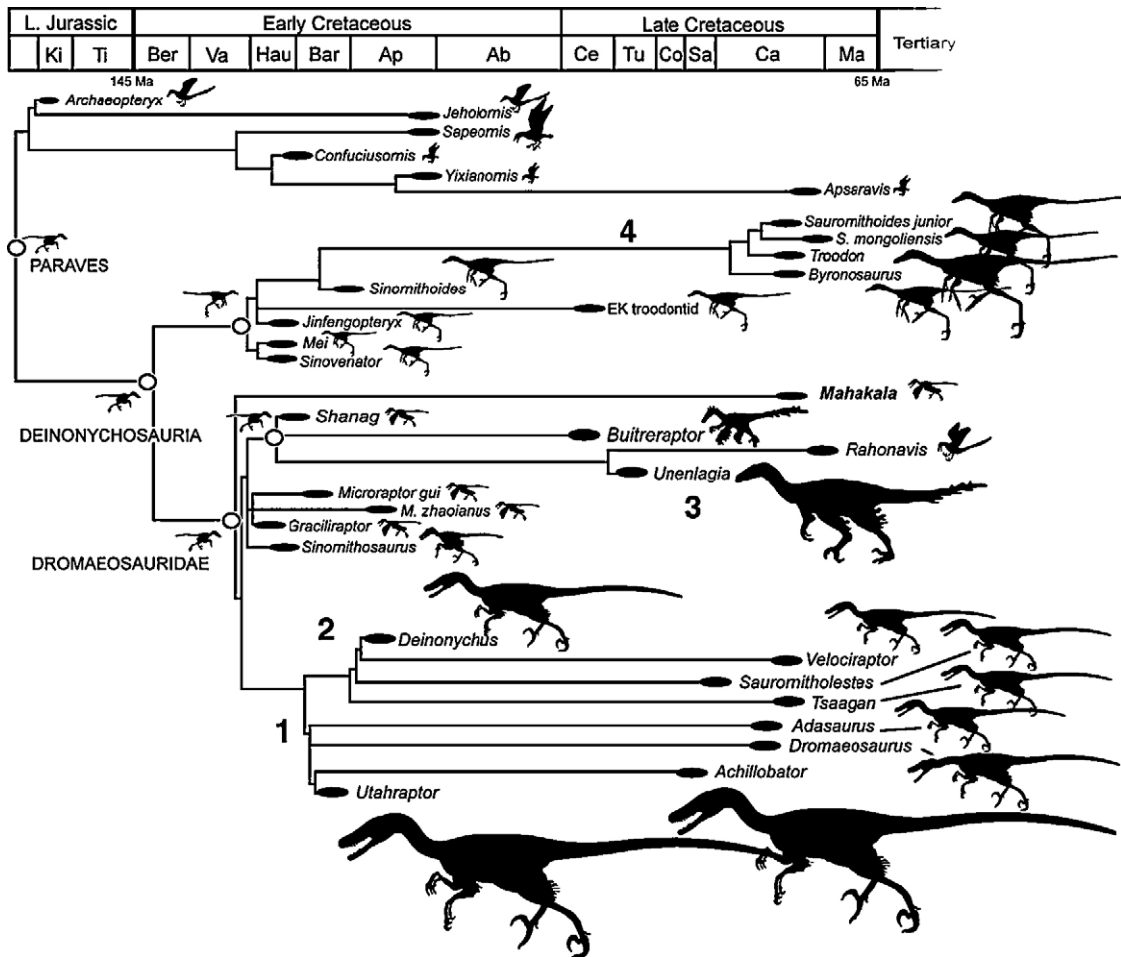


Fig. 1. Phylogénie et changement de taille corporelle chez les premiers oiseaux et leurs proches maniraptorien. Ce cladogramme calibré dans le temps met en évidence la variation de la taille corporelle en fonction du temps et de la phylogénie. Les silhouettes sont à l'échelle, illustrant l'importance des différences de taille. Les silhouettes tournées vers la gauche près des cercles vides représentent les tailles corporelles ancestrales reconstituées. La taille corporelle paravienne ancestrale est estimée de 600 à 700 g pour 70 cm de longueur, [17]. La taille corporelle ancestrale pour les deinonychosaures, troodontides et dromaeosaurides est estimée à 700 g. Les grands numéros (1,2,3 et 4) indiquent les quatre principales tendances à l'accroissement de taille chez les Deinonychosauriens. Ma, Maastrichtien ; Ca, Campanien ; Sa, Santonien ; Co, Coniacien ; Tu, Turonien ; Ce, Cénomannien ; Ab, Albien ; Ap, Aptien ; Bar, Barrémien ; Hau, Hauterivien ; Va, Valanginien ; Ber, Berriasien ; Ti, Tithonien ; Ki, Kimméridgien. Ma, million d'années. D'après Turner et al. [74], reproduit avec l'aimable permission des auteurs.

Fig. 1. Phylogeny and body size change within basal birds and their close maniraptoran relatives. A temporally calibrated cladogram depicting the phylogenetic position of body size through time and across phylogeny is shown. Silhouettes are to scale, illustrating the relative magnitude of body size differences. Left-facing silhouettes near open circles show reconstructed ancestral body sizes. Ancestral paravian body size is estimated to be 600 to 700 g and 64 to 70 cm long [17]. The ancestral deinonychosaur, troodontid, and dromaeosaurid body size is estimated at ~700 g. Large numbers (1, 2, 3, and 4) indicate the four major body increase trends in Deinonychosauria. Ma, Maastrichtian; Ca, Campanian; Sa, Santonian; Co, Coniacian; Tu, Turonian; Ce, Cenomanian; Ab, Albian; Ap, Aptian; Bar, Barremian; Hau, Hauterivian; Va, Valanginian; Ber, Berriasian; Ti, Tithonian; Ki, Kimmeridgian. Ma, million years ago. From Turner et al. [74], reprinted by kind permission.

featured several other kinds of feathers, some downlike, others with a central rachis but configured slightly differently than those of living birds [57]. All these forms, and many others mentioned here, came from a newly explored set of formations in the Early Cretaceous of the Liaoning Province of China [10]. Evidently there was some "experimentation" among early birds with the form and function of feathers. Other discoveries follo-

wed in the next decade, and before long rudimentary feathers were known in a therizinosaurid (*Beipiaosaurus*), a basal tyrannosaurid (*Dilong*), and at least two dromaeosaurs (*Sinornithosaurus* and *Microraptor*). All this was in addition to several bona fide birds including *Confuciusornis* and *Chengchangornis* [7]. It seems reasonable to conclude that, whatever their varied forms and functions, feathers first evolved in the common ancestor

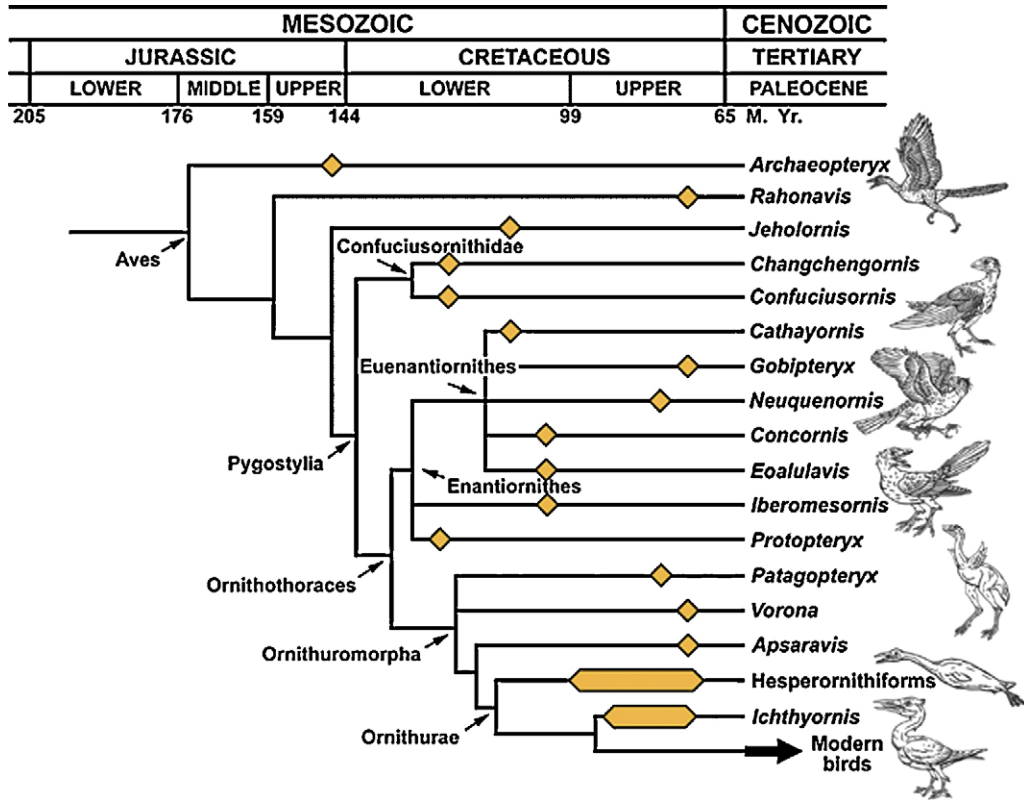


Fig. 2. Relations phylogénétiques et répartition temporelle des principales lignées d’oiseaux mésozoïques. D’après Chiappe et Dyke [9], reproduit avec l’aimable permission des auteurs.

Fig. 2. Phylogenetic relationships and temporal occurrences of the major lineages of Mesozoic birds. From Chiappe and Dyke [9], used by kind permission.

of all coelurosaurian theropods, and were only co-opted for flight by the first birds.

What, then, were the functions of the first feathers? Clearly the filamentous structures of *Sinosauropteryx* and other non-avians were insulatory, because simply by their possession the animal would have been able to hold in body heat and repel cold – assuming that these were adaptive functions. Some of the hairlike structures appear to have been branched. Slightly more complex feather forms show a kind of branching and planation, either as a generalized sort of vane or in a more unstructured downlike configuration. Several kinds of feathers in these Early Cretaceous theropods have stout, thick bases that look as if a number of filaments may have been gathered and fused at their bases [57]. These feather types do not seem to be present in living birds, and in fact they are not found in *Archaeopteryx* or other basal birds; so they were clearly some kind of experiment that proved useful to their possessors in the Middle Mesozoic Era. Today, the kiwi (*Apteryx*) and some other flightless birds have hairlike feathers, but these are clearly simplified from

more complex forms because these birds are secondarily flightless.

In addition to insulation, however, even these early feathers imply other functions. Some Liaoning feathers appear to retain a banded color pattern that suggests a role in display or camouflage [57]; it is not known whether they could have attracted mates or have aided individuals to recognize others of their own species. In the past decade several specimens of an oviraptorosaur were found in a position identical to that of a brooding hen on a nest of eggs [43]. The hands and fingers were spread over the eggs, and because the related oviraptorosaur *Caudipteryx* has long vaned feathers extending from its fingers, it appears that such feathers may have been used to shelter the eggs from sunlight or, alternatively, to trap air that would warm them. Several basal birds, including *Confuciusornis*, have a pair of long, ribbonlike pinfeathers extending posteriorly along the shortened bony tail [7, 10]; the role of these feathers, whether aerodynamic or display, is not known, and although a role in sexual display has been suggested, no study has yet shown that they are connected with one sex or with

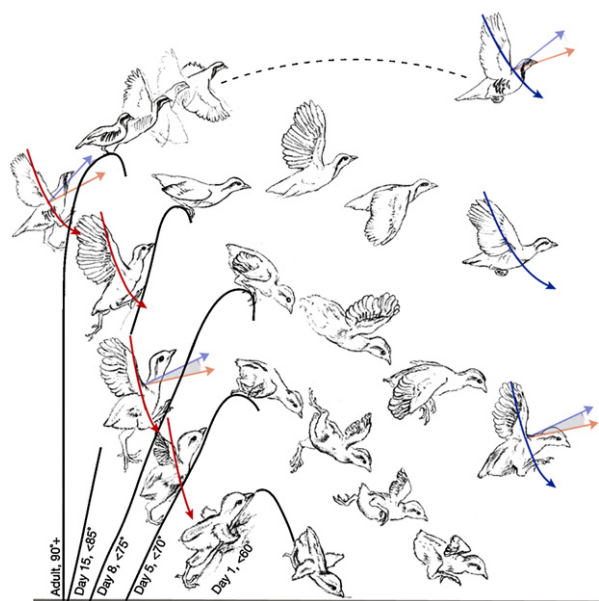


Fig. 3. Développement locomoteur au cours de l'ontogenèse de la perdrix chukar, de l'éclosion à l'adulte. Les données de Dial et al. [20] suggèrent qu'un type de coup d'aile fondamental est utilisé aussi bien par les jeunes que par les adultes et pourrait exister chez tous les oiseaux. Le type de coup d'aile que ces oiseaux utilisent apparaît quelques jours après l'éclosion, se maintient au cours du développement et peut être associé à de nombreux types de comportement (comprenant la course au sol, la descente et le vol horizontal). À l'éclosion, les oisillons peuvent monter des plans inclinés jusqu'à 60° en courant des quatre membres. Du huitième jour à l'état adulte, les oiseaux utilisent un plan de battement d'aile orienté de façon constante relativement à tout substrat incliné, aussi bien pendant une course assistée par les ailes sur plan incliné ascendant (arcs rouges) que pendant le vol horizontal ou en descente (arcs bleus). D'après Dial et al. [20], reproduit avec l'aimable permission des auteurs.

Fig. 3. Locomotor development during ontogeny in the chukar partridge from hatching to adulthood. The data of Dial et al. [20] suggest that a default or basal wing-stroke is used by young and adults and may exist in all birds. The wing-stroke that these birds use appears just days after hatching, throughout ontogeny and in association with many kinds of behaviors (including flap-running and descending and level flight). At hatching, chicks can ascend inclines as steep as 60° by crawling on all four limbs. From Day 8 through adulthood, birds use a consistently oriented stroke-plane angle over all substrate inclines during wing-assisted incline running (red arcs) as well as during descending and level flight (blue arcs). From Dial et al. [20], used by kind permission.

a particular stage of growth that would imply a role in mating.

An extremely interesting approach to the question of the evolution of feathers has come from new studies of the ontogeny of feathers in living birds. It is not always that "ontogeny recapitulates phylogeny," as Von Baer's law suggested [30], but sometimes it appears to. In this case, the development of feathers appears to begin with the production of a long, hollow tubular filament, much

like those seen in *Sinosauropteryx* and other non-avian theropods. Following this, the feather shaft bifurcates, branches, flattens, and detaches from its original tubular structure to form a vaned and eventually barbed structure, as seen in *Archaeopteryx*, later birds, and some non-avian theropods [60,61]. The vanes are originally symmetrical in the course of development, as they are in the Jurassic and Cretaceous fossils; but in both situations the vanes soon can become asymmetrical. Although some have linked this with the ability to fly, birds today have many examples of asymmetrical feathers that are not used in flight. Asymmetrical feathers do not improve flight or even lift; they reduce drag, which is useful to any animal that moves at an appreciable speed.

The preceding discussion underscores what a great example feather evolution is of the principle of reciprocal illumination provided by paleontological evidence and neontological evidence (evidence from the living world) – including developmental biology, histology, biomechanics, life history strategy, and ecology). This integration is principally responsible, more than any single discoveries, for the quantum advances in our understanding of avian evolution over the past few decades [58].

Origin of flight

Since the 1880s, the question of the origin of bird flight has been posed as a dialectic between two camps. One is persuaded that flight must have begun from the trees down, through the evolution of forms that could climb to heights, jump and glide, and eventually flap. The other is convinced that flight began by running along the ground and flapping proto-wings that conferred thrust and lift and eventually got the animal airborne [7,48,55]. There are a great many variations on each scenario, and each is supported by at least circumstantial evidence from a variety of sources, including aerodynamic models, behavior of living birds, phylogeny, and functional morphology. The proponents of the "trees down" scenario generally seem convinced that flight must begin in the trees because an intermediate gliding stage is necessary; proponents of the "ground up" scenario are impressed by the theropod ancestry of birds, which appears to imply a terrestrial origin of flight because the arms of these theropods are not suited for quadrupedal climbing.

In fact, this dichotomy is not very useful to solving the question of the origin of flight, which is not so much about the habitat in which flight may have evolved (ultimately an insoluble question by direct evidence), but is rather about the origin of the adaptation of flight [51–53]. In order to approach the problem testably, we must first

define flight as an adaptation and then diagnose it. The definition of flight, in this context, is the active production of energy that propels the animal through the air under its own power. What are the diagnostic (necessary) features of flight? Many characteristics, such as hollow bones, a large sternum, and a perching foot, have been associated with flight, but in fact none of these is necessary to fly. The requirements appear to be four: an airworthy wing, a flight stroke capable of generating a vortex wake that will propel the animal forward [62], a metabolic level capable of sustaining flight for substantial intervals, and the neuromuscular coordination that permits effective navigation in a three-dimensional world.

Having defined and diagnosed the adaptation of flight, it is interesting to ask when and in what order the four main requirements of flight evolved in the theropod lineage. The answers are incomplete because we do not have all the necessary features preserved in every group of theropods, but we can present a preliminary picture.

(1) An airworthy wing is first known in *Archaeopteryx*, and it is a feature that has always identified *Archaeopteryx* as a bird, even in the 1860s. The wing is considered airworthy because by comparison to the wings of comparable living birds, that of *Archaeopteryx* has appeared sufficient to the task of flight, although authors have not always distinguished between passive (gliding) and active (flapping) flight in assessing this question [64,68]. (2) Judging from the shoulder girdle, *Archaeopteryx* seems to have been capable of generating the flight stroke, although it may have been executed at an angle slightly different from that of living birds [25]. This may not be a significant difference, however, because the angle of the wing stroke with respect to the body is not as important as the angle of the wing stroke with respect to the vector of air travel [19]. (3) Studies of the bone histology of many groups of dinosaurs, including basal and living birds, and comparison of these tissues and the rate at which they apparently grew with those of living animals, suggest quite strongly that very high basal metabolic levels had evolved at least with the first dinosaurs [58]; see next section). We cannot measure endurance potential from fossils, of course, but we can eliminate the notion that dinosaurs were “good reptiles” or in any sense typical reptiles of today in a physiological sense [40]. (4) Good brain and ear regions are known for only a very few dinosaurs relevant to this question, but at least *Archaeopteryx* shows an ear canal that in living animals reflects a good ability to negotiate three-dimensional space, which would mainly be useful to an animal that traveled through the air [1].

K.P. Dial et al. [4,19,20,73] discovered a never-before understood mechanism of locomotion and behavior in

living birds that may have relevance for our understanding of the origin of flight. They initially found that young gallinaceous birds, when threatened, tend to seek refuge in heights, such as branches or other elevated structures. They attain these heights by running up these structures, in some cases nearly vertically, in a way that is impossible for other vertebrates that do not use suction or a similar adhesive device. Instead, these young birds flap their incipient wings at an angle that generates thrust that is directed forward and downward (from the point of view of the bird’s body axis). This thrust holds them to the surface that they are climbing, and provides the traction for their hindlimbs that prevents them from falling. If the wings of the young birds are taped or otherwise restrained, they cannot climb in this fashion. Dial et al. have now established this behavior in a broad phylogenetic range of birds that have precocial rather than altricial young (i.e., those that can walk and run very early in ontogeny).

What implications might these discoveries have for the origin of flight? Dial et al. acknowledge that the behavior they see in young living birds is not necessarily the basal condition for birds or their non-avian relatives. On the other hand, their findings enrich our understanding of the possible capabilities of the first birds and their close non-avian relatives. Because these animals could execute a motion very similar to the flight stroke [25,29] – although it is not clear whether the stroke was used in predation, display, or another function – it is possible that, even with a small wing, locomotion would have been enhanced by effective flapping, whether running on the ground, among and over obstacles on broken ground, or up angled surfaces. The new findings could solve one problem for proponents of an “arboreal hypothesis” of flight: they no longer have to posit that bird ancestors climbed trees using all four limbs, which was always functionally unrealistic and unsupported by evidence [55]. But, as Burgers and Chiappe [5] showed, flapping with protowings while running could have both increased ground speed and reduced boundary layer turbulence, which also weakens a somewhat artificial obstacle proposed long ago against the “terrestrial hypothesis”: namely, that bird ancestors could not have run fast enough to gain the speed necessary to take off.

The critical questions in the origin of bird flight now center on the stages of elaboration of the forelimb and wing that would make flight possible, inasmuch as it is well established that maniraptorans already had high basal metabolic rates, large brains capable of 3-D navigation, and the ability to execute a movement approximately equivalent to the flight stroke [53]. Turner et al. [74] have confirmed the hypothesis [58,69] that the

closest relatives of *Archaeopteryx* among maniraptorans were generally smaller than average theropods, which is consistent with the hypothesis that protobirds slowed their growth rate, thus miniaturizing their skeletons while retaining approximately similar geometric proportions. This would have made the wings relatively more efficient aerodynamically, because the wing loading, or the ratio of wing area to mass, would have decreased advantageously with reduced size [64,68]. The findings are even more consistent with the hypothesis that the wings enlarged in a small animal as a result of ecological opportunity. It will be interesting to see how these hypotheses may be tested in future.

Trends in early avian evolution

We have mentioned several trends in the evolution of birds as they originated from theropods, which we summarize here and to which we add several other features:

1. Birds originated from maniraptorans of small size, so as noted above it appears that there was a general reduction in size in their immediate ancestors [58,74].
2. Growth rates appear to have been quite high in dinosaurs generally; they were certainly higher than in other known reptiles, and comparable to birds and mammals of similar size, judging from the vascularization and structure of their bone tissues as analyzed microscopically [58]. Smaller dinosaurs grew at lower rates than larger dinosaurs, which is a pattern typical for vertebrates [58]. The first birds, such as *Confuciusornis*, grew much like other small Mesozoic dinosaurs did [67,69,70]: that is, it apparently took them well over a year to reach full size. This seems to have been true for most Cretaceous birds that were not members of the living groups of birds (crown-group Aves) [12]. However, sometime in the Late Cretaceous, certainly among the immediate ancestors of crown-group birds, growth rates accelerated to the point that every living bird species reaches essentially adult size within a year. Most birds mature within months or even weeks, and even the ostrich is almost fully grown by then. Secondary exceptions seem to have appeared among some very large ancient ratite birds, such as the moas [75], and even kiwis [3], in which growth was prolonged past a year; this may have been connected to an absence of natural predators as well as to great size. Connected with this acceleration of growth rates was a change in the timing of sexual maturity. Dinosaurs, like most vertebrates, achieved sexual maturity by at least half the age at which skeletal maturity was attained and skeletal growth slowed dramatically [40]. However, in all living birds, skeletal maturity is achieved well before the onset of sexual maturity, a condition that also obtains in some small mammals.
3. Some other features and behaviors related to reproduction that are usually associated with birds actually were present in dinosaurs well before birds evolved, and still others evolved gradually throughout the history of birds. Non-avian theropods brooded their eggs, as mentioned above. It appears that in at least some theropod dinosaurs there were two functional ovaries and oviducts, because eggs seem to have been laid in pairs over several days [7]. Today, nearly all birds have only one functional oviduct, and few have two functional ovaries. Most Mesozoic dinosaurs seem to have laid clutches of 12–30 eggs, which is much fewer than crocodiles, turtles, and lizards of today, which can lay 60–90 eggs [56]. Many dinosaur eggs were round and some were elliptical, but those of theropods were tapered at one end, already like those of birds today. Moreover, the eggshells consisted of two layers of calcite, a feature shared only by living birds [7,42]. We do not know how many eggs were laid in a clutch by the first birds, but it was probably rather fewer than a dozen. Certainly when birds began to build nests and lay eggs in trees, size constraints on the nest favored a reduction in clutch size and also egg size. Most arboreal birds lay 1–4 eggs at a time. Among terrestrial egg-layers the ostrich can lay up to a dozen eggs, and the male will guard the nest with an outer ring of as many as a dozen other eggs from secondary hens; but predation is high, as it must have been with other terrestrial dinosaurs of the Mesozoic Era. Altriciality can only evolve where nests are relatively free of predation, such as in tree hollows or other hidden places.
4. Feathers evolved as simple hairlike structures in non-avian maniraptorans. They subsequently assumed the features of branching, planation, a central rachis, the formation of vanes, the development of barbs and barbules, and the elaboration of the feather into a variety of shapes. Some of those shapes were peculiar to non-avians, and some only to various basal avians. Their functions were originally insulation, followed by display, brooding, and flight (in birds only). The alula is found in basal birds, where it may already have attained its present function of reducing turbulence over the wing [64,71].
5. Reduction and fusion of skeletal structures was a major trend in avian evolution. Weight reduction is often cited as an influence, but the bone walls of the theropod dinosaurs were already relatively thinner than

those of other dinosaurs (about 20% of bone diameter); birds merely continued the trend (to about 5%). Excavation of the vertebrae was associated with pneumaticity (see below). The tail in basal theropods was long, consisting of 50–60 vertebrae (seldom completely preserved); however, through the evolution of maniraptorans the number of vertebrae decreased to about two dozen. *Archaeopteryx* and several known non-avian maniraptorans such as *Caudipteryx* had feathers proceeding from each side of the already reduced, bony tail. This tail was reduced further in basal birds to form the familiar pygostyle or “parson’s nose” of living birds: the number of caudal vertebrae decreased to fewer than a dozen, and the tail feathers emanated in more or less a “fan” arrangement from the knoblike pygostyle.

Whereas the forelimbs elongated, partly or mainly to accommodate flight, the number of digits decreased on the manus from the five known in primitive tetrapods to three. Phylogenetic analysis of these features in archosaurs, from crocodiles and their relatives to ornithischian, sauropodomorph, and theropod dinosaurs demonstrates that the fifth and then fourth digits were lost, leaving only three [55,68]. With the evolution of saurischian dinosaurs (sauropodomorphs plus theropods), the second digit instead of the third became the longest; otherwise, the relative number of phalanges on the digits (2-3-4-5-2) and their relative proportions, as well as the connections of the hand bones to the wrist bone, remained the same. Some embryological analyses have led some researchers to posit that the bird hand comprises the second, third, and fourth fingers, but this is based on the ephemeral appearance of some non-digital structures in bird embryology; unfortunately we cannot compare the developmental sequences in extinct theropods, so the II-III-IV hypothesis has no adequate test [55]. Molecular developmental synapomorphies support the hypothesis that the inner digit of the bird hand is digit I [77].

The bones of the hand (metacarpals I–III) were fused together and to one or more distal carpals (semilunate carpal, mentioned above) to form the carpometacarpus of birds. It is seldom that the remaining fingers have more than one phalanx (maximum 1-2-1) in living birds. The synsacrum, as its name suggests, is a fusion of as many as a dozen vertebrae, “captured” from both the dorsal and caudal series in addition to the basic dinosaurian sacral complement; these are fused to the ilium, pubis, and ischium to form a single coossified unit in adults, much as the scapula, coracoid, and clavicles (furcula) are fused in the shoulder region in adults. The sternum

became larger and more highly ossified, especially in adults, and developed a large ventral keel. In the hindlimb, the fibula became reduced to a toothpick-shaped splint and ceased to contact the ankle. In adults the proximal tarsal bones (astragalus and calcaneum) are fused to each other and to the tibia in adults; the calcaneum is so reduced as to be virtually lost. Meanwhile, the distal tarsals fuse to each other and to the metatarsals II–IV, which are also fused; metatarsal V is reduced to a splint and eventually lost, and metatarsal I is also reduced and finally rotated posteriorly, from which position it descends and becomes part of the perching foot of arboreal birds [55].

6. Birds have a one-way flow-through lung structure that is unique among living vertebrates. It is correlated with invasion of the vertebral column and some other bones by the pulmonary air-sac system, and with the development of a series of air sacs in the thoracic and abdominal regions. These air sacs, it now seems, were present in non-avian theropods, as indicated by the invasion of regions of their vertebral columns, shown by the presence of pneumatic foramina on their centra [46]. It thus appears that non-avian theropods already had a birdlike lung structure, although perhaps not as complex as that of living birds.

Later radiations of birds

There are about 10,000 living species of birds, and at some point in the Late Jurassic there seems to have been only one (*Archaeopteryx*), or at least very few. What accounts for the diversification of birds, and at what points did diversity increase?

The fossil record of birds is very spotty for several reasons. First, bird bones are fragile and most birds are small; they are also common items of prey; and most birds live in environments such as forests, where decomposing organisms and agents destroy most skeletons. For these reasons the fossil record of birds is biased toward birds that lived in or near environments of deposition, such as lakes, ponds, and nearshore marine environments. *Lagerstätten* – fossil localities that preserve a great variety of specimens exceptionally well – are a great source of knowledge about the fossil record of birds. The Solnhofen limestones of Germany, which reflect a relatively quiet, lagoonal environment with steady deposition of calcite, are responsible not only for the 10 known specimens of *Archaeopteryx* but also hundreds of pterosaurs (flying reptiles), crocodiles, lizards, and invertebrates. Over a decade ago the amazing discoveries of the Jehol biota began to emerge

from Liaoning, China; these Early Cretaceous lacustrine sequences, laced with tuffaceous facies from ash deposits, comprise several formations and have already produced hundreds of specimens and dozens of new taxa including at least a dozen maniraptoran taxa, plus many invertebrates and plants [83]. Other great avian Lagerstätten include Early Cretaceous deposits in Spain, the Eocene shales of Messel, Germany, the Oligocene Phosphorites du Quercy in France, and the La Brea Tar Pits of the Holocene of California [7].

After *Archaeopteryx*, several unusual basal birds are known from the Early Cretaceous, mostly in China, South America, and Spain [9]. Teeth are lost independently in several lineages and there is substantial variation in form and proportion of skeletal features as well as feathers. The first major group of birds to evolve is called Enantiornithes, a word that refers to an apparently unusual pattern of fusion of the bones of the foot. These birds first appear in the Early Cretaceous and are the most dominant forms even into the later part of the Late Cretaceous [7–9,11]. Their members range from sparrow size to that of a goose; at least one is secondarily flightless. Although Enantiornithes are usually treated as a monophyletic group, it is possible that they will turn out to be a paraphyletic assemblage; some Cretaceous birds such as *Patagopteryx* appear to have features of both enantiornithines and basal members of crown-group Aves (Neornithes).

Neornithes do not seem to appear before the middle part of the Cretaceous, chronologically speaking, or at least the Late Cretaceous. Some of their best known members were first described well over a century ago. They include the classic textbook examples *Hesperornis* and its allies, a group of long-beaked, toothed, flightless loonlike divers, and *Ichthyornis* and its allies, small tern-like forms that also retained teeth. These were described from rather fragmentary remains from the Cretaceous of Kansas and Nebraska by O.C. Marsh in 1880, and have been restudied in recent years [7,54]. New phylogenetic analyses have shown that *Ichthyornis* and some other newly recognized forms are the closest known birds to the living crown-group birds (Aves: Neornithes) [13,14,17].

There is some fossil evidence of specific groups of living birds (Aves: Neornithes) in the Late Cretaceous, but most of these remains are limited to single bones or partial bones. These include Gaviiformes (loons), Charadriiformes (shorebirds), Presbyornithidae (waterfowl), Gruiformes (cranes), Pelecaniformes (pelicans), Procellariiformes (albatrosses and allies), Galliformes (landfowl), and Psittaciformes (parrots) [7,16,18]. Concerns have been voiced about identi-

fications based on features that could have evolved independently in a more basal lineage of birds. And some putative identifications of living groups of birds from the Cretaceous have been strongly questioned, either because the anatomy has been misinterpreted or because the characteristics on which the identifications have been based are not unique to the putative bird groups [7,55]. Nevertheless, enough well-substantiated identifications have been proposed to make it likely that a number of living bird groups were present in the Late Cretaceous, and these morphological identifications are supported by projections of molecular phylogenies. Although the actual shape of the tree of living groups of birds is still somewhat in flux, estimated molecular divergence times suggest that most of the living groups of birds had appeared by at least the Latest Cretaceous, although just how many depends on the configuration of the tree [31].

The shape of the tree of the living bird groups varies in detail, but the general picture is as follows. The ratites (ostriches, rheas, etc.), including the extinct moas and probably including the tinami [31], are the most basal group. They are followed by a group roughly equivalent to what has traditionally been called the “Galloanseriformes,” a clade comprising the ducks, geese, and other freshwater waterfowl (Anseriformes) plus the Galliformes – chickens, pheasants, quail, and their relatives, as well as a few other groups. After that the picture becomes more difficult. Traditionally, it was thought that a “basal waterbird group” comprising many shorebird and seabird lineages would form the next monophyletic clade. However, in recent groupings [31], these groups do not show anything approaching monophyly, although a number of waterbird groups cluster together in a different clade; “Ciconiiformes” is not a natural group. There is strong support for the Passeriformes (songbirds and their allies) as a highly derived group, but the question of their closest relatives is not settled. The Passeriformes appear to have evolved in the Southern Hemisphere [2,22], perhaps in eastern Gondwana during the Late Cretaceous, which is where other groups of living birds appear to have first diversified [18].

Regardless of the precise phylogenetic configuration, it appears that most living “Orders” of birds were established by the Eocene (and, as noted above, many may be represented as far back as the Late Cretaceous). The living “Families” of birds appear to be mostly in place by the Miocene, and certainly by the Late Pliocene – Pleistocene the living “Genera” are present and perhaps most of the living species [76]. This configuration may be correlated with climatic trends of cooling and drying during the Late Paleogene and Early Neogene; it is likely that changing patterns of glaciation stimulated many of

the speciation events of Holocene bird groups, especially in the northern continents.

Further reading

Principal references for further reading are offered here for the non-specialist. Most up-to-date is Chiappe's [7] general book *Glorified Dinosaurs*, which explains why birds are dinosaurs and provides an excellent overview to their evolution. An earlier and also excellent book in the same vein is Dingus and Rowe's [21] *The Mistaken Extinction*. For those wishing a comprehensive introduction to the principles of classification that explain why scientists now classify birds as dinosaurs, the best source we know is the introduction to Lecompte and Le Guyader's text, *Classification phylogénétique du vivant* [38,39]. More technical information about specific fossil bird groups can be found in Chiappe and Witmer's *Mesozoic Birds: Above the heads of dinosaurs* [11] and in the technical publications listed below.

Websites are an increasing source of information, and whereas caution must be exercised, several reliable sites provide a good background and good images of early birds. They include <http://www.ucmp.berkeley.edu/diapsids/avians.html>, a website developed by the University of California Museum of Paleontology, and two that are mainly in French: http://jcboulay.free.fr/astro/sommaire/astronomie/univers/galaxie/etoile/systeme_solaire/terre1/dinosaures/page_dinosa.htm, and http://www.universalis.fr/encyclopedie/SC99015/ORIGINE_ET_EVOLUTION_DES_OISEAUX.htm.

1. Introduction

C'est en 1973 que John Ostrom publia pour la première fois quelques détails de son hypothèse, selon laquelle le problème de l'origine des oiseaux était une question soluble et qu'ils avaient évolué à partir de petits dinosaures carnivores. Il publia ce bref canevas dans *Nature* [49], en partie en réponse à un article déjà publié dans la même revue par le grand paléoanatomiste Alick D. Walker [78] qui avait élaboré une théorie en faveur d'une origine des oiseaux, à partir d'un proche ancêtre commun entre eux et les crocodiles. Avant la publication de ces deux articles, l'interprétation dominante, pendant la plus grande partie du xx^e siècle, avait été que les oiseaux descendaient d'un groupe quelque peu nébuleux d'archosauriens basaux du Trias appelés « thécodontes », qui aurait aussi donné naissance aux deux Ordres de dinosauriens (les Dinosauria n'étaient pas toujours considérés à l'époque comme un groupe

naturel), ainsi qu'aux Crocodylia et aux Pterosauria, les « reptiles volants » du Mésozoïque [32].

Il y avait donc à l'époque trois hypothèses pour l'origine des oiseaux : à partir des « thécodontes », des crocodiliens ou enfin des dinosaures théropodes [63,65,79]. Dans les années qui suivirent, ces hypothèses ont été soumises à de nouveaux tests, particulièrement par la méthode de la systématique phylogénétique (ou cladistique), alors relativement nouvelle, qui insistait sur l'usage exclusif des synapomorphies (caractères dérivés partagés, ou innovations évolutives) – et non pas sur les caractères primitifs communs – pour regrouper les taxons. Il s'ensuivit rapidement que l'hypothèse « thécodontienne » n'était en quelque sorte qu'une hypothèse par défaut, c'est-à-dire une hypothèse à laquelle on a recours quand tout le reste a échoué, mais qui n'a pas de preuve particulière en sa faveur pour se recommander au choix [29,55]. De même, l'hypothèse « crocodilienne » se montra fondée sur des ressemblances détaillées mais convergentes. Restait donc la troisième hypothèse, celle de l'origine théropodienne des oiseaux, qui se révéla plus fortement soutenue par l'analyse phylogénétique [27,28]. En fait, au fil des années, on découvrit de plus en plus de synapomorphies qui situaient carrément les oiseaux au sein d'un groupe de dinosaures théropodes très dérivés du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur, tandis que simultanément, les arguments en faveur des autres hypothèses s'érodaient de plus en plus. L'hypothèse de l'origine des oiseaux à partir des dinosaures théropodes avait été pour la première fois avancée par T.H. Huxley dès les années 1870, mais l'argument n'avait pas été développé dans ce que nous pourrions appeler des termes modernes. En fait, Huxley s'était surtout posé la question de la position phylogénétique des dinosaures eux-mêmes au sein des vertébrés [79]. Ostrom [47–50] renforça l'hypothèse théropodienne par une analyse d'anatomie comparative détaillée entre *Archaeopteryx* et les théropodes du Mésozoïque. Enfin Gauthier [27,28] fit avancer l'argumentation en la situant dans la problématique scientifique de la fin du xx^e siècle, c'est-à-dire en analysant et testant les trois hypothèses dans un cadre explicitement phylogénétique (cladistique). (On trouvera une excellente introduction à la phylogénétique et à la cladistique dans Lecompte et Le Guyader [38,39]). Il est d'ailleurs remarquable que le changement de point de vue concernant le problème de l'origine des oiseaux n'ait pas été la conséquence de la découverte de fossiles nouveaux, au moins initialement, mais bien la conséquence d'un changement conceptuel et méthodologique radical en systématique [66,67].

À l'heure actuelle, pratiquement tous les biologistes utilisent la cladistique pour déterminer les relations

d'apparemment évolutives et, en conséquence, la classification biologique. Et tandis que les analyses cladistiques renforçaient régulièrement la position des oiseaux au sein des dinosaures théropodes, aucune ne soutenait les autres hypothèses. C'est pourquoi aucun des quelques opposants qui demeurent à l'hypothèse théropodienne n'utilise la cladistique [23]. Pratiquement toutes les analyses phylogénétiques récentes s'accordent pour conclure que les Aviales (*Archaeopteryx* et les autres oiseaux) constituent un clade (ou groupe monophylétique) formant le groupe-frère d'un ensemble troodontidés plus dromaeosaures (les fameux « raptors » de « Parc Jurassique »).

Quelles formes particulières sont les plus apparentées aux premiers oiseaux est encore difficile à préciser, principalement parce que l'on a découvert tellement de nouveaux maniraptorien aux cours des dernières années, que le tableau ne cesse d'osciller quelque peu [24,41,44,45,72,74,80,81]. Il est de plus en plus clair que les oiseaux ont évolué à partir de maniraptorien qui étaient déjà de petite taille [74]. Cela suggère qu'en évoluant vers de petites tailles, les proches parents des oiseaux retinrent approximativement leurs proportions squelettiques et leurs surfaces de plumes, la réduction de la taille ayant pu elle-même faciliter une partie nécessaire de la séquence évolutive à l'origine du vol [58,69]. Alternativement, les ancêtres des oiseaux auraient été déjà petits et l'augmentation de taille relative de leurs ailes aurait été sélectionnée dans des conditions d'opportunités environnementales particulières.

2. Les oiseaux en tant que dinosaures théropodes

L'hypothèse selon laquelle les oiseaux évoluèrent à partir des dinosaures théropodes (et donc qu'ils font partie de ce groupe) a été fondée sur de nombreuses données comparatives [49,50]. Les oiseaux diffèrent tellement des autres vertébrés, qu'on les a presque toujours reconnus comme constituant un groupe évolutif bien distinct [67,79]. Pourtant, sauf à accepter une vision créationniste de la vie, nous devons nous demander quels animaux sont leurs plus proches parents et comment nous pouvons le savoir. Bien sûr, parmi les animaux actuels, les crocodiles sont les plus proches des oiseaux, mais il est difficile de voir comment aller de l'ancêtre commun à ces deux groupes jusqu'aux oiseaux volants et munis de plumes.

Ostrom [49,50] avait fondé son hypothèse sur des comparaisons anatomiques de toutes les parties du squelette. Les crânes d'oiseaux primitifs comme *Archaeopteryx* semblaient dans l'ensemble très diffé-

rents de ceux de petits dinosaures théropodes. Ils sont construits légèrement et plus ou moins triangulaires, pointant antérieurement en une sorte de bec (s'il y avait un revêtement kératinisé, il n'est pas conservé). De même, les dents sont réduites en taille et en nombre, relativement à la plupart des dinosaures carnivores.

Le crâne des petits théropodes est de construction légère et de nombreux os sont réduits à des poutrelles étroites. Les orbites sont les plus grandes ouvertures du crâne et, au fur et à mesure que l'on se rapproche des oiseaux, ils augmentent encore en proportion. De même, les narines externes croissent légèrement en proportions, relativement aux autres théropodes. Les prémaxillaires, os les plus antérieurs de la mâchoire supérieure, portent quatre dents, les maxillaires, à la suite, de 7 à 9, tandis que le dentaire, à la mâchoire inférieure, en porte 11 ou 12. Bien que les dents soient conservées chez *Archaeopteryx* et chez de nombreux oiseaux basaux, elles ont été perdues indépendamment dans de nombreuses lignées d'oiseaux du Crétacé. Les dents de théropodes sont habituellement pointues et courbées, et portent de nombreuses petites serrations sur leurs crêtes antérieure et postérieure. Tandis que les dents se réduisaient chez les oiseaux, leur courbure devint moins marquée, souvent localisée à la pointe de la dent et les serrations se réduisaient ou disparaissaient [7,54].

Les vertèbres des théropodes sont de construction légère, elles présentent souvent des pleurocèles, sortes d'excavations depuis la surface, manifestant souvent la présence de tissus respiratoires jusque dans le squelette vertébral. Des pleurocèles commencent à se développer chez les théropodes basaux, d'abord dans la région dorsale antérieure, et, au long de l'évolution des théropodes vers les oiseaux basaux, les pleurocèles prolifèrent antérieurement dans le cou et postérieurement vers le bassin. Chez les Maniraptorien, le groupe de théropodes qui comprend les oiseaux, les dromaeosaures, les troodontidés et les oviraptorosaures, les vertèbres caudales diminuent de taille, se simplifient et se réduisent progressivement en nombre en direction des oiseaux. Les vertèbres caudales de certains dromaeosaures se rigidifient et se renforcent, par le grand développement des zygapophysies en de longs prolongements en forme de câbles qui se réunissent en faisceaux s'étendant antérieurement et postérieurement sur cinq à neuf segments vertébraux. Chez *Archaeopteryx* et les oiseaux basaux, ces processus ne sont pas aussi allongés, mais la queue se réduit et porte des plumes (voir ci-dessous). Les côtes de certains « maniraptorien » non aviens différencient des processus uncinés comme ceux des oiseaux actuels, ils servent à l'insertion de muscles associés à la ventilation pulmonaire [7,54].

La ceinture scapulaire et les membres antérieurs des théropodes ont considérablement évolué vers la condition avienne. La scapula est devenue plus étroite et s'est légèrement incurvée en lame de sabre. Les clavicules se sont soudées en une poutre en forme de boomerang, qui chez les oiseaux plus dérivés (et par convergence, chez certains autres théropodes non aviens) a développé un processus médian postérieur, l'hypocleideum, en direction du sternum, réalisant ainsi la « fourchette » des oiseaux. Les coracoïdes ont évolué à partir d'une forme subcirculaire et aplatie, vers une forme allongée et élargie à leur extrémité distale, celle-ci s'applique au sternum et l'associe structurellement à la ceinture scapulaire, constituant ainsi une unité fonctionnelle, le « zonothorax ». De façon générale, le membre antérieur s'est allongé relativement à la colonne vertébrale et au membre postérieur, ce qui est typique des organismes évoluant en direction du vol. En particulier, l'humérus devient au moins aussi long que le fémur et chez les oiseaux primitifs la totalité du squelette du membre antérieur atteint au moins la longueur du membre postérieur. L'humérus demeure un peu plus long que l'avant-bras chez les oiseaux primitifs, mais les os de la main et des doigts s'allongent aussi. Au cours de l'évolution initiale des oiseaux, les os de la main, y compris ceux de la portion distale du poignet, ont fusionné en une seule structure et le nombre de phalanges des doigts fusionnés s'est beaucoup réduit. Il est particulièrement à souligner que chez les maniraptorien, plusieurs carpiens distaux fusionnent en un élément, le semilunaire, qui s'associe ou fusionne avec les os de la main (métacarpiens). Cela a rendu possible une rotation médiolatérale de la main, mouvement qui est encore conservé chez les oiseaux d'aujourd'hui et qui est le principal générateur de la poussée propulsive pendant le vol [7,54].

La ceinture pelvienne et les membres postérieurs évoluèrent aussi, mais pas aussi rapidement que les membres antérieurs qui, bien entendu, assurèrent la fonction du vol chez les premiers oiseaux [6,26]. Davantage de vertèbres s'incorporèrent au bassin et fusionnèrent, bien au-delà des trois ou quatre vertèbres sacrées de la plupart des théropodes non aviens. Le pubis débuta, chez les maniraptorien, une bascule postérieure de son extrémité distale, pour atteindre en fin de compte la disposition présente chez les oiseaux actuels. L'ischion se réduisit et acquit une forme quelque peu découpée chez les maniraptorien les plus proches des oiseaux, mais il prit une forme plus simple et allongée, au cours de l'évolution ultérieure de ces derniers. Il y eut de nombreuses transformations subtiles aux membres postérieurs [33,34], mais le changement peut-être le plus

intéressant a été l'allongement graduel et la fusion des métatarsiens vers la morphologie familière observée chez les oiseaux. Certains os de la cheville (tarsiens proximaux) fusionnèrent avec le tibia et la fibula (ou péroné) se réduisit graduellement pour acquérir sa forme « en cure dent » telle qu'observée chez les oiseaux actuels [7,54].

Bien entendu, chaque groupe de maniraptorien, dont les oiseaux basaux, possédait ses propres traits particuliers (autapomorphies), reflétant des divergences écologiques d'avec les formes voisines [7,11,54]. Mais il existe aussi beaucoup d'homoplasies, c'est-à-dire d'évolution indépendante des mêmes traits chez des formes étroitement apparentées (évolution parallèle). L'homoplasie est la raison principale qui rend si difficile de placer exactement les oiseaux comme les plus proches parents de tel ou tel groupe de maniraptorien non aviens, bien qu'il semble aujourd'hui qu'une curieuse forme, nommée *Epidendrosaurus* [82] partage avec *Archaeopteryx* un peu plus de synapomorphies qu'aucun autre taxon.

3. *Archaeopteryx*, l'icône avienne

Archaeopteryx bénéficie du statut d'icône avienne en biologie évolutive. Il est très rare qu'il ne soit pas figuré dans un précis discutant d'évolution ; on choisit de préférence une image de l'exemplaire de Berlin, probablement le spécimen fossile le plus célèbre entre tous. Une plume isolée, généralement considérée aujourd'hui comme appartenant à un *Archaeopteryx* avait été d'abord décrite en 1859, à peu près au moment où Darwin publia *l'Origine des espèces*. On découvrit un squelette l'année suivante et un autre quelques années plus tard. Tous deux montraient des impressions de plumes et renforcèrent la relation évolutive entre reptiles et oiseaux. Cependant, *Archaeopteryx* différait des autres oiseaux par la possession de dents et d'une longue queue osseuse ; de plus, de nombreux os qui sont fusionnés chez les oiseaux demeuraient séparés, tandis que d'autres présentaient des caractères différents de ceux des oiseaux actuels. Il s'ensuivit – plus d'un siècle plus tard – que beaucoup de ces caractères permirent aux paléontologues de relier *Archaeopteryx* et les autres oiseaux aux dinosaures théropodes. On connaît aujourd'hui dix spécimens, provenant tous de la vallée de l'Altmühl en Bavière [7] (Fig. 1–3).

Quels caractères *Archaeopteryx* partage-t-il avec les oiseaux qui ne sont pas présents chez d'autres dinosaures ? La plupart sont des caractéristiques relativement subtiles, cela parce que des caractéristiques majeures

autrefois considérées comme exclusives des oiseaux (telles qu'une fourchette et des plumes) sont désormais connues chez des dinosaures théropodes qui se situent à l'extérieur du groupe formé par *Archaeopteryx* et les autres oiseaux. Les prémaxillaires sont allongés, étroits et pointus et ont de longs processus nasaux. Le carré a deux condyles et s'articule au prootique. Les dents sont réduites en taille et en nombre et ont perdu leur serration. La scapula possède un fort acromion et est au moins neuf fois plus longue que sa largeur maximale. Le coracoïde possède un puissant processus sternal. Les membres antérieurs sont presque aussi longs, ou plus longs que les membres postérieurs ; l'avant-bras est approximativement aussi long, ou plus long que l'humérus et le second métacarpien (le principal) représente à peu près la moitié de la longueur de l'humérus. Le premier métatarsien est soudé au quart distal du second et son doigt a une orientation inversée. Il y a bien d'autres caractères [7,9,28,54,57], en particulier la présence de plumes assez longues et grandes pour permettre un vol battu et qui ont des barbules engrenantes complexes en faisant une surface portante.

On se demande souvent si *Archaeopteryx* est l'ancêtre direct des oiseaux ultérieurs, ou s'il pourrait l'être. Il est important d'insister sur le fait que les paléontologues (1) ne font pas de missions de terrain à la recherche de « chaînons manquants », (2) ne seraient pas capables de reconnaître à coup sûr de telles formes et (3) ne sont pas intéressés à décrire de cette façon des formes de vie éteintes. Le terme de « chaînon manquant » véhicule un concept anachronique, remontant à l'époque où la vie était perçue comme une « grande chaîne des êtres ». Comme la documentation paléontologique est fragmentaire, il y a peu de chance qu'elle ait conservé beaucoup de « formes de transition » réunissant les « groupes majeurs » d'organismes. En revanche, les paléontologues, comme les autres systématiciens, évaluent leurs spécimens d'après les caractères qu'ils présentent et utilisent ces caractères pour placer leurs fossiles dans l'arbre du vivant. Un spécimen fossile donné peut présenter un certain nombre de caractéristiques qui peuvent apparaître comme constituant vraiment une transition entre deux autres taxons (ou davantage), mais cela ne signifie pas nécessairement que l'ancêtre direct ait été trouvé. *Archaeopteryx* possède de nombreux caractères qui sont intermédiaires entre ceux de ses cousins dinosauriens et ceux d'oiseaux plus dérivés, mais nous n'avons toujours aucun moyen pour déterminer si les spécimens connus sont véritablement des ancêtres directs des oiseaux actuels. Tout ce que nous pouvons dire est que les caractères squelettiques

d'*Archaeopteryx* ne semblent pas l'exclure d'une situation d'ancêtre, mais l'affirmer davantage nécessiterait des études génétiques et populationnelles dont nous sommes incapables.

4. L'origine des plumes

On a considéré traditionnellement que la plume avienne a évolué à partir des écailles reptiliennes, mais la situation se révèle plus complexe. Dix ans après que l'origine des oiseaux à partir des dinosaures théropodes eut été établie par la cladistique, Ji et Ji [35] annoncèrent la découverte d'un fossile vraiment étonnant : un petit dinosaure théropode, au corps recouvert d'une apparence de pelage. Ce *Sinosauropteryx* s'est révélé proche d'un théropode coelurosaurien basal du Jurassique supérieur d'Europe : *Compsognathus*. Cette découverte fut suivie l'année suivante par celle de *Protoarchaeopteryx* [36], un maniraptorien qui portait, lui aussi, des plumes en forme de poils, mais aussi sur la queue de véritables plumes symétriques avec des barbes de chaque côté de l'axe principal. L'année suivante, Ji et al. [37] révélèrent encore une autre forme nouvelle de « dinosaure emplumé », *Caudipteryx*, cette fois un oviraptorosaure. Ces deux dernières formes portaient, en outre, encore d'autres types de plumes, certaines comparables à du duvet, d'autres avec un axe central (rachis), mais différant quelque peu de celles des oiseaux actuels [57]. Toutes ces formes, et d'autres que nous mentionnerons, provenaient d'un groupe de formations géologiques nouvellement explorées, situées dans la Province du Liaoning (Nord-Est de la Chine) et datées du Crétacé inférieur [11]. Les conditions particulières d'enfouissement dans des vases anoxiques de fond de lac ont permis une exceptionnelle conservation des contours du corps et de la peau et aussi des phanères (poils et pelage des mammifères, plumes et plumage des oiseaux et formes apparentées). On était manifestement face à une sorte « d'expérimentation évolutive » concernant les formes et fonctions des plumes, chez les premiers oiseaux et leurs proches parents dinosauriens.

D'autres découvertes s'accumulèrent au cours de la décennie suivante et bientôt des plumes rudimentaires furent décrites chez un thérizinosauride (*Beipiaosaurus*), un tyrannosaure basal (*Dilong*) et au moins chez deux dromaeosaures (*Sinornithosaurus* et *Microraptor*). Tout cela s'ajoutait à la découverte, dans les mêmes gisements, de dizaines de spécimens d'oiseaux incontestables, tels que *Confuciusornis* et *Chengchangornis* [7]. Il semble raisonnable de conclure que les plumes, quelles que soient leurs formes et

leurs fonctions, se différencièrent initialement chez l'ancêtre commun de tous les théropodes coelurosauriens, et qu'elles ne furent que secondairement co-optées pour la fonction du vol chez les premiers oiseaux.

Quelles auraient donc été les fonctions des premières plumes ? Il est clair que les structures filamenteuses recouvrant *Sinosauropteryx* et d'autres dinosaures non aviens pourraient avoir eu une fonction d'isolation thermique car, du fait même de leur présence, l'animal aurait pu conserver sa chaleur corporelle et repousser le froid extérieur – si l'on tient à prendre en considération des fonctions adaptatives.

Certaines des structures en forme de poils semblent avoir été branchues. Des formes de plumes un peu plus complexes présentent une sorte de branchement s'étalant dans un plan, soit comme une plume de contour très généralisée, soit selon un schéma moins structuré rappelant un duvet. De nombreux types de plumes chez ces théropodes du Crétacé inférieur ont des bases solides et épaisses, comme si un grand nombre de filaments s'étaient réunis pour les constituer [57]. Ces types de plumes ne semblent pas connus chez les oiseaux actuels et on ne les trouve pas non plus chez *Archaeopteryx* ou d'autres oiseaux basaux. On peut donc les considérer comme des « expériences évolutives » qui se révélèrent utiles pour leurs possesseurs du milieu du Mésozoïque. Aujourd'hui les kiwis (*Apteryx*) et quelques autres oiseaux non volants ont des plumes en forme de poils, mais ces dernières dérivent manifestement de plumes plus complexes, en liaison avec la perte secondaire de la fonction du vol.

Outre l'isolation thermique, même ces plumes très primitives impliquent d'autres fonctions. Certaines plumes du Liaoning semblent avoir conservé des bandes de couleur qui suggèrent des fonctions de camouflage ou de parade [57] ; on ne sait pas si elles pouvaient avoir attiré des partenaires sexuels ou avoir été utilisées dans la reconnaissance spécifique. Pendant la précédente décennie, on a découvert plusieurs spécimens d'un oviraptorosaure dans la même position que celle d'une poule couveuse sur son nid d'œufs [43]. Les mains et les doigts étaient étendus au-dessus des œufs et, comme une forme voisine, l'oviraptorosaure *Caudipteryx*, avait de longues plumes s'étendant depuis les doigts, il semble que ces plumes aient pu être utilisées, soit pour abriter les œufs de la chaleur solaire, soit pour les maintenir à bonne température par leur effet d'isolation thermique. Plusieurs oiseaux primitifs, notamment *Confuciusornis*, possèdent une paire de longues plumes en forme de ruban s'étendant postérieurement de part et d'autre de la queue osseuse raccourcie [7,10]. Le rôle de ces plumes – aéro-

dynamique ou parade – reste inconnu. Bien qu'un rôle de parade sexuelle ait été suggéré, aucune étude n'a pu montrer jusqu'à présent qu'elles sont associées à l'un ou l'autre sexe, ou à un stade de croissance particulier, ce qui aurait pu impliquer un rôle dans la parade.

Une approche extrêmement intéressante de la question de l'évolution des plumes provient d'études nouvelles de leur développement chez les oiseaux actuels. On sait bien que l'ontogenèse ne récapitule pas toujours la phylogenèse, comme le suggéraient les lois de Von Baer [30], mais il semble qu'il en soit parfois ainsi. Dans ce cas, le développement des plumes semble débiter par la production d'un long filament tubulaire creux, très comparable à ce qui est observé chez *Sinosauropteryx* et d'autres théropodes non aviens. Ultérieurement, l'axe de la plume se bifurque, réalise des branchements, s'aplatit et se détache de sa structure tubulaire originelle pour former une surface aplatie (van) formée de barbes et de barbules, telle qu'observée chez *Archaeopteryx*, les oiseaux plus récents et chez certains théropodes non aviens [60,61]. Les surfaces vanales sont initialement symétriques au cours du développement, comme on les observe chez les fossiles du Jurassique et du Crétacé, mais dans les deux cas, ces surfaces vanales peuvent rapidement devenir asymétriques. Bien que certains chercheurs aient lié l'asymétrie du van à l'aptitude au vol, beaucoup d'oiseaux actuels présentent des plumes asymétriques qui ne sont pas utilisées pour le vol. Les plumes asymétriques n'améliorent ni le vol, ni même la portance ; elles réduisent la traînée, ce qui est utile pour tout animal se déplaçant à une vitesse élevée.

5. L'origine du vol

Depuis les années 1880, la question de l'origine du vol avien a été posée comme une dialectique entre deux écoles. La première est persuadée que le vol a dû débiter « des arbres vers le sol », au travers de l'évolution de formes qui purent d'abord grimper aux arbres, sauter, puis planer et finalement réaliser le vol battu. La seconde est convaincue que le vol a débuté à partir d'animaux coureurs terrestres en battant leurs proto-ailes qui leur procuraient poussée et portance et permirent finalement le décollage [7,48,55,63,65,79]. Il existe une multitude de variantes de ces deux scénarios et chacune est soutenue par au moins certaines présomptions circonstancielles, d'origines variées, telles que la modélisation aérodynamique, le comportement des oiseaux actuels, la phylogénie et la morphologie fonctionnelle. Les partisans du scénario « des arbres vers le sol » semblent généralement convaincus que le vol a dû débiter dans les

arbres, parce qu'une étape évolutive de vol plané semble nécessaire. Les partisans du scénario « du sol vers les arbres » sont impressionnés par l'origine théropodienne des oiseaux, qui semble impliquer une origine terrestre du vol, parce que les bras de ces théropodes ne sont pas adaptés au grimpeur quadrupède.

En fait, cette dichotomie n'est pas très utile pour résoudre le problème de l'origine du vol avien, qui n'est pas tant une question de l'habitat dans lequel le vol a pu initialement évoluer (une question en fin de compte impossible à trancher par des preuves directes), mais bien plutôt celle de l'origine de l'adaptation au vol [51–53]. De manière à approcher le problème de manière testable, on doit d'abord définir le vol en tant qu'adaptation, puis en donner une diagnose. Dans ce contexte, la définition du vol est la production active d'énergie qui propulse l'animal dans l'air par sa propre puissance. Quelles sont les caractéristiques diagnostiques (c'est-à-dire nécessaires) du vol ? De nombreux caractères, tels que des os creux, un grand sternum et un pied capable du percher arboricole ont été associés au vol mais en fait, aucun d'entre eux n'est nécessaire au vol. Les prérequis apparaissent au nombre de quatre : une aile aérienne, un battement d'aile cyclique capable de produire des vagues successives de tourbillons circulaires (vortex) accélérés vers l'arrière et qui, par réaction, propulsent l'animal en avant [62], un niveau métabolique capable de soutenir le vol pendant une durée suffisante et enfin une coordination neuromusculaire permettant une navigation efficace dans un espace tridimensionnel.

Ayant ainsi défini et posé la diagnose de l'adaptation au vol, il est intéressant de se demander quand et dans quel ordre les quatre principales conditions diagnostiques (ou prérequis) du vol ont évolué dans la lignée théropodienne. Les réponses sont incomplètes, car nous ne disposons pas de toutes les caractéristiques désirables préservées dans tous les groupes pertinents de théropodes, mais on peut au moins proposer un tableau préliminaire. (1) Une aile à fonction de surface portante aérienne est d'abord connue chez *Archaeopteryx* et c'est ce caractère qui a toujours identifié *Archaeopteryx* en tant qu'oiseau, cela dès les années 1860. Cette aile est considérée comme ayant une fonction de surface portante effective parce que, par comparaison à celles des oiseaux actuels de même taille, elle semble suffisante pour la fonction du vol, bien que les auteurs n'aient pas toujours clairement différencié le vol passif (plané) du vol battu, actif, dans l'évaluation de cette question [64,68]. (2) À en juger par l'anatomie de l'épaule et de la ceinture scapulaire, *Archaeopteryx* semble avoir été capable de produire un battement d'aile, bien que

celui-ci ait peut-être été réalisé selon des angulations un peu différentes de celles impliquées dans le battement d'aile des oiseaux actuels [25]. Cependant, cela n'est peut-être pas une différence très significative, car l'angle du coup d'aile relativement à l'axe du corps n'est pas aussi important que l'angle du coup d'aile relativement au vecteur de l'air accéléré [19]. (3) Les études d'histologie osseuse de nombreux groupes de dinosaures, comprenant des oiseaux basaux et actuels, et des corrélations entre les types de tissus osseux et les taux de croissance chez les formes actuelles suggèrent très fortement que des taux très élevés de métabolisme basal avaient déjà évolué chez les premiers dinosaures ([58] ; voir section suivante). Nous ne pouvons pas mesurer les potentiels d'endurance chez les fossiles, certes, mais nous pouvons écarter la notion traditionnelle que les dinosaures étaient « juste de bons reptiles », au sens des reptiles typiques d'aujourd'hui d'un point de vue physiologique [40]. (4) De bons moulages des encéphales et régions otiques ne sont connus que d'un très petit nombre de dinosaures pertinents à notre question, mais *Archaeopteryx*, au moins, présente un développement de la région otique (et du métencéphale) qui, chez les animaux actuels, reflète une bonne aptitude à gérer un espace tridimensionnel, ce qui paraît particulièrement utile pour un organisme aérien [1].

K.P. Dial et al. [4,19,20,73] ont découvert un mécanisme comportemental et locomoteur chez les oiseaux actuels, jamais compris jusque-là et qui peut se révéler pertinent pour notre compréhension de l'origine du vol. Ils ont d'abord découvert que des jeunes gallinacés tendent à chercher refuge dans des espaces élevés tels que les branches, quand ils sont menacés. Ils atteignent ces refuges en montant sur ces structures en courant, parfois presque à la verticale, d'une façon impossible pour tout vertébré n'utilisant pas de dispositifs adhésifs. Pour ce faire, ces jeunes oiseaux battent leurs ailes inachevées, selon un angle tel qu'il produit une poussée dirigée vers l'avant et le bas (du point de vue de l'axe de l'oiseau). Cette poussée les plaque sur la surface où ils grimpent et produit ainsi l'adhérence permettant à leurs pattes postérieures de les propulser vers le haut, tout en les empêchant de tomber. Si les ailes de ces oiseaux sont entravées ou réduites d'une manière ou d'une autre, ils ne peuvent grimper de cette façon. Dial et al. ont à présent établi l'existence de ce comportement dans un vaste échantillonnage phylogénétique d'oiseaux dont les jeunes sont à développement nidifuge (ou « précoce », c'est-à-dire ceux qui peuvent marcher et courir très tôt après l'éclosion), plutôt que nidicole.

Quelles implications ces découvertes pourraient-elles avoir concernant l'origine du vol ? Dial et al. reconnaissent que les comportements qu'ils constatent chez leurs oisillons actuels ne correspondent pas nécessairement à la condition initiale présente chez les oiseaux primitifs et leurs parents théropodiens. Cependant, leurs découvertes enrichissent notre perception des capacités comportementales possibles des premiers oiseaux et de leurs proches cousins non aviens. Comme ces organismes pouvaient réaliser un mouvement très semblable au battement d'aile [25,29] – bien qu'il ne soit pas encore clair si le coup d'aile servait dans la prédation (Ostrom), dans la parade ou à d'autres fonctions – il est possible que même avec une aile réduite, la locomotion ait été améliorée par des battements d'aile dans certaines circonstances comme la course au sol, parmi ou au-dessus des obstacles en milieu accidenté, ou sur des surfaces très redressées. Ces nouvelles découvertes pourraient résoudre un problème rencontré par les partisans de « l'hypothèse arboricole » de l'origine du vol : ils n'ont désormais plus à supposer que les ancêtres des oiseaux grimpaient aux arbres en utilisant leurs quatre pattes, ce qui avait toujours été peu réaliste et non soutenu par les données anatomiques [55]. En revanche, comme l'ont montré Burgers et Chiappe [5], battre des « proto-ailes » en courant au sol pourrait avoir accru à la fois la vitesse au sol et réduit la turbulence dans la couche limite. Cela affaiblit aussi une objection un peu artificielle dressée autrefois à l'encontre de l'hypothèse du « coureur terrestre », selon laquelle les ancêtres des oiseaux n'auraient jamais pu courir assez vite pour atteindre la vitesse de décollage.

Les questions critiques sur l'origine du vol avien qui se posent aujourd'hui se concentrent sur les étapes de l'élaboration du membre antérieur et de l'aile rendant le vol possible, dans la mesure où il est bien établi que les maniraptorien avaient déjà un métabolisme basal élevé, un grand cerveau capable de gérer une navigation tridimensionnelle et la capacité de réaliser un mouvement des bras approximativement comparable au battement d'aile [53]. Turner et al. [74] ont confirmé l'hypothèse [53,69] selon laquelle les plus proches parents d'*Archaeopteryx*, parmi les maniraptorien, étaient généralement plus petits que la moyenne des théropodes, ce qui est en accord avec l'hypothèse que les « proto-oiseaux » ont réduit leur croissance, miniaturisant ainsi leur squelette, tout en conservant à peu près ses proportions. Cela aurait rendu les ailes plus aérodynamiquement efficaces car la charge alaire (rapport de la surface portante à la masse) aurait décliné avantageusement avec la réduction de taille, qui aurait aussi considérablement amélioré le rapport poids/puissance

[64,68]. Ces considérations sont également en accord avec l'hypothèse que les ailes se seraient proportionnellement agrandies chez un organisme de petite taille, selon des opportunités écologiques particulières. Il sera intéressant de voir comment ces hypothèses pourront être testées dans l'avenir.

6. Tendances au cours de l'évolution initiale des oiseaux

Nous avons déjà mentionné plusieurs tendances dans l'évolution des oiseaux à partir de leur origine théropodienne, que nous résumons ici en y adjoignant d'autres données.

1. Les oiseaux trouvent leur origine chez des maniraptorien de petite taille, et, comme déjà noté ci-dessus, il semble qu'il y ait eu une réduction générale de la taille corporelle chez leurs ancêtres immédiats [58,74].
2. Les taux de croissance semblent avoir été très élevés chez les dinosaures en général ; ils étaient certainement plus élevés que chez les autres reptiles connus, et comparables à ceux de mammifères et d'oiseaux de taille semblable, si l'on en juge par la vascularisation et la microstructure de leurs tissus osseux, analysés par la microscopie (paléohistologie : [58]). Les dinosaures de petite taille grandissaient à des vitesses moins élevées que ceux de grande taille, un trait typique de tous les groupes de vertébrés [59]. Les premiers oiseaux tels que *Confuciusornis* grandissaient de façon très comparable aux dinosaures de petite taille [69,70], c'est-à-dire qu'il leur fallait apparemment plus d'une année pour atteindre leur taille maximale (pour un argumentaire détaillé des rapports entre l'histologie osseuse et le problème de l'origine des oiseaux, en relation avec la dynamique de croissance et l'évolution de la physiologie thermométabolique [67,70]). Cela semble avoir été le cas pour la plupart des oiseaux du Crétacé qui n'étaient pas membres du clade des oiseaux actuels (groupe apical Aves) [12]. Cependant, quelquefois dès le Crétacé supérieur, et certainement chez les ancêtres directs du groupe des oiseaux actuels, les taux de croissance se sont élevés, au point que, dans la nature actuelle, la quasi-totalité des oiseaux atteint sa taille maximale en moins d'un an, quelquefois en beaucoup moins de temps. La plupart des oiseaux arrivent à maturité somatique en quelques mois, voire en quelques semaines, et même l'autruche atteint toute sa taille dans l'année. Des exceptions par rapport à ce type de croissance très

rapide semblent avoir évolué secondairement chez divers taxons anciens de ratites, tels qu'éméus et moas [75] et même kiwis [3], chez qui la croissance se prolonge sur plus d'une année ; cela pourrait être lié à l'absence de prédateurs naturels ou à la très grande taille.

Un changement dans la mise en place temporelle de la maturité sexuelle semble avoir évolué, en liaison avec l'augmentation des taux de croissance. Les dinosaures, comme la plupart des vertébrés, devaient atteindre leur maturité sexuelle à un âge représentant au moins la moitié du temps nécessaire à l'obtention de la maturité staturale du squelette, à partir de laquelle la croissance diminue dramatiquement [40]. Pourtant, chez tous les oiseaux actuels, la maturité staturale du squelette (taille adulte) est atteinte bien avant le début de la maturité sexuelle, une situation qui se retrouve aussi chez certains petits mammifères.

3. D'autres caractéristiques et comportements reproducteurs généralement associés aux oiseaux étaient, en fait, déjà présents chez les dinosaures bien avant que les oiseaux se différencient, tandis que d'autres n'ont évolué graduellement qu'au cours de l'histoire des oiseaux eux-mêmes. Des dinosaures théropodes non aviens couvaient déjà leurs œufs, comme on l'a vu. Il semble qu'au moins chez certains dinosaures théropodes, il y ait eu deux ovaires et oviductes fonctionnels, parce que les œufs semblent avoir été pondus par paires sur plusieurs journées [7]. Actuellement, pratiquement tous les oiseaux n'ont qu'un seul oviducte fonctionnel et peu ont deux ovaires fonctionnels. La plupart des dinosaures du Mésozoïque semblent avoir déposé des pontes de 12 à 30 œufs, ce qui est généralement beaucoup moins que les chez les crocodiles, tortues et lézards d'aujourd'hui, qui ont des pontes de 60 à 90 œufs [56]. Beaucoup d'œufs de dinosaures étaient ronds et certains elliptiques, mais ceux des théropodes étaient plus étroits et pointus à un bout, déjà comme chez les oiseaux actuels. En outre, leur coquille était formée de deux couches de calcite, une disposition partagée par les oiseaux actuels [7,42]. Nous ignorons combien il y avait d'œufs par ponte chez les premiers oiseaux, mais c'était probablement moins d'une douzaine. Quand les oiseaux commencèrent à construire des nids dans les arbres pour y pondre, des contraintes de taille pour le nid ont certainement dû favoriser une réduction du nombre d'œufs pondus et aussi de leur taille. La plupart des oiseaux arboricoles ne déposent des pontes que d'un à quatre œufs à la fois. Parmi les oiseaux à ponte terrestre, l'autruche peut déposer une

ponte d'une douzaine d'œufs, le mâle garde le nid, qui peut contenir une douzaine d'œufs supplémentaires en périphérie, issus de femelles associées, mais la prédation est élevée, comme cela devait être le cas chez les dinosaures terrestres du Mésozoïque. La nidicolie (altricialité : jeunes très immatures à l'éclosion) ne peut évoluer que quand les nids sont relativement épargnés par la prédation, comme dans des trous d'arbres et autres lieux dissimulés.

4. Les plumes ont évolué à partir de structures plus simples, à l'aspect de poils, présentes chez les maniraptorien non aviens. Elles développèrent ensuite des caractéristiques de branchement, d'étalement dans un plan, de différenciation d'un rachis central, d'un van, de barbes et de barbules et se différencièrent en une grande diversité de formes. Certaines d'entre elles furent propres à des groupes non aviens, d'autres restreintes à des groupes d'oiseaux basaux. Leurs fonctions originelles furent liées à l'isolation thermique, suivies par les fonctions de parade, de couvain et de vol (cette dernière chez les oiseaux uniquement). On observe une alula (plumes associées au doigt un) chez des oiseaux basaux, chez lesquels elle avait sans doute déjà sa fonction actuelle de réduire la turbulence au-dessus de l'aile aux grands angles d'attaque [64,71].
5. La réduction et la fusion de structures squelettiques a été une tendance majeure de l'évolution avienne. On souligne souvent l'influence de la réduction du poids à cet égard pour des animaux volants, mais les parois des os des dinosaures théropodes étaient déjà relativement plus minces que celles des autres dinosaures (à peu près 20 % du diamètre osseux). Les oiseaux poursuivirent cette tendance jusqu'à 5 % du diamètre. Des cavités intravertébrales sont associées à une pneumaticité du squelette (voir ci-dessous). La queue chez les théropodes primitifs était longue, formée de 50 à 60 vertèbres (rarement conservées dans leur totalité). Toutefois, au cours de l'évolution des maniraptorien, le nombre de vertèbres caudales décroît à environ deux douzaines. *Archaeopteryx* et plusieurs maniraptorien non aviens connus, tels que *Caudipteryx*, avaient des plumes plantées de chaque côté de la queue osseuse, déjà un peu réduite. Cette queue osseuse se réduisit encore chez les oiseaux basaux pour former le pygostyle : le nombre de vertèbres caudales décroît à moins d'une douzaine et les plumes caudales s'étaient en éventail depuis cette base raccourcie.

Tandis que le membre antérieur s'allongeait, en partie ou principalement en lien avec le vol, le nombre de doigts

de la main décroissait de la disposition pentadactyle des reptiles primitifs jusqu'à trois. L'analyse phylogénétique de cette évolution chez les archosaures, depuis les crocodiles et formes apparentées jusqu'aux dinosaures ornithischiens, sauropodomorphes et théropodes démontre que les doigts cinq, puis quatre disparaissent, ne laissant que les doigts un, deux et trois [55,68]. Au cours de l'évolution des dinosaures saurischiens (sauropodomorphes et théropodes), le second doigt devint le plus long à la place du troisième. Par ailleurs, le nombre relatif de phalanges par doigt (2-3-4-5-2) et leurs proportions relatives demeurèrent inchangés, de même que les rapports anatomiques entre les os de la main et du poignet. Diverses recherches embryologiques ont conduit certains auteurs à conclure que la main des oiseaux était formée par les doigts deux, trois et quatre, mais ces conclusions sont fondées sur l'apparence éphémère de structures non digitales au cours de l'embryogenèse des oiseaux. Malheureusement, on ne peut pas comparer ces données aux séquences de développement chez les théropodes éteints, de telle sorte que l'hypothèse des doigts II-III-IV ne peut être testée de façon adéquate [55]. Des synapomorphies tirées de la biologie moléculaire du développement soutiennent l'hypothèse que le doigt interne de la main des oiseaux est bien le doigt I [77].

Les os de la paume de la main (métacarpiens I-III) fusionnèrent ensemble et avec un ou plusieurs carpiens distaux (carpien semilunaire mentionné ci-dessus) pour former le carpométacarpe des oiseaux. Il est rare que les doigts persistants présentent plus d'une ou deux phalanges chez les oiseaux actuels (1-2-1 au maximum). Le synsacrum, comme son nom l'indique, résulte de la fusion de jusqu'à une douzaine de vertèbres, « capturées » à partir des vertèbres troncales postérieures et caudales antérieures et venant s'ajouter aux vertèbres sacrées habituelles des dinosaures. Elles fusionnent avec les ilions, pubis et ischions pour constituer chez les adultes une unité fonctionnelle coossifiée, de la même manière que les scapula, coracoïdes et clavicules (furcula) forment une ceinture scapulaire unitaire. Cette dernière s'associe en plus à un sternum agrandi et plus ossifié, particulièrement chez les adultes, et qui développe une carène axiale ventrale, le bréchet (oiseaux carinates). Au membre postérieur, la fibula se réduit distalement à une aiguille osseuse ne contactant plus la cheville. Les tarsiens proximaux (astragale et calcaneum) fusionnent entre eux et avec la portion distale du tibia chez les adultes (tibiotarse). Le calcaneum se réduit au point de pratiquement disparaître. Les tarsiens distaux fusionnent entre eux et avec les métatarsiens II-IV, eux-mêmes, générale-

ment fusionnés, formant ensemble un tarsométatarse. L'articulation de la cheville est donc intratarsienne, comme chez tous les dinosaures. Le métatarsien V se réduit à une aiguille et disparaît, tandis que le métatarsien I, également réduit, subit une rotation postérieure et s'étire distalement, participant ainsi à la constitution du dispositif de pied percheur des oiseaux arboricoles [55].

6. Les oiseaux possèdent une structure pulmonaire unique parmi tous les vertébrés actuels, permettant une ventilation unidirectionnelle. Cela est lié à l'invasion de la colonne vertébrale et de quelques autres os par un système de diverticules pulmonaires, les sacs aériens, également développés dans les régions thoraciques et abdominales. Il semble bien à présent que des sacs aériens aient déjà été développés chez des théropodes non aviens, comme le suggère l'invasion de certaines régions de leur colonne vertébrale par des foramens pneumatiques pénétrant les centra vertébraux [46]. Il semble donc que les théropodes non aviens possédaient déjà des poumons de type avien, cependant sans doute pas aussi complexes que ceux des oiseaux actuels.

7. Les radiations ultérieures des oiseaux

On connaît actuellement à peu près 10 000 espèces vivantes d'oiseaux, mais à un certain moment du Jurassique supérieur, il semble qu'on n'en connaisse qu'une seule (*Archaeopteryx sp.*) ou fort peu. Qu'est-ce qui rend compte de la diversification des oiseaux et à quel moment leur diversité s'est-elle accrue ?

La documentation paléontologique concernant les oiseaux est très parcellaire pour de nombreuses raisons. D'abord, les os des oiseaux sont fragiles et la plupart des oiseaux sont petits, ce sont aussi des proies communes. La plupart des oiseaux peuplent des environnements tels que les forêts, où les agents et organismes décomposeurs détruisent la plupart des squelettes. Pour ces raisons, la documentation paléontologique sur les oiseaux est biaisée en faveur de ceux qui vivaient dans ou près d'environnements de dépôts, tels que les lacs, étangs ou rivages marins. Les *Lagerstätten* – ces localités particulières à fossiles qui conservent un grand nombre de spécimens dans des conditions exceptionnellement favorables – sont une importante source d'information pour constituer la documentation paléontologique avienne.

Les calcaires lithographiques de Solnhofen en Bavière qui reflètent un environnement de lagon relativement calme avec un dépôt régulier de calcaire,

sont la source non seulement des dix spécimens d'*Archaeopteryx* actuellement connus, mais aussi de centaines de ptérosaures (reptiles volants), crocodiles, lézards et invertébrés. Il y a plus d'une dizaine d'années, les étonnantes découvertes des biotes de Jehol ont commencé à se manifester dans la Province du Liaoning (Nord-est de la Chine). Ces séquences lacustres du Crétacé inférieur intercalées de tuffs volcaniques comprennent plusieurs formations et ont déjà fourni des centaines de spécimens et des douzaines de taxons nouveaux dont au moins une douzaine de taxons de maniraptorien et de nombreux invertébrés, ainsi que des plantes magnifiquement conservés [83]. D'autres grands *Lagerstätten* à oiseaux comprennent des dépôts du Crétacé inférieur d'Espagne (Las Hoyas), les schistes éocènes de Messel en Allemagne, les Phosphorites du Quercy de l'Oligocène de France et les puits à bitume de l'Holocène de La Brea en Californie [7].

Après *Archaeopteryx*, plusieurs oiseaux peu familiers sont connus du Crétacé inférieur, la plupart provenant de Chine, d'Amérique du Sud et d'Espagne [9]. Les dents disparaissent indépendamment dans différentes lignées et il y a des différences importantes dans les formes et proportions des caractères squelettiques comme du plumage. Le premier grand groupe d'oiseaux qui se différencie forme les Enantiornithes, un terme qui fait référence à un type de fusion particulier entre les os du pied. Ces oiseaux apparaissent au Crétacé inférieur et demeurent les formes dominantes, même jusqu'aux étages supérieurs du Crétacé supérieur [7–9]. Les espèces vont de la taille d'un moineau à celle d'une oie et au moins l'une d'elles est secondairement incapable de vol. Bien que l'on considère généralement les Enantiornithes comme un groupe monophylétique, il est possible qu'ils se révèlent constituer un ensemble paraphylétique. Certains oiseaux du Crétacé comme *Patagopteryx* semblent posséder à la fois des caractères d'Enantiornithes et de membre basal du groupe apical des oiseaux actuels (Neornithes).

Les néornithes ne semblent pas apparaître avant le milieu du Crétacé, chronologiquement parlant, ou au plus tard au Crétacé supérieur. Certains de leurs représentants les mieux connus ont été décrits pour la première fois il y a plus d'un siècle. Ils comprennent un exemple classique des manuels, *Hesperornis* et formes voisines, un groupe d'oiseaux plongeurs, avec un long bec, des dents et qui étaient secondairement incapables de voler. Par ailleurs, on connaît *Ichthyornis* et ses alliés, des oiseaux volants de petite taille, comparables à des sternes, mais qui possédaient encore des dents. Ces formes furent décrites par O.C. Marsh en 1880 à partir de restes assez fragmentaires du Crétacé supérieur

du Kansas et du Nebraska, mais elles ont été réétudiées récemment [7,54]. De nouvelles analyses phylogénétiques ont montré qu'*Ichthyornis* est le plus proche parent externe connu du groupe apical formé par tous les oiseaux actuels et leur dernier ancêtre commun (Aves : Neornithes) [13,14,17].

Il y a quelques documents fossiles en faveur de l'existence de groupes particuliers d'oiseaux actuels (Aves : Neornithes) au Crétacé supérieur, mais la plupart de ces données se limitent à des os partiels ou isolés. Cela concerne les Gaviiformes, les Charadriiformes, Presbyornithidae, Gruiformes, Pelecaniformes, Procellariiformes, Galliformes et Psittaciformes [7,16,18]. Des inquiétudes se sont manifestées à propos d'identifications fondées sur des caractères qui ont pu évoluer par parallélisme avec les formes actuelles, dans une lignée indépendante et plus ancienne d'oiseaux. Par ailleurs, certaines identifications supposées de représentants de groupes actuels d'oiseaux dans le Crétacé ont été fortement contestées, soit parce que l'anatomie avait été mal interprétée, soit parce que les caractères sur lesquels l'identification avait été fondée ne sont pas uniques au groupe auquel le fossile avait été attribué [7,55]. Néanmoins, on dispose d'assez d'identifications bien fondées pour rendre vraisemblable l'idée qu'un bon nombre de groupes d'oiseaux actuels étaient déjà présents au Crétacé supérieur, et ces identifications morphologiques sont en accord avec les projections issues des phylogénies moléculaires. Bien que la structure de l'arbre phylogénétique des divers groupes d'oiseaux actuels demeure fluctuante, les estimations moléculaires des dates de divergence entre groupes suggèrent que la plupart des groupes actuels d'oiseaux sont apparus au moins au Crétacé supérieur, bien que le nombre de lignées dépende de la configuration de l'arbre [31].

La forme de l'arbre phylogénétique des oiseaux actuels demeure donc variable dans le détail, mais on peut proposer un canevas général comme suit. Les Ratites (autruches, rhéas, etc.), comprenant les moas éteints et probablement aussi les tinamous [31], constitueraient le groupe le plus basal. Ils sont suivis par un groupe à peu près équivalent à ce qui a été appelé traditionnellement les Galloansériformes, un clade (?) comprenant les canards, oies et autres formes apparentées (Ansériformes), plus les Galliformes (faisans, caille, perdrix et leurs alliés), de même que quelques autres groupes. Après cela, le tableau devient plus délicat. On pensait traditionnellement qu'un « groupe basal d'oiseaux aquatiques » comprenant de nombreuses lignées d'oiseaux marins et de rivages constituerait le groupe monophylétique suivant. Cependant, dans les regroupements récents [31], ces groupes ne montrent

ensemble aucun signe suggérant la monophylie. Bien qu'un bon nombre de groupes « d'oiseaux d'eau » semblent se rassembler dans un clade différent, ces « Ciconiiformes » ne constituent pas un groupe naturel. Il y a un bon support en faveur des Passériformes en tant que groupe très dérivé, mais la question de leur plus proche parent n'est pas résolue. Les Passériformes semblent avoir initialement évolué dans l'hémisphère sud [2,22], peut-être sur la partie est du Gondwana pendant le Crétacé supérieur, qui semble être le lieu où d'autres groupes d'oiseaux actuels se seraient d'abord diversifiés [18].

Quelle que soit la configuration phylogénétique précise, il semble que la plupart des « Ordres » d'oiseaux vivants existaient déjà à l'Éocène (et, comme on l'a noté ci-dessus, beaucoup pourraient être représentés dès le Crétacé supérieur). Les « Familles » d'oiseaux actuels semblent être à peu près établies au Miocène et les « Genres » actuels le sont certainement depuis le Pliocène supérieur ou le Pleistocène, ainsi déjà peut-être que la plupart des espèces actuelles [76]. Cette configuration peut être corrélée avec les tendances climatiques au refroidissement et au dessèchement vers la fin du Paléogène et le début du Néogène. Il est probable que les changements liés aux glaciations ont stimulé de nombreux évènements de spéciation des groupes d'oiseaux pendant l'Holocène, spécialement sur les continents boréaux.

8. Pour en savoir plus

On propose ici pour le non-spécialiste quelques références essentielles. L'ouvrage le plus à la page est le livre de Chiappe [7] *Glorified Dinosaurs* qui explique pourquoi les oiseaux sont des dinosaures et fournit un excellent point de vue général sur leur évolution. Un autre excellent livre de la même veine, mais un peu plus ancien est *The mistaken extinction* de Dingus et Rowe [21]. Pour ceux qui désirent une introduction détaillée aux principes de classification expliquant pourquoi les chercheurs scientifiques classent maintenant les oiseaux parmi les dinosaures, la meilleure source que nous connaissions est l'introduction du livre de Leconte et Le Guyader, *Classification phylogénétique du vivant* [38,39]. Des informations plus techniques sur les groupes particuliers d'oiseaux fossiles du Mésozoïque sont disponibles dans l'ouvrage de Chiappe et Witmer *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs* [11] et dans les publications techniques citées ci-dessous.

Les sites en ligne constituent une source croissante d'informations et bien que les précautions soient de rigueur, plusieurs sites dignes de confiance four-

nissent de bonnes données de base et illustrations des premiers oiseaux. Ils comprennent <http://www.ucmp.berkeley.edu/diapsids/avians.html>, un site développé par le Muséum de paléontologie de l'université de Californie, ainsi que deux autres principalement en français : http://jcboulay.free.fr/astro/sommaire/astronomie/univers/galaxie/etoile/systeme_solaire/terre1/dinosaures/page_dinosa.htm, et http://www.universalis.fr/encyclopedie/SC99015/ORIGINE_ET_EVOLUTION_DES_OISEAUX.htm.

Remerciements

Nous remercions Nathan D. Smith d'avoir lu le manuscrit. Cela est UCMP Publication No. 1991.

Références

- [1] P.D. Alonso, A.C. Milner, R.A. Ketcham, M.J. Cookson, T.B. Rowe, The avian nature of the brain and inner ear of *Archaeopteryx*, *Nature* 430 (2004) 666–669.
- [2] F.K. Barker, G.F. Barrowclough, J.G. Groth, A phylogenetic hypothesis for passerine birds: taxonomic and biogeographic implications of an analysis of nuclear DNA sequence data, *Proceedings of the Royal Society of London* 269B (2002) 295–308.
- [3] E. Bourdon, J. Castanet, J. Cubo, A. de Ricqlès, Bone growth marks in ratites (Aves, Neornithes, Palaeognathae), Abstracts, 7th International meeting of the Society for Avian Paleontology and Evolution, Sydney, Australia, 2008.
- [4] M.W. Bundle, K.P. Dial, Mechanics of wing-assisted incline running (WAIR), *Journal of Experimental Biology* 25 (2003) 4553–4664.
- [5] P. Burgers, L.M. Chiappe, The wing of *Archaeopteryx* as a primary thrust generator, *Nature* 399 (1999) 60–62.
- [6] L.M. Chiappe, The first 85 million years of avian evolution, *Nature* 378 (1995) 349–355.
- [7] L.M. Chiappe, *Glorified Dinosaurs: the origin and early evolution of birds*, John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, USA, 2007.
- [8] L.M. Chiappe, G.J. Dyke, Mesozoic radiations of birds, *Annual Review of Ecology and Systematics* 33 (2002) 91–127.
- [9] L.M. Chiappe, G.J. Dyke, The early evolutionary history of birds, *Journal of the Paleontological Society of Korea* 22 (2006) 133–151.
- [10] L.M. Chiappe, L.M. Witmer (Eds.), *Mesozoic Birds: Above the heads of dinosaurs*, University of California Press, Berkeley, CA, USA, 2002.
- [11] L.M. Chiappe, S.-a. Ji, Q. Ji, M.A. Norell, Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda: Aves) from the Late Mesozoic of northeastern China, *Bulletin of the American Museum of Natural History* 242 (1999) 1–89.
- [12] A. Chinsamy, A. Elzanowski, Bone histology – evolution of growth patterns in birds, *Nature* 412 (2001) 402–403.
- [13] J.A. Clarke, The morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of *Ichthyornis* and *Apatornis* (Avialae: Ornithurae), *Bulletin of the American Museum of Natural History* 286 (2004) 1–179.

- [14] J.A. Clarke, L.M. Chiappe, A new carinate bird from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina), *American Museum Novitates* 3323 (2001) 1–23.
- [15] J.A. Clarke, K.M. Middleton, Mosaicism, modules, and the evolution of birds: results from a Bayesian approach to the study of morphological evolution using discrete character data, *Systematic Biology* 57 (2008) 185–201.
- [16] J.A. Clarke, C.P. Tambussi, J.I. Noriega, G.M. Erickson, R.A. Ketchum, Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous, *Nature* 433 (2005) 305–308.
- [17] J.A. Clarke, Z. Zhou, F. Zhang, Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui*, *Journal of Anatomy* 208 (2006) 287–308.
- [18] J. Cracraft, Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event, *Proceedings of the Royal Society of London B* 268 (2001) 459–469.
- [19] K.P. Dial, Wing-assisted incline running and the evolution of flight, *Science* 299 (2003) 402–404.
- [20] K.P. Dial, B.E. Jackson, P. Segre, A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight, *Nature* 451 (2008) 985–988.
- [21] L. Dingus, T. Rowe, *The Mistaken Extinction: Dinosaur evolution and the origin of birds*, W.H. Freeman, New York, NY, USA, 1998.
- [22] P.G.P. Ericson, L. Christidis, A. Cooper, M. Irestedt, J. Jackson, U.S. Johansson, J.A. Norman, A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens, *Proceedings of the Royal Society of London B* 269 (2002) 235–241.
- [23] A. Feduccia, *The Origin and Evolution of Birds*, 2nd Edn., Yale University Press, New Haven, CT, USA, 1999.
- [24] C.A. Forster, S.D. Sampson, L.M. Chiappe, D.W. Krause, The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar, *Science* 279 (1998) 1915–1919.
- [25] S.M. Gatesy, D.B. Baier, The origin of the avian flight stroke: a kinematic and kinetic perspective, *Paleobiology* 31 (2005) 382–399.
- [26] S.M. Gatesy, K.P. Dial, Locomotor modules and the evolution of avian flight, *Evolution* 50 (1996) 331–340.
- [27] J. Gauthier, A cladistic analysis of the higher systematic categories of the Diapsida. Ph.D. Thesis, University of California, Berkeley, CA, USA, 1984.
- [28] J. Gauthier, Saurischian monophyly and the origin of birds, *Memoirs of the California Academy of Sciences* 8 (1986) 1–55.
- [29] J.A. Gauthier, K. Padian, Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight, in: M.K. Hecht, J.H. Ostrom, G. Viohl, and P. Wellnhofer (eds.), *The Beginnings of Birds: Proceedings of the International Archaeopteryx Conference*, Eichstatt 1984, Freunde des Jura-Museums, Eichstatt, Germany, 1985, pp. 185–197.
- [30] S.J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Belknap, Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 1977.
- [31] S.J. Hackett, R.T. Kimball, S. Reddy, R.C.K. Bowie, E.L. Braun, M.J. Braun, J.L. Chojinowski, W.A. Cox, K.-L. Han, J. Harshman, C.J. Huddleston, B.D. Marks, K.J. Miglia, W.S. Moore, F.H. Sheldon, D.W. Steadman, C.C. Witt, T. Yuri, A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history, *Science* 320 (2008) 1763–1768.
- [32] G. Heilmann, *The Origin of Birds*, Appleton, New York, NY, USA, 1926.
- [33] J.R. Hutchinson, The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes), *Zoological Journal of the Linnean Society* 131 (2001) 123–168.
- [34] J.R. Hutchinson, The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes), *Zoological Journal of the Linnean Society* 131 (2001) 169–197.
- [35] Q. Ji, S.-a. Ji, On the discovery of the earliest fossil bird in China (*Sinosauropteryx* gen. nov.) and the origin of birds, *Chinese Geology* 233 (1996) 30–33 (en chinois).
- [36] Q. Ji, S.-a. Ji, Protarchaeopterygid bird (*Protarchaeopteryx* gen. nov.) – fossil remains of archaeopterygids from China, *Chinese Geology* 238 (1997) 38–41 (en chinois).
- [37] Q. Ji, P.J. Currie, M.A. Norell, S.-a. Ji, Two feathered dinosaurs from northeastern China, *Nature* 393 (1998) 753–761.
- [38] G. Lecointre, H. Le Guyader, *Classification phylogénétique du vivant*, 2e éd., Belin, Paris, 2001.
- [39] G. Lecointre, H. Le Guyader, *The tree of life: a phylogenetic classification*, Belknap Press (Harvard University Press), Cambridge, MA, USA, 2006.
- [40] A.H. Lee, S. Werning, Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models, *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 105 (2008) 582–587.
- [41] P.J. Makovicky, S. Apesteguía, F.L. Agnolin, The earliest dromaeosaurid theropod from South America, *Nature* 437 (2005) 1007–1011.
- [42] K.E. Mikhailov, Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: fine structure, comparative morphology and classification, *Special Papers in Paleontology* 56 (1997) 1–80.
- [43] M.A. Norell, J.M. Clark, L.M. Chiappe, D. Dashzeveg, A nesting dinosaur, *Nature* 378 (1995) 774–776.
- [44] M.A. Norell, J.M. Clark, A.H. Turner, P.J. Makovicky, R. Barsbold, T. Rowe, A new dromaeosaurid theropod from Ukhaa Tolgod (Ömnögovi, Mongolia), *American Museum Novitates* 3545 (2006) 1–51.
- [45] M.A. Norell, X. Xu, A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture, *Nature* 431 (2004) 838–841.
- [46] P.M. O'Connor, L.P.A.M. Claessens, Basic avian pulmonary design and flow-through ventilation in non-avian theropod dinosaurs, *Nature* 436 (2005) 253–256.
- [47] J.H. Ostrom, The ancestry of birds, *Nature* 242 (1973) 136.
- [48] J.H. Ostrom, *Archaeopteryx* and the origin of flight, *Quarterly Review of Biology* 49 (1974) 27–47.
- [49] J.H. Ostrom, The origin of birds, *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 3 (1975) 55–77.
- [50] J.H. Ostrom, *Archaeopteryx* and the origin of birds, *Biological Journal of the Linnean Society* 8 (1976) 91–182.
- [51] K. Padian, The origins and aerodynamics of flight in extinct vertebrates, *Palaeontology* 28 (1985) 423–433.
- [52] K. Padian, A comparative phylogenetic and functional approach to the origin of vertebrate flight, in: B. Fenton, P.A. Racey, J.M.V. Rayner (Eds.), *Recent Advances in the Study of Bats*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1987, pp. 3–22.
- [53] K. Padian, Cross-testing adaptive hypotheses: phylogenetic analysis and the origin of bird flight, *American Zoologist* 41 (2001) 598–607.
- [54] K. Padian, Basal Avialae, in: D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, 2nd Edn., University of California Press, Berkeley, CA, USA, 2004, pp. 210–231.
- [55] K. Padian, L.M. Chiappe, The origin and early evolution of birds, *Biological Reviews* 73 (1998) 1–42.

- [56] K. Padian, J.R. Horner, Physiology, in: D. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (Eds.), *The Dinosauria*, 2nd Edn., University of California Press, Berkeley, CA, USA, 2004, pp. 660–671.
- [57] K. Padian, Q. Ji, S.-A. Ji, Feathered dinosaurs and the origin of flight, in: K. Carpenter, D. Tanke (Eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*, Indiana University Press, Bloomington, 2001, pp. 117–135.
- [58] K. Padian, A.J. de Ricqlès, J.R. Horner, Dinosaurian growth rates and bird origins, *Nature* 412 (2001) 405–408.
- [59] K. Padian, J.R. Horner, A. de Ricqlès, Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies, *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (2004) 555–571.
- [60] R.O. Prum, A.H. Brush, The evolutionary origin and diversification of feathers, *Quarterly Review of Biology* 77 (2002) 261–295.
- [61] R.O. Prum, A.H. Brush, Which came first, the feather or the bird? *Scientific American*, March 2003 (2003) 84–93.
- [62] J.M.V. Rayner, A new approach to animal flight mechanics, *Journal of Experimental Biology* 80 (1979) 17–54.
- [63] A.J. de Ricqlès, L'Origine des oiseaux, *La Recherche* 10 (1971) 213–221.
- [64] A.J. de Ricqlès, Vol animal, Vol 16 (1973) 920–926. *Encyclopaedia Universalis*, Paris.
- [65] A.J. de Ricqlès, Les premiers vertébrés volants, *La Recherche* 58 (1975) 608–617.
- [66] A.J. de Ricqlès, *Archaeopteryx*, un fossile énigmatique, *La Recherche* 164 (1985) 394–396, idem in: *La paléontologie aujourd'hui* (Ph. Janvier Edt.) Point Science, Le Seuil, Paris.
- [67] A.J. de Ricqlès, L'origine dinosaurienne des oiseaux et de l'endothermie avienne: les arguments histologiques, *L'Année biologique* 39 (2000) 69–100.
- [68] A.J. de Ricqlès, Les vertébrés à la conquête du ciel, *Les dossiers de La Recherche: histoire de la vie* 19 (2005) 76–83.
- [69] A.J. de Ricqlès, K. Padian, J.R. Horner, The bone histology of basal birds in phylogenetic and ontogenetic perspectives, in: J.A. Gauthier, L.F. Gall (Eds.), *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*, Yale University Press, New Haven, CT, USA, 2001, pp. 411–426.
- [70] A.J. de Ricqlès, K. Padian, J.R. Horner, E.-Th. Lamm, N. Myhrvold, Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves), *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (2003) 373–386.
- [71] J.L. Sanz, L.M. Chiappe, B.P. Perez-Moreno, A.D. Buscalioni, J.J. Moratella, F. Ortega, F.J. Poyato-Ariza, An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight, *Nature* 382 (1996) 442–445.
- [72] P.C. Sereno, The evolution of dinosaurs, *Science* 284 (1999) 2137–2147.
- [73] B. Tobalske, K.P. Dial, Aerodynamics of wing-assisted incline running in birds, *Journal of Experimental Biology* 210 (2007) 1742–1751.
- [74] A.H. Turner, D. Pol, J.A. Clarke, G.M. Erickson, M.A. Norell, A basal dromaeosaurid and size evolution preceding avian flight, *Science* 317 (2007) 1378–1381.
- [75] S.T. Turvey, O.R. Green, R.N. Holdaway, Cortical growth marks reveal extended juvenile development in New Zealand moa, *Nature* 435 (2005) 940–943.
- [76] D.M. Unwin, Extinction and survival in birds, in: G.P. Larwood (Ed.), *Extinction and Survival in the Fossil Record*, Systematics Association Special, Volume 34, Clarendon Press, Oxford, UK, 1988, pp. 295–318.
- [77] A.O. Vargas, J.F. Fallon, Birds have dinosaur wings: the molecular evidence, *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 304B (2005) 86–90.
- [78] A.D. Walker, New light on the origin of birds and crocodiles, *Nature* 237 (1972) 257–263.
- [79] L.M. Witmer, Perspectives on avian Origins, in: H.P. Schultze, L. Trueb (Eds.), *Origins of the higher groups of Tetrapods, controversy and consensus*, Comstock Publ. Ass./Cornell Univ. Press, Ithaca, NY, 1991, pp. 427–466.
- [80] X. Xu, M.A. Norell, X.-l. Wang, P.J. Makovicky, X.-C. Wu, A basal troodontid from the Early Cretaceous of China, *Nature* 415 (2002) 780–784.
- [81] X. Xu, Z. Zhou, X.-l. Wang, The smallest known non-avian theropod dinosaur, *Nature* 408 (2000) 705–708.
- [82] F. Zhang, Z. Zhou, X. Xu, X.-l. Wang, A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits, *Naturwissenschaften* 89 (2002) 394–398.
- [83] Z. Zhou, P.M. Barrett, J. Hilton, An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem, *Nature* 421 (2003) 807–814.