

La bipédie des Oiseaux, facteur déterminant de leur réussite adaptative

par Anick Abourachid

Muséum National d'Histoire Naturelle, FRE 2696, USM 302, Département E. G. B., CP 55, 57, rue Cuvier, 75231 Paris cedex 05. E-mail : abourach@mnhn.fr

Reçu le 19 octobre 2005

RÉSUMÉ

Les Oiseaux, animaux volants, sont aussi bipèdes. Cette caractéristique a été déterminante dans l'évolution de ce groupe de Vertébrés. Les théropodes, dinosaures ancêtres des oiseaux, étaient déjà des animaux bipèdes coureurs. Les données paléontologiques nous montrent l'apparition au cours de l'évolution de caractéristiques structurales liées à l'adaptation au vol. Celles-ci répondent aux contraintes aérodynamiques qui modèlent fortement le corps des oiseaux. Tous les oiseaux sont donc passés par le goulot de l'adaptation au vol et présentent une structure très homogène. Bien sûr, la diversité de leur mode de vie, et donc de l'utilisation de leurs membres, se reflète

dans la structure de leurs pattes, mais il s'agit plutôt d'ajustements (proportions relative des os et posture) que de bouleversements. Ceci peu paraître surprenant, car les pattes ont des rôles multiples : atterrissage, décollage, nage, marche. Ces utilisations variées nécessitent des propriétés mécaniques différentes, par exemple l'amortissement pour l'atterrissage ou propulsion pour le décollage, d'autant qu'elles sont exercées dans des milieux différents : aérien aquatique et terrestre. La structure des pattes des oiseaux, bien qu'homogène morphologiquement, est donc fonctionnellement polyvalente. Elle est sans doute une des clefs de la réussite adaptative de ce groupe.

SUMMARY Bipedia in birds, a determinant feature for their adaptative success

The birds are flying animals but they are also basically bipeds. The theropod dinosaurs, precursors of the birds, were already cursorial bipeds. Because the body structure was modelled by aerodynamical constraints during the evolution, all birds, even those that do not fly anymore, share a typical avian body shape. The osteological differences between birds are more adjustments than deep disruptions. Nevertheless, the birds are very diversified in their way of life and habitat. Yet, the hind limbs of the birds are surprisingly efficient in many manners, such as taking

off, landing, swimming and walking. The limb structures adaptability to the various tasks require different mechanical fitness or device such as shock absorber during landing, or thrusters during tacking off. Moreover, almost all birds can walk, even if they have another locomotor specialization, as swimming or flying. Depending on the specialization, the gait features of the walk and the kinematics pattern are slightly modified. The functional adaptability of their hind limb structure may be a key to the evolutive success of the birds.

Les Oiseaux sont fondamentalement des animaux volants, mais ils sont tout autant des animaux bipèdes. Ainsi, du point de vue locomoteur, ils ont à leur disposition trois répertoires : le vol, la marche et la nage et peuvent présenter tous les gradients entre complètement voiliers, passant des jours sans revenir à terre comme les Albatros, (Diomedéidae) à presque totalement aquatiques, comme les Grèbes (Podicipedidae) qui ne viennent à terre que pour nicher, ou marcheurs-coureurs comme les Atruches, (Ratite). Chacun de ces répertoires se décline sous une grande variété de modes : vols

battu ou plané, marche ou saut, nage de surface ou en plongée par exemple. La plupart des oiseaux utilisent deux répertoires, le plus souvent le vol et la marche, mais beaucoup utilisent les trois. Les Oiseaux représentent du point de vue évolutif, un incontestable succès, attesté par leur colonisation de l'ensemble des milieux de notre planète : des pôles à l'équateur, ils occupent les airs, les terres et les mers. Il est remarquable qu'en dépit de la diversité de taille et de mode de vie les Oiseaux présentent la structure la plus homogène parmi les Vertébrés (Raikow, 1985). Ceci nous conduit à nous inter-

roger sur les facteurs historiques et structuraux qui sont associés à la stabilité morphologique et l'adaptabilité fonctionnelle des pattes des Oiseaux.

FACTEURS HISTORIQUES, ÉVOLUTIFS

Les Oiseaux descendent de Dinosaures bipèdes, les Théropodes (Gauthier, 1986), reptiles coureurs. La bipédie est donc une caractéristique locomotrice présente dès l'origine de ce groupe. Au cours de l'évolution, les fossiles de la lignée avienne montrent l'apparition des modifications structurales liées à l'adaptation au vol (Fig. 1), comme le développement des ailes mais aussi, au niveau de la région caudale, une réduction du squelette de la queue (Gatesy & Dial, 1996a).

Ces modifications de la structure qui ont conduit à l'adaptation au vol s'accompagnent au cours de l'évolution de modifications fonctionnelles interprétées à l'aide du concept de module locomoteur (Gatesy & Dial, 1996b). Le module locomoteur correspond à l'association de régions anatomiques du système ostéo-musculaire, hautement intégrées, et qui fonctionnent comme une unité fonctionnelle au cours de la locomotion (Fig. 2). Les premiers Tétrapodes utilisaient pour marcher, comme

les salamandres actuelles, les ondulations latérales de l'axe vertébral et les mouvements des quatre membres. Trois sous-régions (thoracique, pelvienne et axiale) étaient donc associées en un seul module locomoteur. Chez les Théropodes primitifs, strictement bipèdes, les mouvements des membres pelviens étaient associés à la queue puisque la rétraction du fémur était réalisée notamment à l'aide de la contraction de muscles qui s'inséraient sur les vertèbres caudales. Le module locomoteur de la marche associait deux régions, queue et membres postérieurs. Les membres antérieurs ayant perdu leur fonction locomotrice terrestre étaient dissociés de ce module. Cette libération des membres antérieurs a permis leur utilisation pour une nouvelle fonction, le vol, et l'apparition d'un module locomoteur aérien. La réduction de la queue et l'apparition du pygostyle, qui supporte l'insertion des rectrices et leur utilisation en éventail (Gatesy & Dial, 1996a), permet l'utilisation de la région caudale pour la stabilité au cours du vol. Les mouvements des ailes nécessitent une musculature puissante qui colonise la région thoracique, et développe une grande surface d'insertion sur le sternum, le bréchet. Le module aérien des oiseaux actuels associe donc les régions thoracique et caudale. Le module terrestre utilise la seule région pelvienne, morpho-fonctionnellement dissociée de la région caudale.

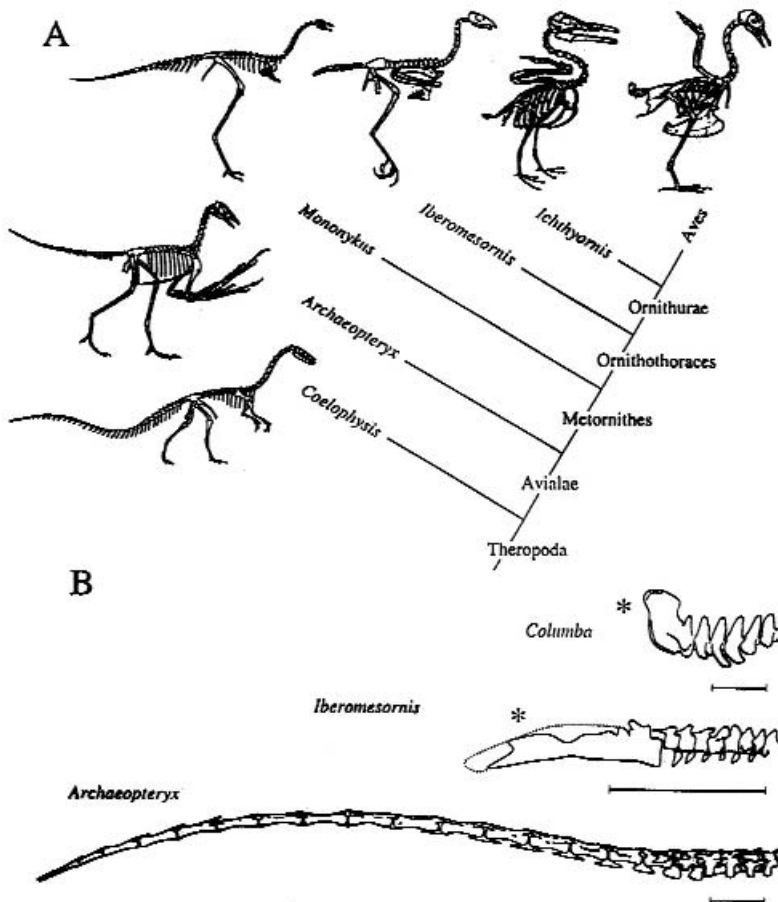


FIG. 1. — Réduction de la queue dans la lignée avienne (Gatesy & Dial, 1996).

A : le cladogramme montre la diminution de la taille de la queue sur des exemples de Théropodes de la lignée avienne. B : Les trois exemples montrent les détails des vertèbres caudales. On note la réduction de la longueur des centrums et du nombre de vertèbres, mais aussi la présence d'un pygostyle chez le fossile *Iberomesornis* et le pigeon *Columba*.

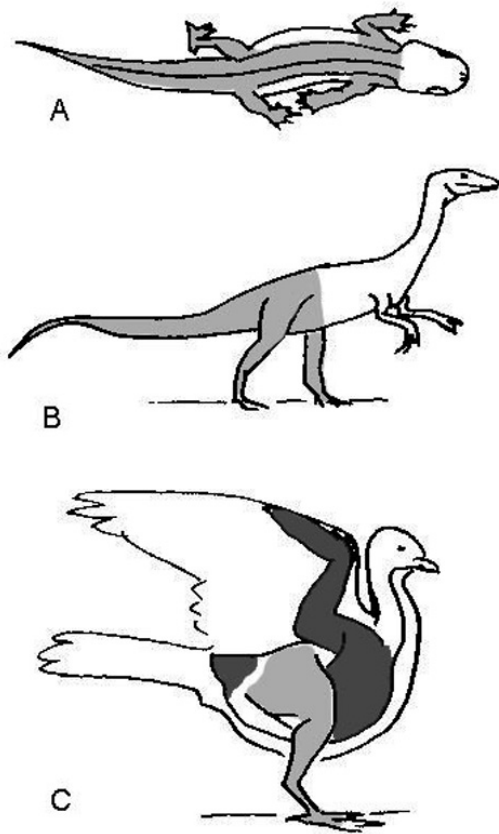


FIG. 2. – Modules locomoteurs chez les oiseaux. Le module locomoteur associe des régions du système ostéo-musculaire dans une unité fonctionnelle (Gatesy & Dial, 1996b).

Découplages de régions ostéo-musculaires dans l'évolution des oiseaux :

A. Quadrupède basal : un module terrestre associe régions axiale, thoracique et pelvienne.

B. Théropodes : un module terrestre associe région pelvienne et caudale.

C. Oiseaux. Deux modules : le module terrestre utilise la région pelvienne ; le module aérien associe la région thoracique et la région caudale.

STRUCTURE DES OISEAUX

Structure fondamentale

Cette spécialisation au vol marque tous les oiseaux actuels, chez qui on retrouve toujours la même structure fondamentale, quel que soit leur mode de vie : leurs membres antérieurs sont transformés en ailes, qui supportent les rémiges formant la surface portante pendant le vol, le tronc rigide forme une sorte de carlingue, le cou est long et flexible et assure une grande mobilité à la tête, la queue osseuse est courte, les membres postérieurs sont formés de trois segments longs et le pied est constitué par les doigts. Le mode de vie de l'animal et sa locomotion marquent bien sur cette structure de base, mais il s'agit plus d'ajustements que de bouleversements : principalement des modifications de la posture et de la longueur de segments (Fig. 3).

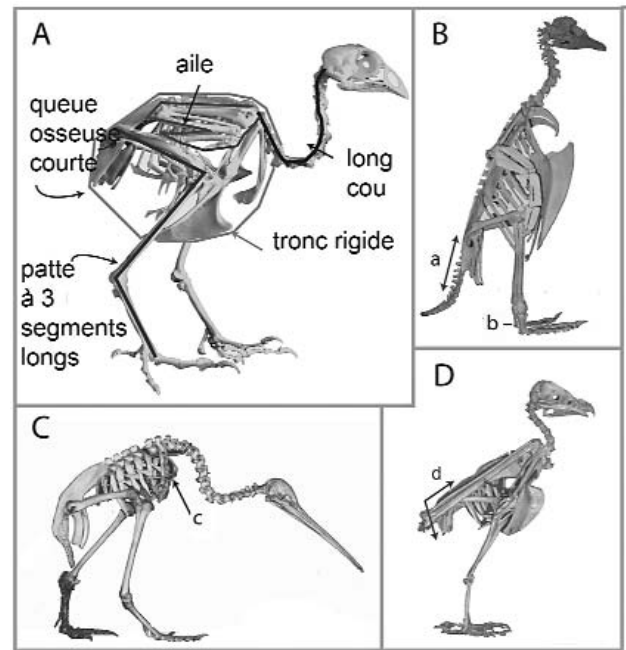


FIG. 3. – Homogénéité structurale des oiseaux.

Tous les oiseaux partagent le même modèle structural de base, illustré ici par quatre exemples. A : Caille des blés (*Coturnix coturnix*), oiseau marcheur présentant les caractéristiques typiques retrouvés chez tous les oiseaux. B : Manchot de Magellan (*Spheniscus magellanicus*) oiseau nageur. L'allure typique des manchots vient du redressement vertical du tronc. Le bassin est long et fin (a) et le tarse très court (b). C : Kiwi brun (*Apteryx australis*). Même les oiseaux qui ne volent plus, comme les kiwis, ont des ailes (c). D : Milan (*Milvus forficatus*). Chez les oiseaux de proie, le bassin est coudé caudalement (d).

Les membres pelviens

Les ilions et les ischions de la ceinture pelvienne des oiseaux sont soudés à la colonne vertébrale par l'intermédiaire d'un long synsacrum. Les parties dorsale et thoracique de la colonne vertébrale des oiseaux étant elle-même rigide, le tronc forme une structure solide, compacte et très peu déformable. Le membre postérieur est formé de trois segments longs et du pied (Fig. 4). Sa composition demande des explications car elle est souvent mal comprise : La cuisse, de la hanche au genou, glisse sous la peau du tronc et n'est pas visible chez les oiseaux debout, car elle est cachée par les plumes et les ailes. La jambe, du genou à l'articulation intertarsienne, entoure le tibiotarse (fusion du tibia et des premiers métatarsiens) et la fibula. La partie distale de la jambe est visible, notamment chez les oiseaux à longues pattes, et l'articulation intertarsienne, analogue fonctionnel d'un genou « à l'envers », est pourtant un équivalent anatomique d'un « talon » humain. Le tarse correspond au troisième segment long, formé par le tarsométatarse (fusion des métatarses distaux et des tarsi) entre l'articulation intertarsienne et les doigts, ces derniers formant le pied. Le fémur, orienté dans une position proche de l'horizontale pendant la marche, place les segments plus distaux de la patte à l'aplomb du centre de masse (Aboura-

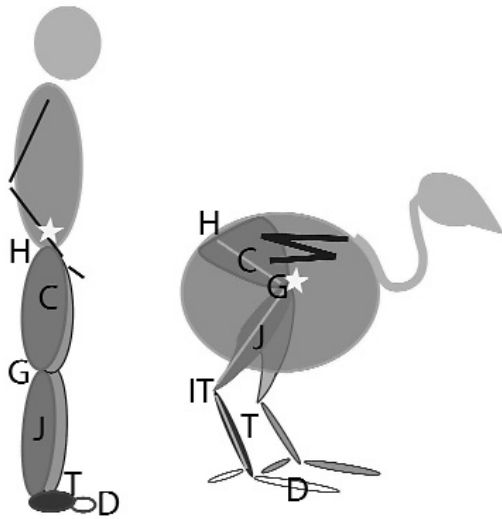


FIG. 4. – Comparaison des deux bipédies animales : oiseaux et humains.

La bipédie humaine est redressée et le centre de masse (étoile blanche) est au dessus des membres inférieurs. Chez les oiseaux, le tronc est généralement horizontal. Il est suspendu entre les membres postérieurs, le centre de masse est au niveau du genou.

H : hanche ; C : cuisse ; G : genou ; J : jambe ; IT : articulation intartarsienne ; T : tarse ; D : doigts.

chid, 1993). Le tibiotarse et le tarsométatarse sont plus mobiles. Les proportions des trois segments sont variables. Le fémur forme de 12 % à 37 % de la longueur totale de la patte et le tarsométatarse de 13 % à 45 %. Les proportions du tibiotarse sont plus stables, entre 40 et 50 % (Gatesy & Middleton, 1997). Les pieds des oiseaux sont très diversifiés, en nombre de doigts (de deux à quatre) et en disposition spatiale. Les oiseaux terrestres ont généralement quatre doigts, le pouce (doigt 1) étant orienté vers l'arrière, les trois autres vers l'avant.

La musculature de la patte est concentrée au niveau de la cuisse et de la jambe. La musculature de la cuisse forme un large cône aplati entre le bassin et le genou. Le reste des parties charnues entoure le tibiotarse. Le tarsométatarse est longé par les tendons des muscles des doigts, qui proviennent proximale du tibiotarse. La plupart des muscles sont pluri-articulaires.

POLYVALENCE FONCTIONNELLE DES PATTES DES OISEAUX

Atterrissage

Les oiseaux sont capables d'atterrir sur toutes sortes de surface, dont les grandes surfaces d'eau, les troncs verticaux ou de petites branches. Pour atterrir, les oiseaux tendent leurs pattes vers l'avant et les utilisent comme des amortisseurs. Les enregistrements des forces exercées sur une perche par un étourneau (Bonser & Rayner, 1996) ont montré que la force d'impact maximale représente deux fois le poids du corps. L'angle d'approche

était compris entre 50° et 90°. Les mêmes caractéristiques ont été observées chez un pigeon atterrissant pour la première fois sur une perche (force maximale de deux fois le poids du corps et angle de 80° en moyenne) (Green & Cheng, 1998). Cependant, quand plusieurs atterrissages rendaient la perche familière, les pigeons modifiaient l'approche pour un vol plus rapide et direct et ils frappaient la perche avec une force maximale de 8 fois le poids du corps avec un angle d'environ 50°. Deux stratégies sont donc utilisées pour l'atterrissage ; 1) un atterrissage précautionneux, les oiseaux décélérent et ajustent leur trajectoire de façon à minimiser les risques d'accident ; cette stratégie est sans doute coûteuse en énergie et réalisable seulement par les petits oiseaux ; 2) un atterrissage plus brusque utilisant une trajectoire plus directe, en planant ou par un vol battu. Une fois proche de la surface, ils décélèrent brusquement en augmentant l'angle d'approche et en bloquant l'air dans les ailes. Cette stratégie doit être moins coûteuse en énergie et nécessiter un contrôle de la vitesse et de la trajectoire relativement simple. Comme la vitesse d'approche est plus rapide, cette stratégie doit être plus risquée que la stratégie précautionneuse. Ces deux stratégies doivent former les deux extrémités d'un continuum, dont les oiseaux utilisent les gradients en fonction de leur taille, de leur mode de vie, mais aussi des circonstances, comme les conditions atmosphériques ou la robustesse du substrat.

Décollage

Le décollage est une fonction importante chez les oiseaux, qui fait intervenir les pattes et les ailes. Il est assuré tout d'abord par une forte poussée des pattes, qui produit 80 à 90 % de la vitesse de décollage chez l'étourneau européen (*Sturnis vulgaris*) et la caille (*Coturnix coturnix*), les étourneaux faisant précéder la poussée des pattes d'un mouvement de bascule vers l'avant du tronc (Earls, 2000) (Fig. 5). Même chez le colibri (*Selaspho-*

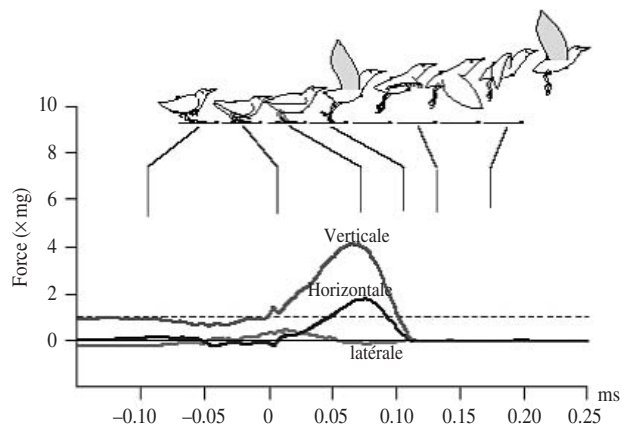


FIG. 5. – Décollage chez l'étourneau (Earls, 2000).

Le décollage chez les oiseaux est assuré par une poussée des pattes avant l'intervention des ailes. Chez l'étourneau, la poussée est précédée d'une flexion des pattes et d'une bascule du tronc.

Le graphique montre les trois composantes de la force de réaction du sol au cours du décollage, en fonction du temps.

rus rufus), capable d'assurer un vol stationnaire prolongé et dont les pattes sont proportionnellement petites, la poussée pelvienne assure près de 70 % de la vitesse initiale au cours d'un décollage spontané ((Tobalske *et al.*, 2004). La participation des ailes dans le décollage varie en fonction des espèces : l'étourneau assure d'abord une poussée des pattes puis bat des ailes. La caille, et surtout le colibri, accompagnent la poussée des pattes de battements des ailes simultanés. Cette participation varie aussi en fonction des situations. Ainsi, chez les colibris, en cas de fuite, l'augmentation de la vitesse est assurée par un accroissement de la fréquence des battements d'aile, la poussée produite par les pattes augmentant peu par rapport à un décollage sans stress.

Nage

Peu d'animaux nagent à la surface de l'eau pendant de longues périodes (Vogel, 1988), peut-être du fait du danger de prédation pouvant venir à la fois de dessus et de dessous la surface, ou en raison du coût énergétique (Aigeldinger & Fish, 1995). Certains oiseaux sont cependant adaptés à ce milieu et flottent sur l'eau comme des bateaux. Les plumes sont utilisées comme des flotteurs, emprisonnant l'air pour réduire la densité corporelle (0,6 chez un canard colvert par exemple), qui peut à l'inverse être augmentée en plaquant les plumes sur le corps. La densité corporelle peut ainsi passer de 0,6 à 0,9 chez les grèbes avant qu'ils plongent (Veselosky, 1996). Pour la propulsion, les oiseaux abduisent leur pattes et les utilisent comme des rames. la cuisse est écartée et la partie distale de la patte est placée latéralement, ses mouve-

ments assurant la propulsion. Suivant les espèces et les vitesses, les mouvements des pattes sont alternés ou en phase. Comme pour les bateaux, la forme du tronc (ou de la coque) est importante car elle détermine la vitesse limite (*hull speed*) qui ne peut pas être dépassée dans les conditions hydrodynamiques classiques. Cependant, les canetons qui fuient sont capables d'exercer une poussée très efficace avec leurs pattes de telle sorte qu'ils dépassent cette vitesse limite en passant à un régime d'hydroplaning. Dans ce cas, les mouvements des pattes assurent à la fois la poussée et la portance (Aigeldinger & Fish, 1995).

Marche

La marche est une fonction importante des oiseaux puisque, pour la plupart d'entre eux, elle est utilisée pour rechercher et atteindre la nourriture. Cependant, les ajustements morphologiques liés aux différentes spécialisations locomotrices peuvent avoir des répercussions sur cette action. Des analyses comparatives de la marche d'oiseaux de taille différente (de l'autruche à la caille) et présentant des spécialisations locomotrices diverses, après normalisation pour la taille (Alexander & Jayes, 1983), ont montré que les grands oiseaux, à pattes longues, comme les autruches, augmentent principalement la fréquence de leurs mouvements alors que les petits oiseaux, à pattes plus courtes, comme les cailles, augmentent principalement leurs enjambées. Ces différences pourraient correspondre à l'utilisation de systèmes mécaniques différents, utilisant plutôt un effet pendulaire dans le cas de pattes longues et plutôt un effet

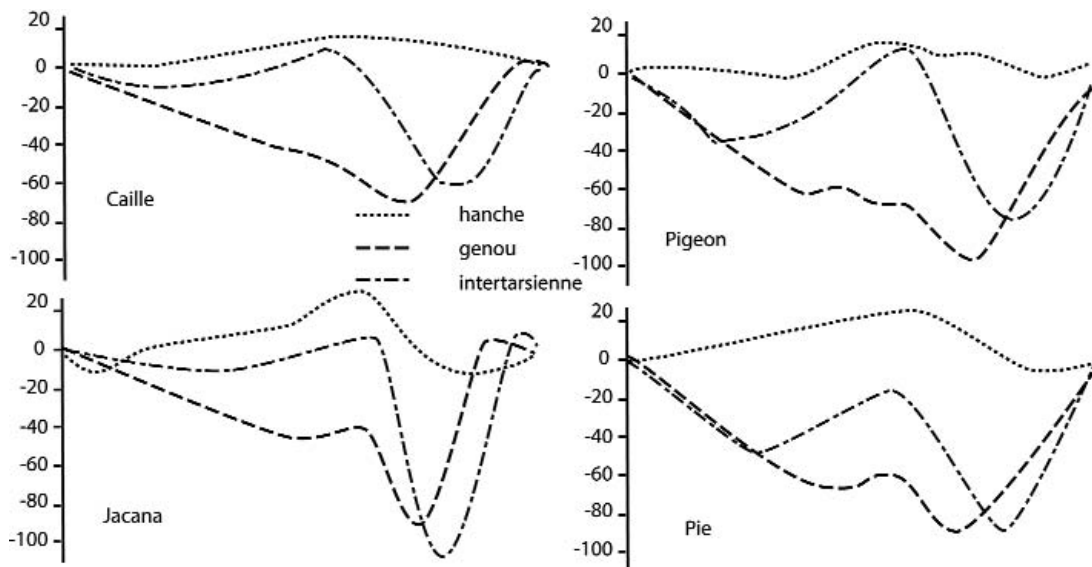


FIG. 6. – Cinématique de la marche : mouvements articulaires au cours d'un cycle de marche.

En ordonnée, les mouvements des articulations sont exprimés par rapport à leur position au moment du posé du pied (0°).

Positions articulaires au posé : Caille (*Coturnix coturnix*) (Abourachid, obs. pers.), hanche = 40°, genou = 120°, intertarsienne = 120°; Jacana, (*Actophilornis africanus*), (Abourachid, Lambert *et al.*), hanche = 38°, genou = 73°, intertarsienne = 118°; Pigeon (*Columba livia*) (Cra-craft, 1970), hanche = 66°, genou = 144°, intertarsienne = 153°; Pie (*Pica pica*) (Verstappen *et al.*, 2000), hanche = 70°, genou = 140°, intertarsienne = 140°.

masse-ressort dans le cas des pattes courtes (Abourachid & Renous, 2000). Cependant les adaptations locomotrices modulent ces phénomènes. Chez le canard colvert, *Anas platyrhynchos*, pris comme représentant des oiseaux adaptés à la nage, la longueur relative du pas, distance parcourue par le tronc pendant le posé, est corrélée à la vitesse relative, contrairement à ce qui est observé chez les oiseaux marcheurs (Abourachid, 2000). Cette différence s'explique par le dandinement des Anatidés, lié à leur adaptation morphologique à la nage. Chez les oiseaux terrestres, comme les cailles (*Coturnix coturnix*) les pintades (*Numida meleagris*), tout comme chez les grands et petits ratites comme le nandou (*Rhea americana*) et le kiwi (*Apteryx australis*) la durée du levé ne dépend pas de la vitesse de marche, mais est par contre corrélée à la morphologie. Elle est plus longue chez les oiseaux à pattes longues que chez les oiseaux à pattes courtes (Abourachid, 2001). L'allongement des pattes permettrait l'utilisation d'un effet pendulaire modulant l'amplitude de l'oscillation (McGeer, 1992) pendant le levé. Cependant, les relations phylogénétiques semblent aussi jouer un rôle. Parmi les oiseaux, les paléognathes, qui comprennent les ratites et les tinamous, forment une lignée phylogénétiquement distincte de celle des autres oiseaux actuels, les Néognathes (Mayr & Clarke, 2003). La durée du levé, en temps réel, est plus longue chez les Paléognathes que chez les Néognathes étudiés, à type morphologique comparable (Abourachid *et al.*, sous presse). Les traits morphologiques liés au mode de vie ont des répercussions biomécaniques qui peuvent expliquer les modifications des paramètres cinématiques de la marche. Par contre, les différences observées entre des lignées évolutives pourraient relever de paramètres liés au contrôle neuro-moteur.

Le patron de la cinématique articulaire au cours de la marche a été décrit chez le pigeon (Cracraft, 1971) : faible amplitude de l'angle de la hanche ; ample flexion du genou pendant la phase d'appui, se poursuivant de façon d'autant plus marquée que la vitesse est grande pendant le début du levé, suivi d'une extension rapide ; mouvement plus complexe de l'articulation inter-tarsienne, avec une flexion-extension pendant l'appui dont l'amplitude augmente avec la vitesse et flexion-extension très ample pendant le levé. Ce patron se retrouve dans la marche des autres espèces, modulé en fonction de la vitesse et de la morphologie. Dans une marche lente, l'amplitude des mouvements étant par exemple plus grande chez les jacanas africains (*Actophilornis africanus*) dont les pattes et les doigts sont très longs que chez le Pigeon (Abourachid *et al.*, non publié) ou que chez la Caille (Reilly, 2000). Il faut cependant noter que dans tous ces cas, les études ont été menées sur un plan parasagittal, et que les mouvements analysés sont en fait les composantes dans ce plan de mouvements tridimensionnels. Le plan parasagittal étant le plan de progression de l'animal, les mouvements décrits sont ceux qui participent à l'avancée. Des mouvements latéraux existent pourtant, bien visibles dans le dandinement des oiseaux nageurs. Chez les dindons géants d'élevage, dont les pectoraux sont hypertrophiés, les composantes latérales

du mouvements sont aussi exacerbées et seraient en relation avec l'augmentation des boiteries observés chez ces oiseaux (Abourachid, 1991, 1993).

CONCLUSION

Les ancêtres des Oiseaux, les Dinosaures Théropodes étaient déjà des animaux bipèdes, coureurs, présentant un allongement des tarses, typique des vertébrés coureurs. Cependant, l'évolution de la lignée avienne est orientée vers le vol. Elle a nécessité une dissociation morpho-fonctionnelle des sous-régions pelvienne et caudale. Les relations entre le fémur et la queue se réduisent considérablement. Le fémur adopte chez les oiseaux au repos une position très oblique, proche de l'horizontale. La hanche se trouve en position dorso-caudale et le genou, plus antérieur, se situe au niveau du centre de masse. Le tronc rigide est donc suspendu entre les membres postérieurs. La partie du membre distale par rapport au genou (jambe, tarse et doigts) est la plus mobile dans le plan parasagittal et assure la plus grande partie des mouvements propulseurs. Cette partie est l'homologue fonctionnel de l'ensemble du membre inférieur humain. La hanche et la cuisse, situées au dessus du centre de masse, jouent un rôle de positionnement de l'effecteur du mouvement, pour l'abduction de la patte au cours de la nage par exemple, de suspension et d'amplification de mouvements au cours de la locomotion terrestre. La position plus ou moins redressée du fémur, associée à la longueur variable de segments distaux selon les espèces, permettrait l'utilisation de systèmes mécaniques différents, pendule inverse ou masse-ressort pendant la marche et la course. Enfin, les pattes des oiseaux sont les moteurs du décollage, et sont donc utilisées comme des propulseurs dans cette action indispensable au vol. Le système pluri-articulaire, à quatre segments de la patte (cuisse, jambe, tarse, pieds) produit une poussée verticale de plusieurs fois le poids de l'animal, jusqu'à huit fois chez la caille. Chez les étourneaux, la poussée est précédée d'une bascule du tronc qui implique une flexion de la hanche. Ce mouvement peut être expliqué par l'utilisation du tronc, corps rigide, comme un segment supplémentaire pour le propulseur. La bascule du tronc est accompagnée d'une flexion des pattes qui peut être interprétée comme une mise sous contrainte du système avant la propulsion. La flexion détermine en effet un étirement des muscles extenseurs qui se contractent en retour. Pour l'atterrissage, si les ailes permettent d'ajuster la stratégie d'approche aux conditions de l'environnement, notamment à la robustesse du substrat, l'approche brutale est la moins coûteuse en énergie, et est utilisée lorsque les conditions s'y prêtent. Les pattes doivent alors être utilisées comme des amortisseurs, réduisant l'impact de la réaction du sol sur le corps de l'animal. La polyvalence des membres pelviens des oiseaux peut s'expliquer par des propriétés biomécaniques de leur structure, qui doivent cependant être précisées. Un moyen de tester ces propriétés mécaniques est la modélisation et la construction de robots présentant les mêmes caractéristiques structurales. Des

travaux dans ce sens sont donc amenés à se développer au cours des prochaines années.

L'analyse des modalités d'utilisation des membres pelviens au cours de leurs diverses fonctions locomotrices montre que la réussite évolutive et adaptative des oiseaux vient non seulement de leur adaptation au vol, qui leur permet d'utiliser le milieu aérien pour atteindre des niches écologiques peu exploitées, mais aussi, de façon moins évidente, des propriétés mécaniques de leurs membres pelviens.

Remerciements. – Je remercie Benoît BARDY qui m'a invitée à participer à cette séance de la Société de Biologie et Jean-Pierre GASC pour sa lecture critique du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- Abourachid A., Bipedal locomotion in birds: importance of functional parameters in terrestrial adaptation in Anatidae. *Canadian Journal of Zoology*, 2000, 78, 1994-1998.
- Abourachid A., Comparative gait analysis between two strains of turkey, Meleagris gallopavo. *British Poultry Science*, 1991, 32, 271-277.
- Abourachid A., Comparison of kinematic parameters of terrestrial locomotion in cursorial (Ratites) swimming (ducks) and striding birds (quail and guinea fowl). *C. B. P. A.*, 2001, 131, 113-119.
- Abourachid A., Standing mechanics in birds, functional explanation to lameness problems in giant turkeys. *British Poultry Science*, 1993, 34, 887-898.
- Abourachid A., Lambert F., M'simanga A., Hackert R. & Gagnier P. Y., Adaptations for walking on floating vegetation: the case of the jacana, in preparation.
- Abourachid A. & Renous S., Bipedal locomotion in ratites (Paleognathiform): examples of cursorial birds. *Ibis*, 2000, 142, 538-549.
- Aigeldinger T. & Fish F., Hydroplaning by ducklings: overcoming limitations to swimming at the water surface. *J. Exp. Biol.*, 1995, 198, 1567-1574.
- Alexander R. M. & Jayes A. S., A dynamic similarity hypothesis for gaits of quadrupedal mammals. *J. Zool. Lond.*, 1983, 201, 135-152.
- Bonser R. & Rayner J., Measuring leg thrust forces in the common starling. *J. Exp. Biol.*, 1996, 199, 435-439.
- Cracraft J., The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 1971, 144, 175-265.
- Earls K. D., Kinematics and mechanics of ground take-off in the starling *Sturnis vulgaris* and the quail *Coturnix coturnix*. *J. Exp. Biol.*, 2000, 203, 725-739.
- Gatesy S. M. & Dial K. P., From frond to fan: Archaeopteryx and the evolution of short-tailed birds. *Evolution*, 1996a, 50, 2037-2048.
- Gatesy S. M. & Dial K. P., Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution*, 1996b, 50, 331-340.
- Gatesy S. M. & Middleton K. M., Bipedalism, and the evolution of theropod diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1997, 17, 308-329.
- Gauthier J. A., Saurischian monophyly and the origin of birds. *Mem. Calif. Acad. Sci.*, 1986, 8, 1-55.
- Green P. & Cheng P., Variation in kinematics and dynamics of the landing flights of pigeons on a novel perch. *J. Exp. Biol.*, 1998, 201, 3309-3316.
- Mayr G. & Clarke J., The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, 2003, 19, 527-553.
- McGeer T., Principles of Walking and Running, Springer-Verlag, 1992.
- Reilly S. M., Locomotion in the Quail (*Coturnix japonica*): the kinematics of walking and increasing speed. *Journal of Morphology*, 2000, 243, 173-185.
- Tobalske B. W., Altshuler D. L. & Powers D. R., Take-off mechanics in hummingbirds (Trochilidae). *J. Exp. Biol.*, 2004, 207, 1345-1352.
- Veselosky Z., Le royaume des oiseaux, Gründ, Paris, 1996.
- Vogel S., Life's devices, Princeton University Press, Princeton, 1988.