

Physique de la morphogenèse des coquilles de mollusques

Derek E. Moulton⁽¹⁾ (moulton@maths.ox.ac.uk), **Alain Goriely**⁽¹⁾ (goriely@maths.ox.ac.uk)
et **Régis Chirat**⁽²⁾ (regis.chirat@univ-lyon1.fr)

(1) Mathematical Institute, University of Oxford, Oxford OX2 6GG, United Kingdom

(2) Laboratoire de géologie de Lyon : Terre, planètes, environnement (LGL-TPE, UMR CNRS 5276, ENSL, UJM),
27-43 Boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex



Didymoceras, ammonite crétacée des USA, simulée en faisant varier des valeurs de paramètres au cours du développement, résultant en une succession de stades planispiralé (vert), méandrique (bleu) et hélicospiralé (rouge) (voir le texte, p. 23).

Les mollusques sécrètent des coquilles, dont le développement soulève des questions déroutantes. Comment les bivalves produisent-ils une coquille dont les deux valves s'emboîtent parfaitement l'une dans l'autre comme les pièces d'un puzzle ? Comment certaines ammonites, des céphalopodes fossiles, ont-elles formé de surprenantes coquilles asymétriques malgré une symétrie bilatérale de leur corps ?

Des modèles mathématiques fournissent une explication physique : la coquille enregistre l'histoire des déformations mécaniques de la membrane élastique qui la sécrète et de l'ensemble du corps de l'animal qu'elle contient.

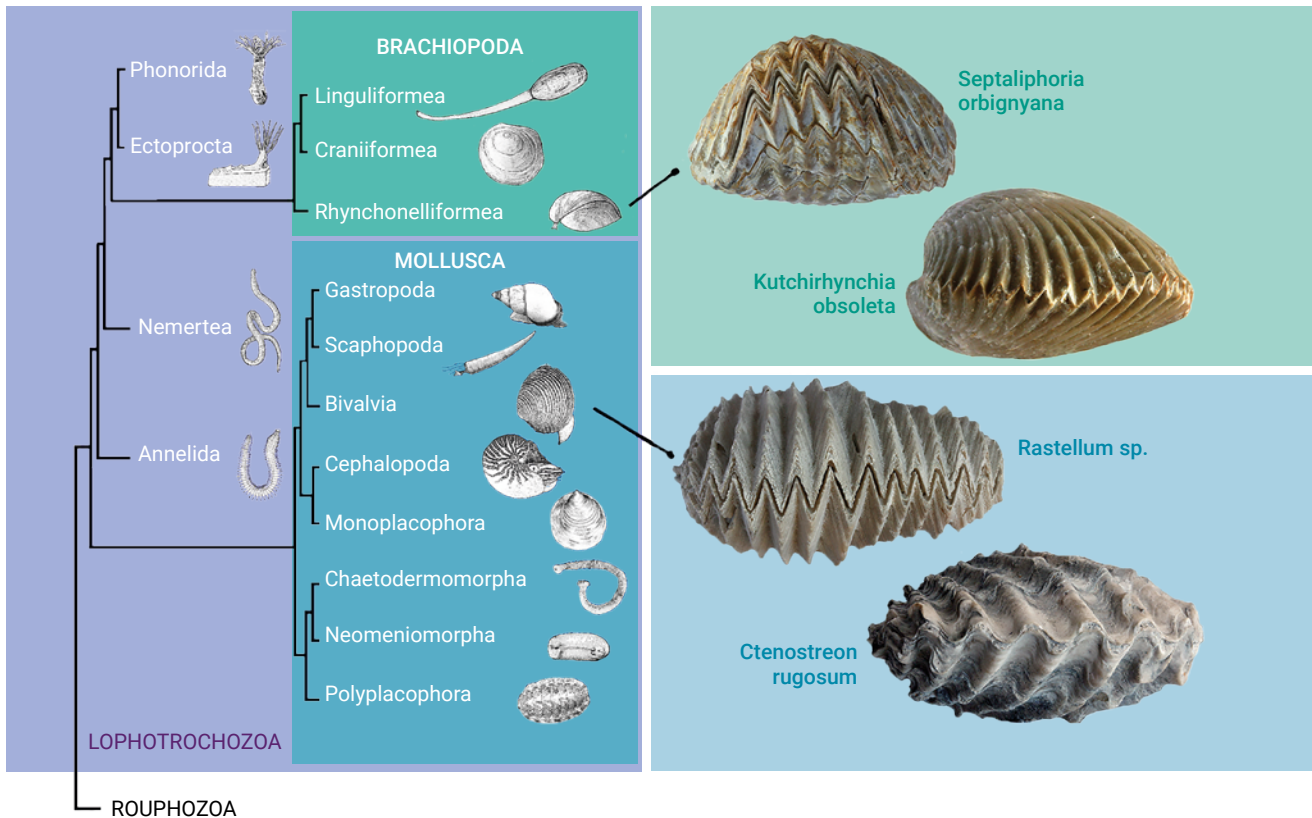
Les animaux sont constitués d'organes faits de tissus, eux-mêmes constitués de cellules. Comment les organismes, tels une libellule, une étoile de mer ou une grenouille, acquièrent-ils leur forme durant le développement, et ce de façon reproductible, génération après génération, à partir d'une unique cellule sphérique issue de la fécondation ? Aborder cette question aussi fascinante que difficile, c'est s'aventurer dans un immense domaine de recherche très peu exploré, à l'intersection de la biologie, de la physique et des mathématiques.

En effet, la morphogenèse biologique n'implique pas seulement des mécanismes génétiques, de vastes réseaux moléculaires et des réactions biochimiques, mais aussi des processus

physiques, l'émergence des formes au cours du développement résultant de l'équilibre de forces intrinsèques générées du niveau subcellulaire (activité contractile du cytosquelette) à celui des tissus. La croissance différentielle des tissus à des échelles micro- et macroscopiques, en induisant des incompatibilités de longueurs et de surfaces, génère en effet des contraintes mécaniques à l'origine d'instabilités de flambage élastique, analogues à celles observées dans des systèmes physiques qui, soumis à une contrainte de compression, fléchissent et se déforment dans une direction perpendiculaire à l'axe de compression. Ces instabilités sont impliquées dans la morphogenèse de nos organes tels le cerveau, le cœur, les poumons, les intestins ou les dents. Dans le cas du

cerveau par exemple, la substance grise externe grandit plus vite en surface que la substance blanche sous-jacente, croissance différentielle induisant des contraintes mécaniques à l'origine des plis nommés circonvolutions.

La récente théorie de la morpho-élasticité lie les grandes déformations des corps élastiques à leurs changements géométriques, et peut s'appliquer à de nombreuses situations différentes [1]. Si des approches expérimentales *in vivo* de la mécanique de la morphogenèse peuvent être poursuivies dans certains cas comme sur les embryons de mouches, elles sont le plus souvent impossibles à mettre en œuvre. Cependant, une description mathématique des formes permet d'analyser, à travers des



1. Classification des mollusques et des brachiopodes. Bivalves et brachiopodes ont acquis indépendamment au cours de l'évolution une coquille à deux valves se fermant hermétiquement quand l'animal est rétracté à l'intérieur.

modèles, quels sont les principes et paramètres biologiques et physiques susceptibles de gouverner leur développement. Le pouvoir prédictif de ces modèles est ensuite testé en faisant varier les valeurs des paramètres dans des intervalles plausibles. Biologie, physique, mathématique, on comprend pourquoi des biologistes ont qualifié la morphogenèse d'aventure multidisciplinaire ultime.

Les coquilles de mollusques

Les mollusques comprennent actuellement huit classes (fig. 1), dont les plus connues sont les bivalves (e.g. huîtres, palourdes...), les gastéropodes (e.g. escargots, bigorneaux...) et les céphalopodes (e.g. seiches ou le fameux nautilus), et sont le deuxième groupe (*phylum*) le plus diversifié du règne animal avec plus de 100 000 espèces actuelles. La plupart des mollusques secrètent des coquilles,

souvent en forme de spirales logarithmiques garnies d'ornements, eux-mêmes d'une surprenante régularité mathématique. La croissance et la calcification de la coquille ont lieu de façon accrétoire à l'ouverture, les stries d'accroissement successives enregistrant son développement depuis les stades embryonnaires jusqu'aux stades adultes. Observer une coquille de mollusque de façon dynamique comme un diagramme spatio-temporel, des stades initiaux jusqu'à l'ouverture, c'est ainsi lire l'histoire de l'émergence et des modifications de sa forme au cours du développement. Les mollusques présentent un registre fossile particulièrement riche âgé de 540 millions d'années, et l'ensemble des espèces éteintes et actuelles couvre un spectre de formes d'une exceptionnelle diversité. Ces caractéristiques font des coquilles de mollusques un excellent système modèle dans l'étude de la morphogenèse et du lien existant entre développement

et évolution : comprendre comment les formes émergent au cours du développement d'une espèce permet de mieux comprendre comment elles évoluent entre espèces différentes sur des millions d'années. Bien qu'elles puissent nous paraître familières, ces coquilles de mollusques soulèvent des questions souvent déroutantes de morphogenèse, qui peuvent être résolues en explorant, grâce aux mathématiques, ce domaine à l'intersection entre biologie et physique.

Un aspect central de notre approche est de considérer simultanément la croissance du corps du mollusque et celle de la coquille, cette dernière gouvernant en partie la forme d'équilibre adoptée par le corps élastique de l'animal à chaque incrément, et déterminant en retour la forme de la coquille émergeant à l'incrément suivant. Explorons deux cas illustrant l'importance de cette dynamique complexe : les mollusques bivalves et les brachiopodes.

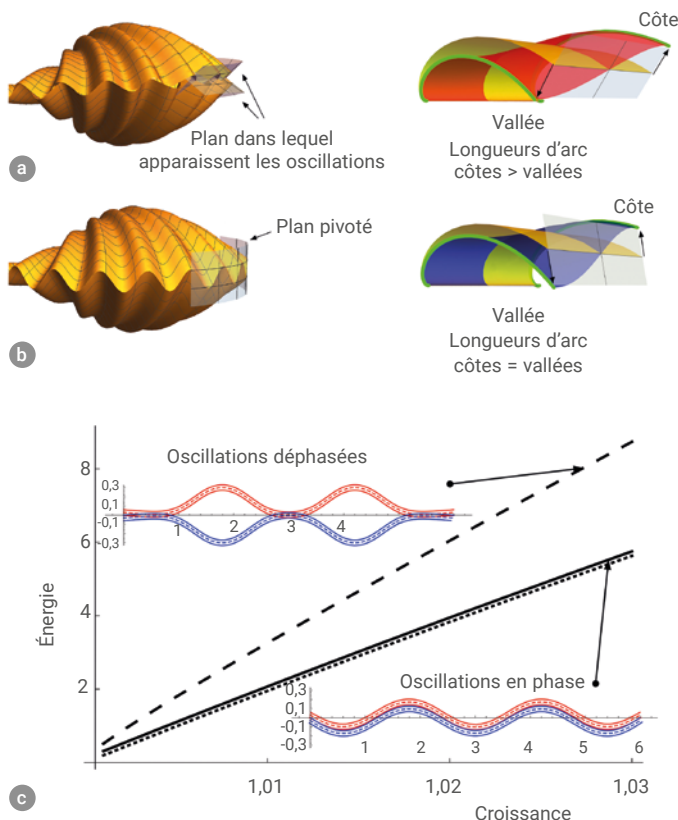
>>>

Un puzzle construit par la physique

Tout un chacun a pu rencontrer des difficultés pour ouvrir des coquilles d'huîtres. Grâce à un puissant muscle, ces mollusques ferment hermétiquement leur coquille constituée de deux valves. Comme d'autres bivalves, certaines huîtres ont des coquilles à bords sinueux, parfois en forme de zigzag.

Si les bivalves appartiennent au phylum des mollusques, les brachiopodes constituent un autre phylum d'invertébrés marins dont la coquille constituée de deux valves, à bords parfois sinueux ou en zigzag, se ferme également hermétiquement quand l'animal est rétracté à l'intérieur (fig. 1).

Il est tentant de penser que la fonction protectrice de la coquille explique sa capacité à se fermer hermétiquement chez ces deux groupes. Il n'en est rien, pas plus que la fonction de nos organes n'explique leur développement. Bivalves et brachiopodes possèdent un manteau, organe membraneux élastique sécrétant la coquille par accréation au niveau du bord lorsqu'elle est ouverte, et rétracté à l'intérieur quand elle est fermée. Comment ces organismes parviennent-ils à sécréter leur coquille pouvant se fermer hermétiquement grâce aux deux valves s'emboîtant parfaitement l'une dans l'autre comme les pièces d'un puzzle, sachant qu'elles sont sécrétées à distance l'une de l'autre lorsque la coquille est ouverte ? Une hypothèse courante en biologie est que l'expression génétique locale au sein des tissus génère des motifs moléculaires contrôlant et préfigurant l'émergence des formes tridimensionnelles. Mais invoquer cette hypothèse soulèverait la question de la nature des signaux transmis à distance entre les deux lobes du manteau pour une remarquable coordination de la morphogenèse des deux valves antisymétriques, assurant un parfait emboîtement y compris lorsque les deux valves grandissent à des taux différents, ou que l'une des valves subit un traumatisme, l'autre adaptant sa forme à celle anormale et assurant la fermeture hermétique. Vu sous un angle génétique, ce puzzle est insoluble et d'autant plus déroutant que mollusques et brachiopodes ont divergé à partir d'un ancêtre commun



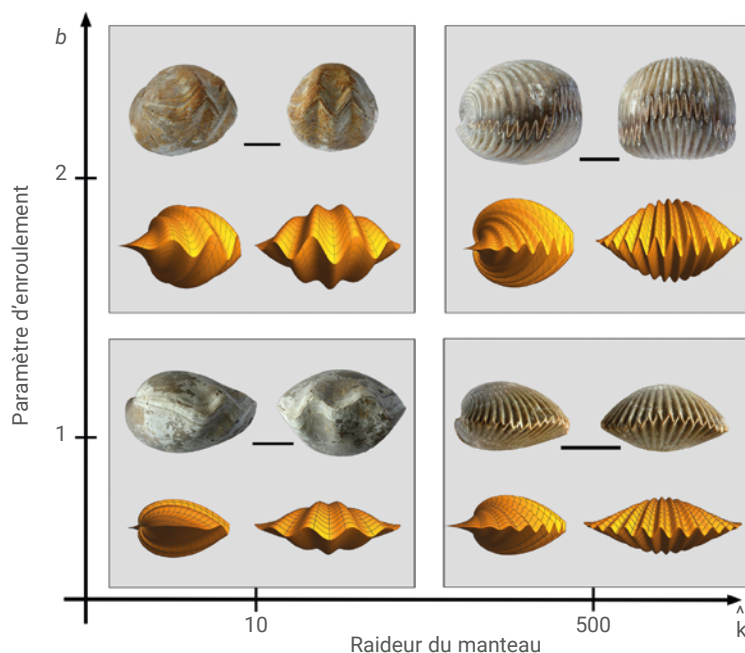
2. Oscillations induites par l'interaction mécanique entre le manteau et la coquille d'un mollusque bivalve ou d'un brachiopode. (a, b) Le manteau, contraint dans sa croissance par la coquille qu'il sécrète, subit une instabilité de flambage élastique enregistrée sous forme d'oscillations. Un moment de force égalisant les longueurs d'arcs sur les sommets et creux des oscillations, fait pivoter le plan dans lequel les oscillations apparaissent (comparer a et b), les alignant dans le même plan de jonction des deux valves. (c) Dans des configurations de minimisation d'énergie élastique des deux bords du manteau interagissant mécaniquement, les oscillations en phase génèrent spontanément des valves qui s'emboîtent l'une dans l'autre.

sans coquille il y a plus de 540 millions d'années, et ont donc acquis leur coquille bivalve indépendamment au cours de l'évolution.

Pour résoudre cette énigme, il faut considérer un aspect du développement de ces animaux. Au cours de la croissance, le manteau grandit et déborde légèrement du bord de la coquille qu'il sécrète. Si la croissance du manteau est parfaitement synchronisée avec celle de la coquille, celle-ci reste lisse. Cependant, ces deux composantes peuvent être découplées l'une de l'autre et, dans le cas où la marge du manteau grandit trop vite par rapport au bord de la coquille rigide déjà sécrétée, elle présente un excès de longueur au bord générant des contraintes de compression, et subit une instabilité de flambage élastique. Le profil plissé qu'elle adopte spontanément, comme les fronces d'un tissu qui présente un excès de longueur au bord, est enregistré par la calcification de la coquille à l'incrément suivant. Ce type d'instabilité élastique est à l'origine du développement d'épines chez les mollusques et brachiopodes, lorsque la croissance relative de la marge du

manteau est épisodiquement fortement augmentée [2].

Le modèle mathématique que nous avons développé pour décrire la croissance des coquilles de bivalves et brachiopodes, combinant géométrie différentielle et élasticité, est basé sur ce principe et a permis de mettre en lumière deux règles leur permettant de sécréter leur coquille se fermant hermétiquement [3]. Lorsque le manteau présente un excès de longueur continu le long du bord, le motif d'oscillation qu'il adopte spontanément est enregistré sous une forme que les biologistes appellent « côtes et vallées », perpendiculaires au bord des valves. Les oscillations mécaniques émergeant au front d'une coquille enroulée en spirale et donc courbée longitudinalement, on pourrait s'attendre à ce que la longueur d'arc de coquille sécrétée sur le sommet des côtes soit plus grande que dans les vallées. Ce serait le cas si les oscillations émergeaient dans un plan parfaitement perpendiculaire au bord des valves (fig. 2a). En réalité, les mesures effectuées sur les coquilles montrent que les longueurs d'arc sont identiques au niveau de côtes et vallées contiguës, et donc que ces zones grandissent à la même vitesse.



3. Coquilles de brachiopodes théoriques obtenues en faisant varier les paramètres d'enroulement de la coquille et la raideur du manteau. Pour de faibles longueurs et de grandes amplitudes, le bord adopte une forme en zigzag.

Cette règle s'explique par le fait que le flambage élastique de la marge du manteau au front d'une coquille courbée longitudinalement, introduit un moment de force faisant pivoter obliquement par rapport au bord des valves le plan dans lequel les oscillations apparaissent (fig. 2b). Sans cette règle permettant d'obtenir

des oscillations dans le même plan de jonction des deux valves, bivalves et brachiopodes ne pourraient fermer hermétiquement leur coquille. Cependant, cette première règle ne garantit pas à elle seule une fermeture hermétique. L'autre clef du problème est fournie par le fait que lorsque les deux valves sont sécrétées à distance

l'une de l'autre, les deux lobes du manteau peuvent être en contact par leur face non sécrétrice et interagir mécaniquement l'un sur l'autre lorsque la coquille est légèrement ouverte. Notre modèle montre que, dans ce cas, la configuration de minimisation d'énergie élastique du système est celle dans laquelle les deux lobes du manteau oscillent en phase, c'est-à-dire dont les parties concaves et convexes des deux valves sont parfaitement emboîtables une fois le manteau rétracté (fig. 2c). Ainsi, les deux lobes du manteau, contraints dans leur croissance à la fois par la valve rigide qu'ils sécrètent, et par l'interaction réciproque qu'ils exercent l'un sur l'autre, génèrent spontanément des coquilles pouvant se fermer hermétiquement.

Notre modèle permet d'expliquer une grande diversité de formes de coquilles et montre comment les variations de paramètres d'enroulement de la coquille et de raideur mécanique de la marge du manteau sous-tendent les variations morphologiques, notamment d'amplitude et de longueur d'onde des oscillations (fig. 3). Bien que la fermeture hermétique des coquilles fournisse une évidente protection ayant certainement contribué au succès évolutif des bivalves et des brachiopodes depuis 540 millions d'années, il est remarquable de noter que ces organismes ont tiré bénéfice de simples instabilités mécaniques pour résoudre le puzzle de leur coquille à deux valves. Ces organismes pourraient inspirer des recherches en biomimétisme, la formation spontanée de structures à bords étroitement imbriqués à différentes échelles pouvant trouver des applications dans différents domaines d'ingénierie.

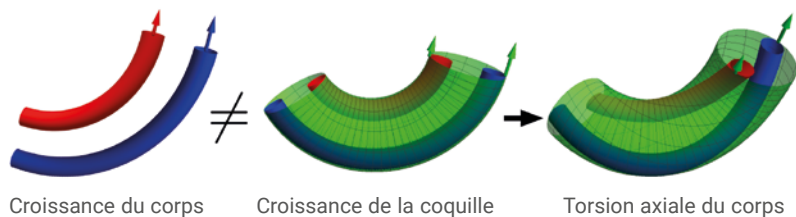
Une histoire tordue... mécaniquement

Contrairement aux éponges qui ne présentent pas de symétrie, et aux cnidaires telles les méduses, caractérisés par une symétrie radiaire, la plupart des animaux se distinguent par une symétrie bilatérale externe. Néanmoins, ces animaux nommés *Bilateria* présentent généralement une asymétrie gauche-droite au niveau des organes internes. L'origine

>>>



4. Coquilles d'ammonites. Les ammonites, un groupe de céphalopodes à coquille planispiralée dans 99% des cas (A), ont parfois sécrété d'étonnantes coquilles asymétriques (B-E), hélicospirales (B) ou en forme de méandres tridimensionnels, ou des combinaisons de ces enroulements.



5. Un décalage entre le taux de croissance du corps symétrique (idéalisé par des tiges élastiques dorsales et ventrales) et la sécrétion de la coquille génère des contraintes de compression relaxées par la torsion axiale du corps de l'animal.

>>>

de ces asymétries est un domaine de recherche très actif en biologie du développement, et s'articule autour des questions telles que : (a) le lien entre les asymétries, des niveaux moléculaire et cellulaire à celui de l'organisme ; (b) la dominance dans la plupart des cas d'une direction donnée (e.g. notre cœur à gauche, notre foie à droite...) plutôt qu'un rapport aléatoire 50/50 ; et (c) dans quelle mesure les mécanismes à l'origine des asymétries ont été conservés depuis l'ancêtre commun des *Bilateria* il y a environ 600 millions d'années.

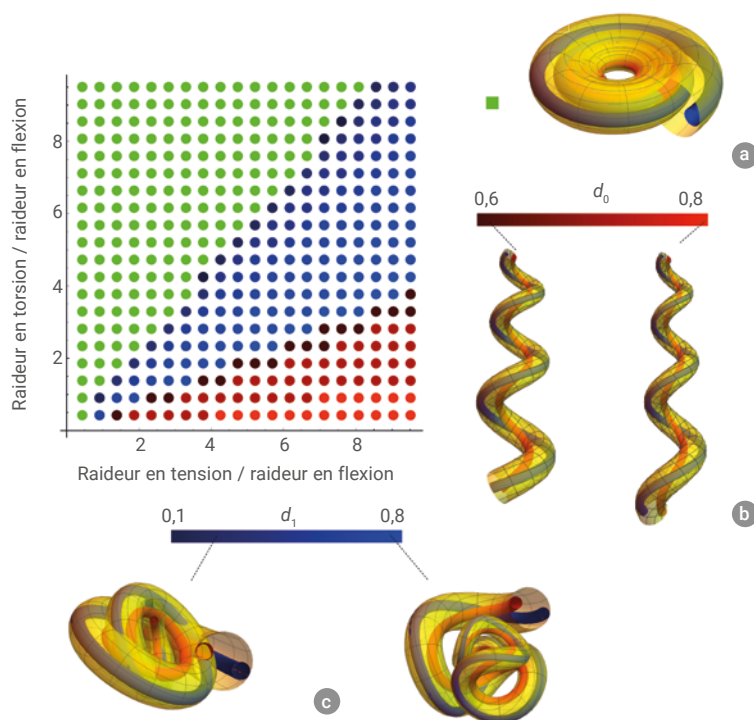
Bien qu'ils soient également des *Bilateria*, les gastéropodes présentent en plus d'une asymétrie interne marquée, une asymétrie externe qui se manifeste par une coquille hélicospirale, dextre chez plus de 90% des espèces, c'est-à-dire enroulée dans le sens horaire vu de l'apex. Si des travaux récents ont montré que la dynamique moléculaire du cytosquelette détermine le sens d'enroulement dès les premières divisions cellulaires, l'origine de l'enroulement hélicospiral lui-même restait inexpliquée. Une hélicospirale peut être décrite comme une hélice tracée sur un cône de révolution et dont la projection sur la base du cône est une spirale logarithmique. Quels mécanismes sous-tendent cette règle de croissance d'une telle logique mathématique, suivie depuis 540 millions d'années par des espèces vivant dans des environnements aussi différents que les abysses, les rivières ou nos jardins ?

Les ammonites, un groupe de céphalopodes éteint il y a 66 millions d'années, montrent une histoire très contrastée. Contrairement aux gastéropodes dont la coquille hélicospirale ne présente pas de symétrie bilatérale,

99% des 3000 genres d'ammonites présentaient une coquille externe planispiralée, c'est-à-dire enroulée dans un plan, à symétrie bilatérale (fig. 4A) comme celle de leur actuel cousin le nautilus. Environ 1% des ammonites ont cependant sécrété d'étonnantes coquilles (fig. 4B-E) combinant enroulement planispiral et hélicospiral au cours du développement, ou des formes plus surprenantes, telle *Nipponites mirabilis* (fig. 4E) qui grandissait en une succession de méandres tridimensionnels autour d'un stade planispiral initial ! Comment ces ammonites ont-elles sécrété des coquilles asymétriques,

en dépit d'un corps dont tous les indices suggèrent qu'il était bilatéralement symétrique comme chez tous les céphalopodes actuels ?

La coquille des mollusques étant sécrétée par accréction à l'ouverture, il semble logique de penser que des mécanismes localisés au niveau du bord en croissance, gouvernent le développement des différentes formes. Cependant, aucun mécanisme localisé à ce niveau ne peut expliquer la rotation du bord en croissance, géométriquement nécessaire à la genèse de formes hélicospirales ou méandri-formes. L'étude de l'interaction physique entre le corps de l'animal et la coquille au cours du développement permet de résoudre ce paradoxe [4]. Chez les mollusques, la croissance des parties molles et de la coquille peuvent être découplées l'une de l'autre. Notre modèle montre qu'un tel découplage entre la croissance du tube coquillier et le corps symétrique des ammonites pouvait générer des contraintes de compression, relaxées par une torsion axiale du corps de l'animal compris à l'intérieur de la coquille (fig. 5). Cette torsion entraînait une rotation de la marge sécrétrice du manteau et de la



6. Espace de phase pour différentes valeurs de taux de croissance du corps et de la coquille de gastéropodes. Les types d'enroulement, (a) planispiral (vert), (b) hélicospiral (rouge) et (c) méandri-forme (bleu), correspondent à des configurations de minimisation d'énergie élastique du corps.

zone de plus fort taux de croissance locale du bord ventral de la coquille. Pour un corps et un taux de croissance bilatéralement symétriques comme chez les formes planispiralées, cette rotation générerait des coquilles asymétriques, hélicospirales ou méandri-formes. Nous avons pu montrer que pour différentes valeurs de taux de croissance du corps et de la coquille, les différents types d'enroulement, planispiral, méandriforme et hélico-spiral, correspondent à des configura-tions de minimisation d'énergie élastique du corps de l'animal (fig. 6).

Ainsi, bien que *Nipponites mirabilis* soit morphologiquement unique parmi les 3000 genres d'ammonites, et semble être une bizarrerie arbitraire de l'évolution, son développement répond en fait à une logique physique de torsion oscillante très précise et parfaitement prédictible. Malgré sa symétrie intrinsèque, le corps de l'animal minimisait son énergie en se tordant alternativement à droite et à gauche à l'intérieur de la coquille (fig. 4E, p. 21). De même, d'autres espèces non moins surprenantes, telle que *Didymoceras*, combinant les trois types d'enroulement, planispiral,

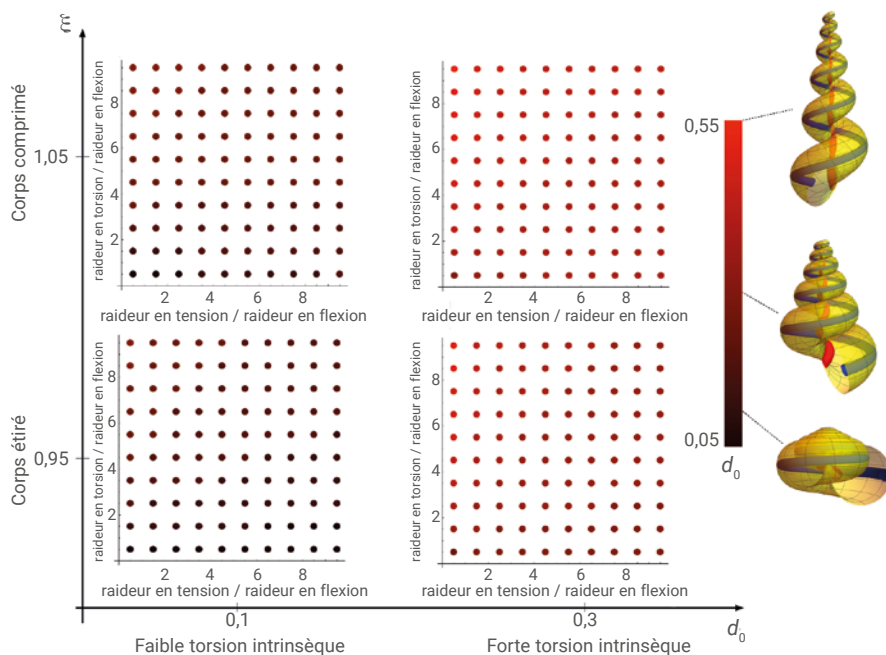
méandriforme et hélicospiral, peuvent être simulées en faisant varier des valeurs de paramètres (découplage de croissance corps/coquille, et/ou raideur du corps) au cours du développement (voir la figure de la page 18).

Chez les gastéropodes, où la torsion axiale est intrinsèque au corps et probablement liée au développement asymétrique des muscles, le même modèle prédit que les coquilles hélico-spirales sont les formes les plus probables dans des configurations de minimisation d'énergie élastique du corps (fig. 7). Cette étude montre que si chez les gastéropodes la torsion axiale du corps est toujours biaisée dans un sens (le plus souvent dextre) par des mécanismes génétiques et moléculaires, la torsion axiale non biaisée déterminait aléatoirement le sens d'enroulement chez les ammonites qui montrent un ratio 50/50-dextres/senestres. En d'autres termes, si le type d'enroulement était un caractère héritable chez les ammonites, le sens d'enroulement lui-même ne l'était pas, contrairement à ce que l'on observe chez les gastéropodes. Les deux groupes partagent cependant

une caractéristique contre-intuitive : bien que la forme de leur coquille ne corresponde qu'à un enregistrement spatiotemporel de la croissance par accré-tion à l'ouverture, le tracé tridi-mensionnel qu'elle suit est régi par les déformations mécaniques du corps situé à l'intérieur de la coquille. La beauté mathématique de ces coquilles est ainsi l'empreinte de mécanismes physiques ayant gou-verné leur morphogenèse et canalisé leur évolution.

Prédire le passé

L'étude de la morphogenèse offre un panorama exceptionnel par la pluridisciplinarité des approches qu'elle implique et des questions qu'elle conduit à poser. Parmi celles-ci, la question du lien entre régulation génétique et genèse des formes demeure largement ouverte en biologie. De ce point de vue, nos travaux suggèrent un rôle très indirect des gènes dans la morphogenèse des coquilles, ceux-ci jouant le rôle de modulateurs paramétriques (élasticité, croissance...) de systèmes dont la dynamique est gouvernée par des forces mécaniques. Analyser les règles que la physique prescrit à la morphogenèse biologique et les transformations morphologiques possibles qu'elle impose, permet ainsi de prédire en partie le cours suivi par l'évolution, et ce en dépit de ses contingences historiques. ■



7. Espace de phase morphologique de gastéropodes pour différentes valeurs du paramètre de torsion d_0 et de la différence de vitesse de croissance ε entre la coquille et le corps. Dans le cas d'une torsion axiale intrinsèque liée à une asymétrie anatomique caractéristique des gastéropodes, la forme hélicospirale est prédictible dans des configurations de minimisation d'énergie élastique du corps.

- 1• A. Goriely, *The mathematics and mechanics of biological growth*, (IAM, vol. 45), Springer (2017).
- 2• R. Chirat, D.E. Moulton et A. Goriely, "Mechanical basis of morphogenesis and convergent evolution of spiny seachells", *PNAS* **110** (2013) 6015-6020.
- 3• D.E. Moulton, A. Goriely et R. Chirat, "Mechanics unlocks the morphogenetic puzzle of interlocking bivalved shells", *PNAS* **117** (2020) 43-51.
- 4• R. Chirat, A. Goriely et D.E. Moulton, "The physical basis of mollusk shell chiral coiling", *PNAS* **118** (2021) 1-2.