

> du mollusque, des déformations apparaissent, ce qui engendre des caractéristiques que nous identifions comme des ornements.

Les épines constituent le type d'ornementation le plus marqué. Elles pointent généralement à angle droit par rapport à l'ouverture du coquillage et s'étendent souvent jusqu'à plusieurs centimètres au-delà de la surface de la coquille. Ces projections se forment à intervalles réguliers, correspondant aux poussées de croissance du manteau. Lors d'une poussée de croissance, le manteau se développe si vite qu'il acquiert un périmètre supérieur à celui de l'ouverture de la coquille. Ce décalage entraîne un léger bombement du manteau. Le matériau qu'il sécrète prend alors la forme d'une petite bosse. À l'étape suivante, le manteau s'est encore agrandi et est de nouveau trop large par rapport à l'ouverture, ce qui a pour effet d'amplifier le pli initial. Nous avons fait le raisonnement que ce processus répété de croissance et d'interaction mécanique engendre une rangée d'épines, dont le motif précis est principalement déterminé par le taux de croissance lors de la poussée et par la rigidité du manteau.

Afin de tester cette idée, nous avons développé un modèle mathématique de manteau qui

croît sur un contour qui se modifie à chaque incrément de croissance. En effectuant des essais de notre modèle avec les taux de croissance et les propriétés du matériau mesurés sur les mollusques, on observe l'émergence de toute une gamme de formes d'épines, similaires à celles observées sur les coquillages réels. Notre hypothèse en sort donc confortée.

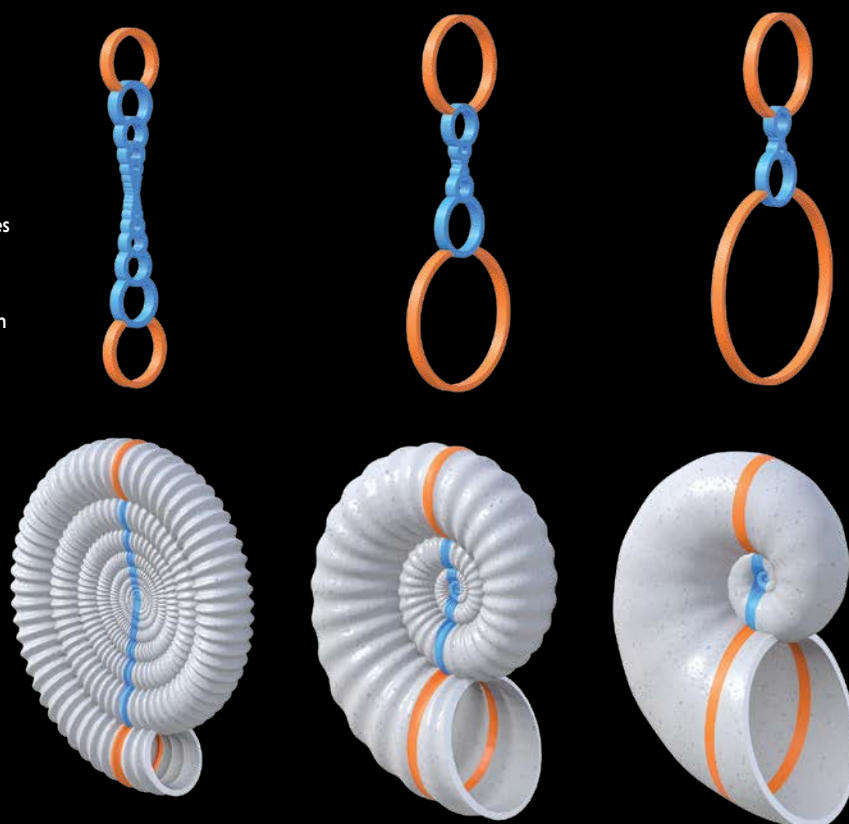
COQUILLES CÔTELÉES

Les épines ne sont pas le seul ornement possible des coquilles des mollusques. Un autre type de motif est présent sur les coquilles des ammonites, groupe de mollusques céphalopodes aujourd'hui disparu et apparenté aux actuels nautilus, poulpes et leurs cousins. Les ammonites ont dominé dans les mers pendant 335 millions d'années avant de disparaître il y a environ 65 millions d'années. L'abondance de leurs fossiles, ainsi que la grande diversité de leurs formes et leur taux d'évolution élevé en ont fait le groupe d'invertébrés fossiles le plus étudié.

La caractéristique la plus frappante d'une coquille d'ammonite, au-delà de sa forme de spirale logarithmique plane, est son caractère côtelé: la spirale présente des côtes qui se succèdent régulièrement. Cette ornementation

Des côtes

Les coquilles des ammonites, un groupe de mollusques éteint, présentent des côtes régulières qui se forment parallèlement au bord du coquillage. Les modélisations mathématiques indiquent que ce motif d'ornementation est le produit de forces opposées exercées par le manteau et la zone générative, qui forment un système oscillatoire de tension et de compression. Une lente expansion de l'ouverture du mollusque conduit à des côtes denses (à gauche), tandis qu'une expansion rapide conduit à des coquilles lisses (à droite).



découle sans doute du même conflit mécanique qui produit les épines, mais le motif est complètement différent. Les forces sont les mêmes, mais s'exercent avec des amplitudes différentes, et sur une géométrie différente.

L'ouverture de l'ammonite est circulaire chez de nombreuses espèces. Si le rayon du manteau est supérieur au rayon de l'ouverture actuelle, le manteau sera comprimé, mais pas assez pour engendrer le degré d'instabilité élastique nécessaire pour produire les épines. Au lieu de cela, le manteau pousse vers l'extérieur, et le rayon de la coquille augmente lors de l'incrément de croissance suivant. Mais ce mouvement vers l'extérieur est contrecarré par la zone générative, qui agit comme un ressort antagoniste ayant tendance à maintenir l'orientation de la coquille telle qu'elle est.

Nous avons supposé que l'effet de ces deux forces opposées est un système oscillatoire: le rayon de la coquille augmente, ce qui réduit la compression du manteau, mais, ce faisant, il grandit trop et met le manteau en état de tension. Celui-ci tire alors vers l'intérieur pour réduire la force de tension, ce qui finit par diminuer trop le rayon de l'ouverture, jusqu'à mettre le manteau dans un état de compression. Une description mathématique de cet «oscillateur morphomécanique» a confirmé notre hypothèse: ce modèle oscillant produit une succession régulière de côtes, avec une longueur d'onde et une amplitude qui augmentent au cours de la croissance et du développement du mollusque. Le modèle prédit fidèlement de nombreuses formes connues d'ammonites.

La modélisation mathématique prédit également que plus le taux d'expansion de la coquille est grand (c'est-à-dire plus l'augmentation de la taille de l'ouverture de la coquille est rapide), moins les côtes sont prononcées. Ces résultats aident à expliquer l'observation selon laquelle une courbure accrue de l'ouverture est corrélée à des côtes plus marquées, tendance que les paléontologues ont remarquée depuis plus d'un siècle.

Cette relation entre le taux d'expansion de l'ouverture et l'aspect plus ou moins côtelé apporte également une explication mécanique et géométrique simple à une énigme de longue date relative à l'évolution des mollusques. Il s'agissait de comprendre pourquoi les coquilles des nautilus fossiles (famille des Nautilidés) sont restées à peu près lisses depuis au moins 200 millions d'années, à l'instar de la coquille de l'actuel genre *Nautilus*, ce qui a conduit un certain nombre d'observateurs à suggérer que ce groupe n'aurait que peu évolué sur cette période. En effet, les rares espèces de nautilus qui subsistent aujourd'hui dans les océans Indien et Pacifique sont souvent qualifiées de fossiles vivants. Cependant, notre modèle biophysique de croissance montre que la nature lisse des

coquilles de Nautilidés est simplement la conséquence mécanique d'une expansion rapide de l'ouverture. La lignée des Nautilidés a peut-être évolué davantage que ne le suggère la morphologie de leur coquille, mais comme les motifs ornementaux caractéristiques utilisés par les

Les côtes de la coquille des ammonites seraient le produit d'un système oscillatoire

BIBLIOGRAPHIE

J.-P. Delahaye, **L'algorithme des coquillages**, *Pour la Science* n° 485, pp. 80-85, mars 2018.

A. Goriely, **The Mathematics and Mechanics of Biological Growth**, Springer, 2017.

A. Erlich et al., **Morphomechanics and developmental constraints in the evolution of ammonites shell form**, *Journal of Experimental Zoology B*, vol. 326(7), pp. 437-450, 2016.

R. Chirat et al., **Mechanical basis of morphogenesis and convergent evolution of spiny seashells**, *PNAS*, vol. 110(15), pp. 6015-6020, 2013.

paléontologues pour distinguer les espèces font défaut dans ce groupe, le taux d'évolution réel des Nautilidés reste difficile à estimer.

Il nous reste beaucoup à apprendre sur la façon dont les mollusques bâtissent leurs formidables demeures. Une courte visite d'une belle collection de coquillages donne à voir plusieurs motifs que les scientifiques ne sont pas encore en mesure d'expliquer.

Par exemple, plus de 90% des gastéropodes sont dextres, c'est-à-dire que si l'on place la pointe de leur coquille vers le haut, l'ouverture se trouve du côté droit. Moins de 10% sont senestres, c'est-à-dire que leur coquille s'enroule dans l'autre sens, vers la gauche. Les scientifiques commencent tout juste à explorer les mécanismes qui conduisent à cette prédominance de la forme dextre.

On ne connaît pas non plus l'origine de certaines ornementsations d'un raffinement extrême, comme le motif plus ou moins fractal d'épines que l'on trouve sur un certain nombre d'espèces de mollusques de la famille des Muricidés (les murex). Par ailleurs, même si nous savons que les facteurs environnementaux influent sur le taux de croissance des coquillages, on connaît mal l'impact de ces variables sur leur forme.

Ces énigmes et d'autres concernant les mollusques à coquilles, organismes modèles pour explorer des questions plus larges sur la formation des motifs dans la nature, montrent que nous avons encore fort à faire. Mais la compréhension des forces physiques mises en jeu dans le développement de ces animaux est à l'évidence l'une des clés nécessaires pour les élucider. ■