

Etude du battement ciliaire des stigmata des  
ascidies

Léo Laurent-Jardin

2018-2019

# 1 Contexte

## 1.1 Présentation et morphologie

Les ascidies sont des invertébrés marins qui se fixent sur les rochers ou le sol et filtrent l'eau pour se nourrir et respirer. Elles sont munies d'une poche interne remplie d'eau, reliée à l'extérieur via deux siphons : Le siphon buccal par lequel l'eau pénètre, et le siphon atrial par lequel elle est évacuée.

Il est possible de regrouper les différentes espèces d'ascidie en deux groupes : les solitaires, interagissant peu avec leurs semblables, et les coloniales, qui ont tendance à se regrouper entre elles [?].

Ces animaux suscitent beaucoup d'intérêt dans la recherche pour leurs nombreuses propriétés insolites.

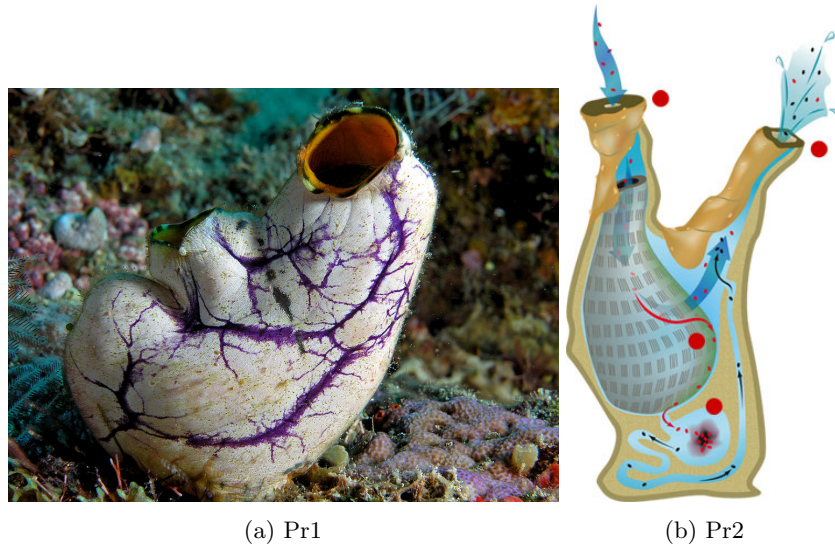


Figure 1: Pr

## 1.2 Reproduction et Chimères

### 1.2.1 Reproduction

Les ascidies sont des animaux hermaphrodites. Elles peuvent donc s'autofertiliser, bien que cela soit peu efficace, le processus échouant la plupart du temps, ou entraînant des malformations de l'embryon [1].

Pour se reproduire, les ascidies relâchent leurs œufs et leur sperme dans l'océan. Leur rayon de dispersion est assez faible (de l'ordre du mètre), ce qui facilite la formation de colonies. [2]

Après avoir été fertilisé, l'œuf se transforme pour la plupart des espèces d'ascidie en une larve semblable au têtard de grenouille, possédant notam-

ment des yeux et une chorde (la "queue" du têtard) parcourue par une corde nerveuse dorsale. Elle se fixe ensuite à un rocher ou au sol via des ventouses situées sur sa tête, et perd tous les éléments mentionnés précédemment pour se métamorphoser en adulte. [3]

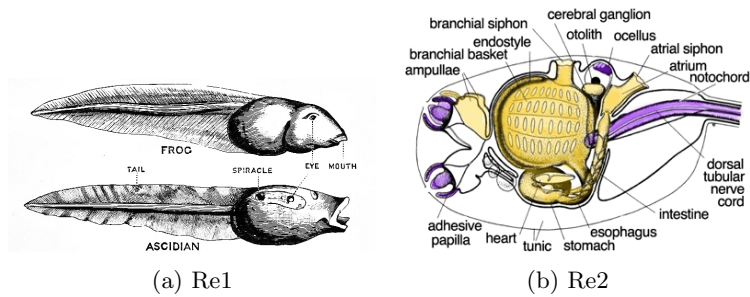


Figure 2: Re

### 1.2.2 Chimères

Une autre méthode de procréation asexuelle est utilisée chez certaines espèces coloniales : Par exemple, après qu'une larve de *Botryllus schlosseri* se soit fixée et métamorphosée en adulte, elle peut se diviser pour former d'autres individus appelés zoïdes directement collés à lui, et partageant la même tunique. On observe ainsi la formation de petits groupes d'ascidies de 6 à 12 individus, partageant une même sortie d'eau (placée au centre), mais avec des siphons buccaux bien distincts. Le zoïde a ainsi une forme circulaire. De plus les ascidies au sein d'un même groupe de zoïdes partagent le même système vasculaire. [4]

Des ampoules vasculaires sont disposées en cercle autour du groupe de zoïdes. Elles sont remplies de sang et directement reliées au système circulatoire [5].

Les groupes de zoïdes peuvent ensuite fusionner avec d'autres groupes s'ils entrent en contact, pour former des colonies. Ainsi, lorsque deux d'entre eux se touchent, leur tuniques fusionnent, et les ampoules les plus proches entrent en contact [5]. Un locus définit alors si la fusion est possible ou non. Si les deux colonies sont compatibles, ces ampoules (et donc leur systèmes vasculaires) fusionnent. Sinon, ces ampoules meurent et les tuniques se séparent à nouveau [6].

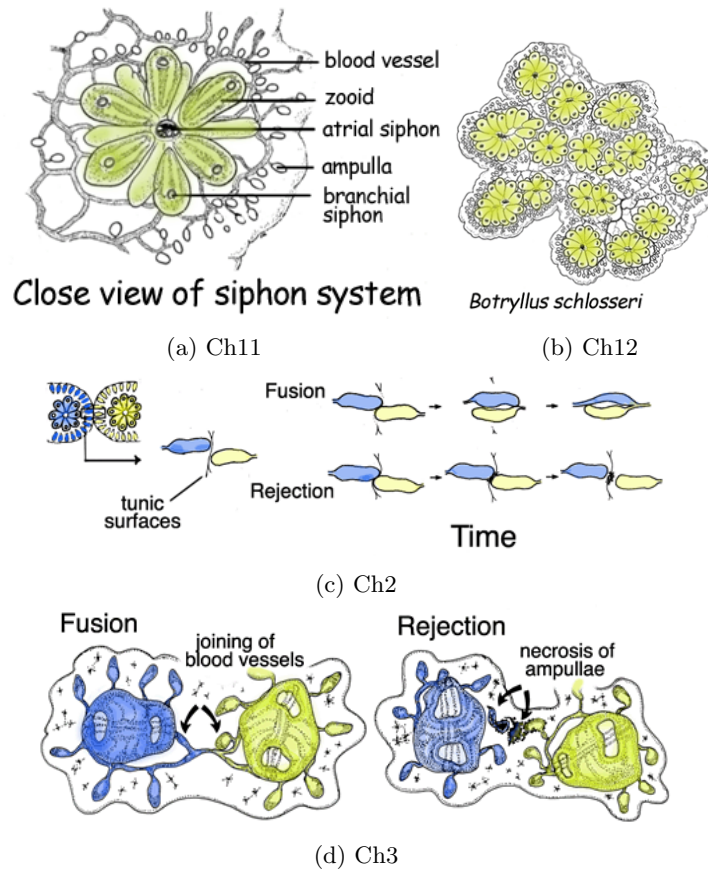
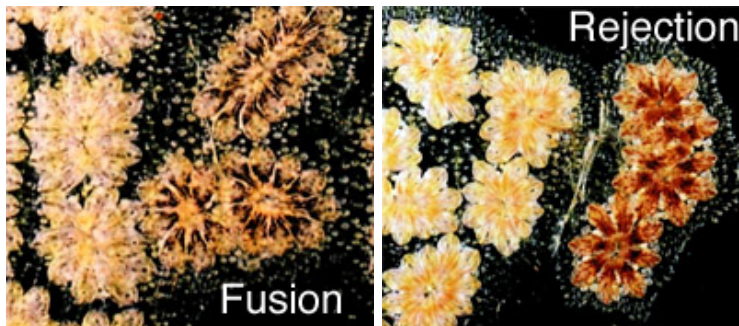


Figure 3: Chp1

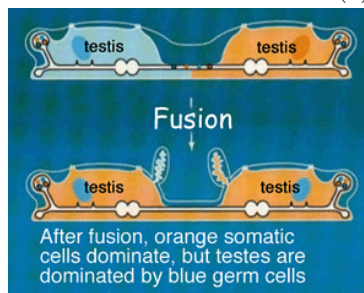
La fusion de deux colonies entraîne des résultats variables et imprévisibles : Celles-ci peuvent coexister, mourir toutes les deux, se séparer à nouveau ou même s'entretuer (une des colonies absorbant les tissus de l'autre) [7].

De plus une fusion peut être amicale ou découler sur un parasitisme des cellules souches : Les ascidies partagent alors leurs cellules somatiques et germinales (sous forme de cellules souches) par leur système circulatoire commun. Une compétition a alors lieu entre les cellules souches des individus avec deux gains à la clé : le corps et les testicules. Le phénotype du perdant est directement modifié à l'issue du parasitisme. Les deux combats étant distincts, un individu peut être à la fois gagnant pour le corps et perdant pour les testicules, et inversement [8].



(a) Ch4

(b) Ch5



(c) Ch6

Figure 4: Chp2

### 1.3 Pompage

La majeure partie du processus de pompage et de filtrage est assurée par des extensions cellulaires appelées cils pouvant s'apparenter à des flagelles [9].

Le mécanisme de pompage est assuré par les stigmata, des fentes perçant le sac branchial composées de 2 bordures ciliées quasi parallèles. Chaque bordure est composée d'une succession de 7 rangées de cils identiques [10].

Les cils des stigmata sont animés par un battement asymétrique imposé par l'animal : Il est composé d'une phase active durant laquelle le cil est propulsé vers la cavité atriale, puis d'une phase passive pendant laquelle le cil est propulsé dans l'autre sens, et enfin une phase de pause avant de reprendre le cycle [11].

Ces cils étant très petits (de l'ordre de la dizaine de micromètres), leur fréquence de battement étant très faible (de l'ordre de quelques Hertz), et en considérant que l'ascidie n'est pas exposé à de forts courants, on obtient ici un nombre de Reynolds très inférieur à 1 . Le modèle de l'écoulement de Stokes est donc plutôt adapté : Le pompage est provoqué par friction visqueuse. La fréquence de pompage de l'ascidie dépend linéairement de la fréquence de battement de ces cils. [12]

De plus, le battement des cils d'une même rangée de stigmata suit une onde métachrone dexioplectique de longueur d'onde de l'ordre de quelques cils : Cela

signifie que les cils décrivent tous le même mouvement, mais sont déphasés linéairement en fonction de leur position sur la bordure. [12] On décrira plus en détail ce mouvement par la suite.

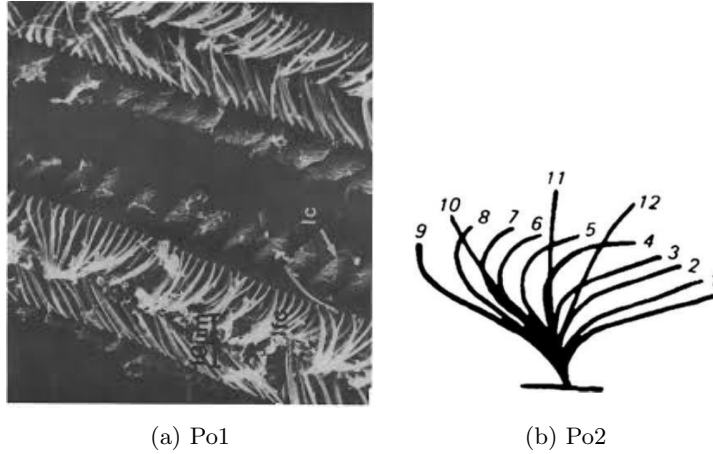


Figure 5: Po

## 1.4 Nutrition

Lorsque le siphon buccal est ouvert, l'eau est pompée par les stigmata et emporte ainsi les cellules d'algues dont se nourrit l'ascidie, qu'elle doit donc récupérer par filtrage.

Pour cela, l'ascidie tapisse l'intérieur du sac branchial par une couche de mucus par lequel l'eau doit passer, qui récupère la nourriture et est transporté vers l'œsophage pour être ensuite digéré. D'autres cils interviennent ici, dont la fonction principale est de maintenir et de déplacer ces filets de mucus. [9]

Le mucus est d'abord créé dans l'endostyle, un organe situé sur la partie ventrale interne du sac branchial. Deux feuilles de mucus sont alors créées, et sont transportées par des barres ciliées latérales placées sur le sac branchial, allant du ventre au dos. Enfin, arrivées au sillon dorsal, les feuilles de mucus sont repliées pour former des fils épais qui sont transportés par les cils de la lamelle dorsale vers l'œsophage, situé dans la continuité du sillon. [9]

Pour transporter les feuillets de mucus, les cils des barres latérales décrivent un battement asymétrique semblable à celui des cils des stigmata, à deux différences près : Tout d'abord, les cils sont intégralement plongés dans l'eau, mais la tête des cils pénètre légèrement dans la couche de mucus durant la phase active, ce qui provoque le mouvement des feuilles et permet par la même occasion de les maintenir près des parois. Ensuite, ils sont parcourus par une onde métachrone antiplectique [?], qui parcourt les cils dans la même direction que le battement, mais dans le sens contraire. C'est cette onde qui permet le déplacement continu du filet de mucus. [9]

Enfin l'ascidie doit assurer le filtrage des particules jugées indésirables, et cherche donc à les expulser. Durant les phases de nutrition, les particules collées au mucus sont poussées par le bout des cils lorsqu'elles sont jugées indésirables, et tombent généralement au fond du sac branchial. [9] Ce processus de tri ne semble pas dépendre de la taille des particules, car l'ascidie parvient à trier les cellules d'algues et les grains de sable de même taille. [?]

Cependant ce tri ne suffit pas pour gérer les particules se bloquant dans les cils, ou pour éjecter les particules de grosse taille susceptibles d'abimer les parois internes de l'ascidie. Pour gérer ces situations, l'animal a fréquemment recours au processus de jaillissement : Le siphon atrial se referme alors et la tunique se contracte pour éjecter l'eau et les particules par le siphon buccal. [9]

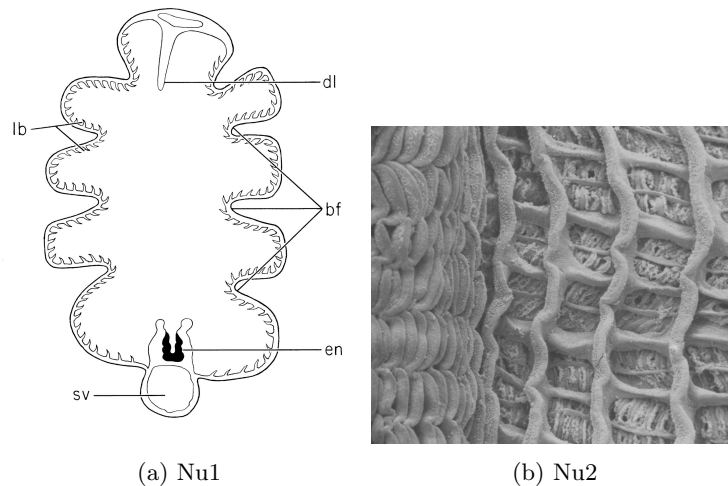


Figure 6: Nu

### 1.5 Corrélation entre le mécanisme de nutrition et la fréquence de battement des cils

Le mécanisme de pompage assure la nutrition de l'individu : Les stigmata sont donc reliés au système digestif et dépendent fortement du mécanisme de nutrition. Par exemple plus l'estomac est rempli, et moins la fréquence de battement sera grande, l'ascidie n'ayant pas besoin de plus de nourriture. De plus, si la concentration en algues dans l'eau augmente, la fréquence de battement diminue : Le pompage devient alors moins efficace et plus saccadé, les jaillissements devenant de plus en plus fréquents. Cette réaction sert probablement à éviter la surcharge de l'estomac. Enfin, la fréquence de battement des cils diminue si la viscosité du fluide augmente. Or si on compare le pompage des moules à celui des ascidies (étant assez similaires), on observe chez l'ascidie une diminution bien plus grande que chez la moule. On peut ainsi en conclure que la réaction

est physiologique chez l'ascidie, et non physico-mécanique comme chez la moule. [12]

De plus, le pompage est subitement interrompu lors des jaillissements. Les cils des stigmata se collent alors aux parois et [les bordures des stigmata se rejoignent pour refermer la fente][?], pour diriger les particules vers le siphon buccal lors de la contraction. Un peu après la contraction, le siphon et les stigmata se rouvrent, et les cils des stigmata se redressent progressivement jusqu'à être orthogonaux aux contours du stigmata. Ils décrivent alors des petits cercles pour progressivement reprendre leur mouvement coordonné. [9]

## 1.6 Etude et caractérisation du mouvement des cils des stigmata

### 1.6.1 Battement d'un cil

Comme on l'a vu précédemment, le battement d'un cil est asymétrique, et peut être décomposé en trois phases : - Un battement actif, pendant lequel le cil est dressé. La distance entre la tête et la base du cil est alors maximale. Le cil bat alors de la cavité buccale vers la cavité atriale. - Un battement passif ou phase de récupération, pendant lequel le cil décrit le mouvement inverse, mais est moins rigide (la distance entre la tête et la base du cil est alors moins grande). - Une légère pause à la position initiale [11]

Le mouvement du cil n'est pas parfaitement plan, notamment pendant la phase de récupération. [] Néanmoins cette légère déviation est souvent négligée car peu impactante sur le mouvement du fluide, et la plupart des simulations de ce problème considèrent un mouvement plan.

De nombreuses études ont été réalisées sur le battement de cils épithéliaux. On trouve notamment des études décrivant les cils bronchiques humains, transportant du mucus à l'instar des cils des barres branchiales des ascidies, à l'exception près que les cils évoluent dans l'eau pour les ascidies, et dans l'air pour les humains.

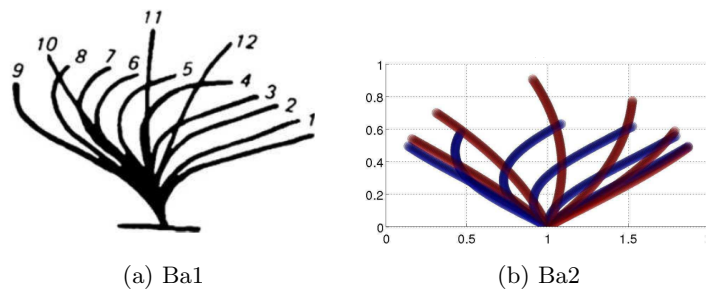


Figure 7: Ba

Il existe à ce jour plusieurs modélisations du battement du cil. Une approche

simplifiée du problème proposée par Chatelin est d'étudier le mouvement d'un cil fonctionnel, puis de trouver une équation heuristique décrivant le mouvement observé. Une fois cette équation fixée, on peut alors simplifier le problème en considérant que le mouvement du cil n'est pas impacté par l'écoulement du fluide, et est donc uniquement décrit par l'équation heuristique. On peut alors étudier l'écoulement provoqué par le battement imposé au cil. [13]

### 1.6.2 Ondes métachrones

Comme expliqué précédemment, chaque cil de stigmata décrit un mouvement asymétrique, et tous les cils d'une même bordure de stigmata sont synchronisés de telle sorte qu'on observe une onde métachrone dexioplectique.

Il existe quatre types d'ondes métachrone : - Pour l'onde métachrone symplectique, le battement actif du cil et la propagation de l'onde sont selon la même direction, et dans le même sens. On observe alors que les cils sont resserrés lorsqu'ils effectuent le battement actif. - Pour l'onde métachrone antipectique, les directions sont les mêmes que pour l'onde symplectique, mais le battement actif a lieu dans le sens inverse de propagation de l'onde. Les cils se resserrent alors durant leur battement passif. - Pour les ondes métachrones dexioplectique et laéoptectique, la direction de transmission de l'onde est parallèle à la bordure ciliée, mais la direction de battement des cils est orthogonale au plan de la fente. La différence entre les deux réside dans le sens de propagation de l'onde (cf. *img*)

Les deux premières sont qualifiées d'ondes orthoptectiques, et les deux autres d'ondes diaplectiques. [14]

Les ondes métachrone sont utilisées par de nombreux animaux, notamment chez une multitude d'invertébrés aquatiques à l'état adulte ou larvaire. Celles-ci peuvent remplir diverses fonctions, mais servent de manière générale à déplacer quelque chose dans une direction donnée, que ce soit des particules, du mucus, des fluides, ou le corps entier de l'animal (les cils lui servant alors à se déplacer dans l'eau). [14]

On constate que pour un épithélium cilié donné d'une quelconque espèce, le type d'onde métachrone reste constant, même lorsque l'on impose aux cils de battre dans le sens opposé à celui usuel. Il semble donc qu'il existe un lien entre la direction du battement actif du cil et celle de l'onde métachrone. Cela est d'autant plus étrange que cette propriété est respectée pour les ondes dexioplectique et laéoptectique, alors qu'il n'y a a priori aucune différence fonctionnelle entre les deux. Elle est donc probablement purement liée au génotype de chaque espèce. [14]

De plus, dans le cas d'ondes diaplectiques chez les invertébrés aquatiques, la direction du battement n'est pas exactement orthogonale à celle de propagation de l'onde, et provoque un mouvement de rotation plus ou moins important selon l'individu. [14]

Dans le cas des stigmata, il y a sept rangées de cils parcourues par une onde dexioplectique. Ces sept rangées de cils décrivent un mouvement quasi identique. [11] On s'intéressera ici à caractériser une seule rangée parcourue par

une onde métachrone, supposée indépendante des six autres.

Pour caractériser cette onde, il faut également avoir accès aux données suivantes: - L'espace entre les cils ( $e$ ) - La longueur d'onde de l'onde métachrone (LOOM) - L'amplitude de battement ciliaire (ABC)

[15]

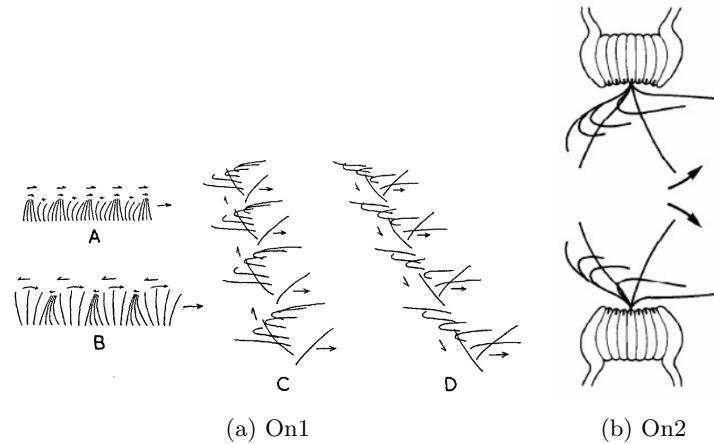


Figure 8: On

### 1.6.3 Interactions entre les cils et l'eau

On peut envisager deux méthodes pour modéliser une rangée de stigmata parcourue par une onde métachrone : - La méthode dite "discrete-cilia" : Chaque cil est modélisé. On peut la diviser en deux catégories: Soit on impose un battement sans se soucier de l'impact des forces fluides sur le cil, soit on réalise un couplage entre le battement imposé et les forces fluides. - La méthode dite "volume-force" : L'ensemble des cils est modélisé par une enveloppe déformable. C'est une solution plus simple pour modéliser une onde métachrone, mais on perd alors certaines informations à l'échelle des cils. On impose un mouvement à l'empreinte, qui génère ensuite une contrainte sur la couche de fluide au-dessus des cils, qui provoque le mouvement du fluide. L'enveloppe est ainsi utilisée comme condition limite du système pour résoudre les équations de Navier-Stokes.

[15]

En représentant en première approximation une rangée de cils par une membrane rectangulaire de longueur celle de la stigmata ( $L$ ), et de largeur la hauteur d'un cil ( $l$ ), dont la partie supérieure décrit un arc de cercle autour de la base fixe à une vitesse donnée, on peut déjà obtenir quelques caractéristiques de l'écoulement. Pour cela, il faut avoir accès à  $L$ ,  $l$  et à la fréquence de battement d'un cil  $f$  pour une espèce donnée. Pour des individus de *Ciona Intestinalis* de 5-10 cm on trouve  $L$  de l'ordre de 100 microm,  $l$  dans les 10-20 microm, et  $f$

dans les 10-14 Hz pour une stigmata fonctionnelle [Berg]. On trouve avec ces données un Strouhal  $\approx 3$  et un Reynolds  $\approx 0.01$ . Re $\ll 1$  donc on assiste bien ici à un écoulement de Stokes, principalement causé par les effets visqueux du fluide.

## References

- [1] T. H. Morgan, "Further experiments in cross- and self-fertilization of ciona at woods hole and corona del mar," *The Biological Bulletin*, vol. 80, no. 3, p. 338–353, 1941.
- [2] R. K. Grosberg, "Limited dispersal and proximity-dependent mating success in the colonial ascidian botryllus schlosseri," *Evolution*, vol. 41, no. 2, p. 372, 1987.
- [3] R. A. CLONEY, "Ascidian Larvae and the Events of Metamorphosis1," *American Zoologist*, vol. 22, pp. 817–826, 08 2015.
- [4] R. Milkman, "Genetic and developmental studies on botryllus schlosseri," *The Biological Bulletin*, vol. 132, no. 2, p. 229–243, 1967.
- [5] H. C. Boyd, I. L. Weissman, and Y. Saito, "Morphologic and genetic verification that monterey botryllus and woods hole botryllus are the same species," *The Biological Bulletin*, vol. 178, no. 3, pp. 239–250, 1990. PMID: 29314942.
- [6] R. K. Grosberg and J. F. Quinn, "The genetic control and consequences of kin recognition by the larvae of a colonial marine invertebrate," *Nature*, vol. 322, no. 6078, p. 456–459, 1986.
- [7] I. Weissman, Y. Saito, and B. Rinkevich, "Allorecognition in colonial tunicates: Parallels with and tangents from vertebrate immunity," *Progress in Immunology*, p. 1256–1263, 1989.
- [8] B. G. Magor, A. Tomoso, B. Rinkevich, and I. L. Weissman, "Allorecognition in colonial tunicates: protection against predatory cell lineages?," *Immunological Reviews*, vol. 167, no. 1, p. 69–79, 1999.
- [9] G. E. Macginitie, "The method of feeding of tunicates," *The Biological Bulletin*, vol. 77, no. 3, p. 443–447, 1939.
- [10] S. A. Takahashi, K. Baba and A. Murakami, "The "excitable" cilia of the tunicate ciona inestinalis," *Journal of the Faculty of Sciences, University of Tokyo (Section IV)*, vol. 13, pp. 123–137, 1973.
- [11] D. Bergles and S. Tamm, "Control of cilia in the branchial basket of ciona intestinalis (ascidacea)," *The Biological Bulletin*, vol. 182, no. 3, pp. 382–390, 1992. PMID: 29304584.
- [12] J. Petersen, S. Mayer, and M. Knudsen, "Beat frequency of cilia in the branchial basket of the ascidian ciona intestinalis in relation to temperature and algal cell concentration," *Marine Biology*, vol. 133, pp. 185–192, 03 1999.

- [13] R. Chatelin, *Méthodes numériques pour l'écoulement de Stokes 3D : fluides à viscosité variable en géométrie complexe mobile : application aux fluides biologiques*. PhD thesis, 2013. Thèse de doctorat dirigée par Poncet, Philippe Mathématiques appliquées Toulouse 3 2013.
- [14] E. W. KNIGHT-JONES, “Relations between metachronism and the direction of ciliary beat in metazoa,” *Journal of Cell Science*, vol. s3-95, no. 32, pp. 503–521, 1954.
- [15] M. Bottier, *Caractérisation des mécanismes du battement ciliaire dans le cadre du transport mucociliaire normal et pathologique*. PhD thesis, 2016. Thèse de doctorat dirigée par Louis, Bruno Sciences de l'ingénieur Paris Est 2016.