



Quand un spermatozoïde est plus grand que le mâle qui le produit

par Dominique JOLY

Le spermatozoïde... Symbole de sexualité, frappé de tabous, est longtemps resté dans l'ombre du microscope. La seule évocation du mot suggère des cellules microscopiques, produites en quantité phénoménale. Mais il n'y a pas "un" spermatozoïde universel... La Nature a créé une myriade de formes et de systèmes de reproduction divers et variés, en particulier chez les insectes.

S'il est une cellule qui est restée longtemps ignorée des biologistes, c'est bien la cellule sexuelle mâle, le spermatozoïde. Découverte en 1677 par un marchand de tissu hollandais, A. Van Leuwenhoek, sa véritable fonction de reproduction n'a été découverte que bien plus tard.

Les premières observations *in vitro* des différentes étapes de la fécondation ont été effectuées chez des organismes invertébrés marins, du fait de la facilité avec laquelle il est possible de reconstituer au laboratoire leur environnement idéal. Tout naturellement, l'intérêt des biologistes de la repro-

duction, s'est ensuite concentré sur les mécanismes de la fécondation chez les mammifères dans un souci économique d'amélioration et de sélection des espèces domestiques puis chez l'Homme afin de remédier aux différents cas de stérilité du couple.

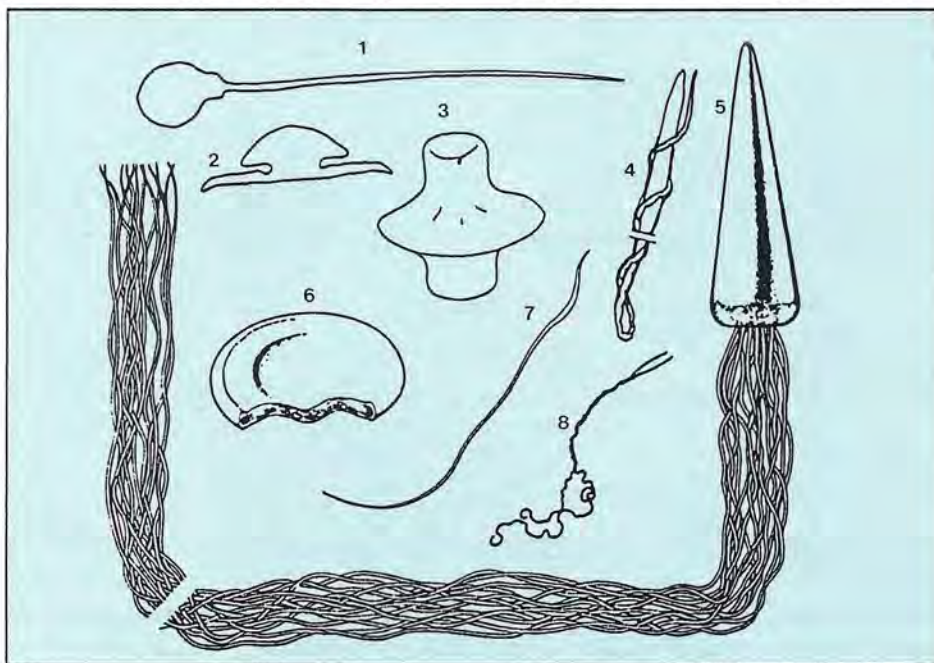
Des spermatozoïdes sur le "même modèle"

Cependant, chez les mammifères, toutes les espèces possèdent des spermatozoïdes

construits sur le même modèle, un noyau arrondi flanqué d'un flagelle permettant des mouvements autonomes de propulsion.

Or, à partir de cette morphologie type, toutes les variantes peuvent être trouvées dans la nature, de l'absence de flagelle, comme chez les acariens, némathelminthes, crustacés décapodes, termites,... à des formes étonnantes qui n'ont plus rien à voir avec la structure typique des mammifères. C'est en particulier chez les invertébrés et notamment chez les insectes que la nature a fait preuve de la plus grande créativité. Spermatozoïdes tantôt arrondis, plats, cylindriques ou effilés, tantôt immobiles, flagellés ou multiflagellés, solitaires ou grégaires, fertiles ou stériles... L'univers des spermatozoïdes, toutes espèces confondues, est, en vérité, extraordinaire de richesses et de surprises.

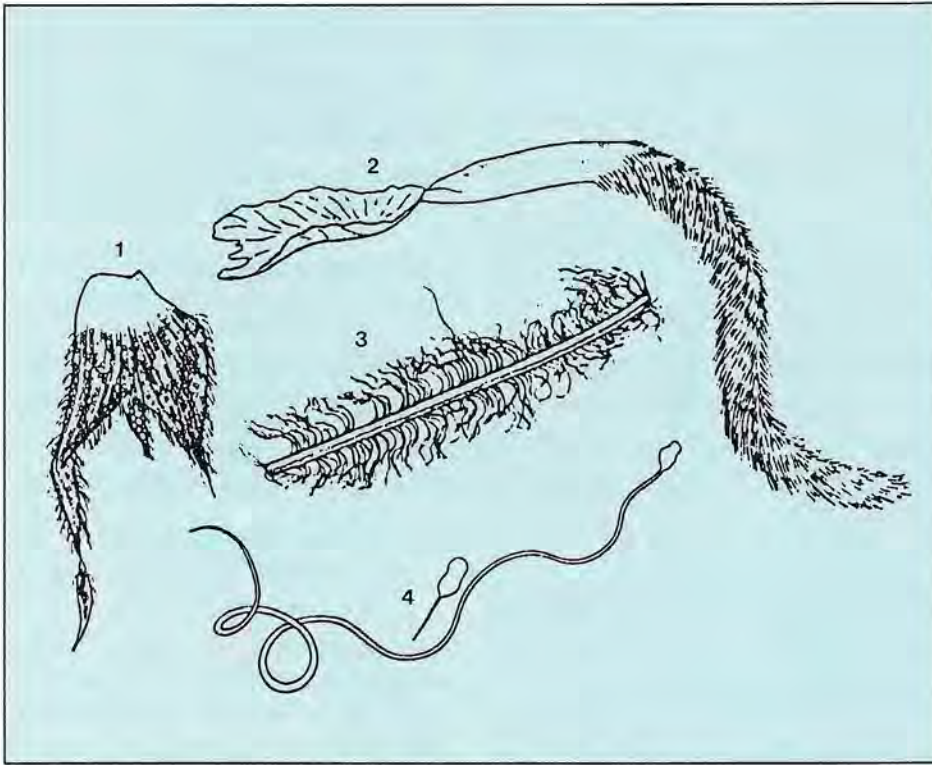
Diversité de la morphologie des spermatozoïdes dans le monde animal (d'après Sivinsky, 1984 et Thornhill et Alcock, 1983)
 1. Mammifères - 2. Myriapode (*Spirobolus* sp.), arthropode - 3. Myriapode (*Spirostreptus* = *Graphidostreptus* sp.), arthropode - 4. Insecte aptérygote (*Machilis distincta*) - 5. Spermatozoïde multiflagellé d'une termite australienne (*Mastotermes darwinensis*), insecte - 6. Disque immobile d'un protozoaire (*Eosentomon transitorium*), arthropode - 7. Luciole (*Pyraclomena barben*), insecte - 8. Spermatozoïdes en tandem d'un poisson d'argent (*Thermobia domestica*), arthropode.



Deux types de cellules radicalement opposés

La différenciation de deux sexes chez les organismes multicellulaires est une des questions les plus fondamentales de la biologie évolutive ; requérir deux individus différents pour en produire un troisième a, sans doute, été l'innovation la plus révolutionnaire de l'histoire des êtres vivants.

La théorie de l'évolution des sexes prédit que l'existence même de deux sexes, c'est-à-dire l'anisogamie, ne traduit en réalité rien d'autre que la disproportion de la taille des gamètes et le déséquilibre de leur



Dimorphisme des spermatozoïdes (d'après Thornhill et Alcock 1983 and Jamieson 1987)
 1. Spermatozoïde atypique de mollusques (*Cinctercala eusculpta*) avec un spermatozoïde fertile accroché - 2. Spermatozoïde atypique de mollusque (*Clathrus clathrus*) transportant des spermatozoïdes fertiles - 3. Spermatostyle de coléoptères (*Dineutus* sp.) transportant de nombreux spermatozoïdes fertiles - 4. Dimorphisme chez un symphyle (*Symphylella vulgaris*), arthropode.

nombre. Les deux types de cellules sexuelles impliqués dans le processus de la fécondation, ne peuvent donc être que radicalement opposés :

- d'une part des petites cellules, mobiles, dépourvues de ressources énergétiques, à forte capacité de fusion et produites en très grand nombre, chacune d'elles n'ayant qu'une très faible espérance de paternité : les spermatozoïdes ;
- d'autre part, des cellules énormes, immobiles, constituées d'une réserve énergétique importante, à faible capacité de fusion, produites en petit nombre et dotées, par conséquent, d'une très grande espérance de parenté : les ovules.

Des simulations sur ordinateur montrent qu'effectivement la sélection fonctionne de façon disruptive et favorise la fusion de gamètes dissemblables.

Des spermatozoïdes rivaux

Cependant, avec l'avènement de la fécondation interne, de la copulation (chez les organismes qui produisent des spermatophores, il peut y avoir l'un sans l'autre) et l'apparition, chez les femelles d'insectes, de structures de stockage des spermatozoïdes, on assiste à une véritable évolution du système gamétique conventionnel tel qu'il

est décrit par la théorie de l'anisogamie. De fait, au sein d'un groupe d'organismes aussi restreint que le seul genre *Drosophila* (Diptères, *Drosophilidae*), la diversité des innovations est remarquable, qu'il s'agisse de la diversité des couples de gamètes dans leurs tailles relatives par exemple, que des contextes dans lesquels ils fonctionnent.

Le succès reproductif d'un mâle dépend essentiellement du nombre de ses spermatozoïdes qui arrivent à féconder des ovules. Aussi, la sélection sexuelle, c'est-à-dire le choix du partenaire sexuel, ne se limite pas aux seules adaptations qui se rapportent à l'accouplement avec plusieurs femelles. Nombre d'adaptations comportementales, morphologiques ou physiologiques des mâles contribuent à accroître le succès de ses propres spermatozoïdes contre des spermatozoïdes rivaux. Cette compétition spermatique résultant de la coexistence de spermatozoïdes issus de différents mâles, a engendré une sélection sur tout un ensemble de critères allant des systèmes d'accouplement à la morphologie des gamètes.

De la forme à la fonction

Si les différences morphologiques des spermatozoïdes sont remarquables d'une espèce à l'autre, il existe également diver-

ses fonctions propres aux gamètes mâles. Chaque espèce animale se caractérise, en effet, par un système d'accouplement et un système gamétique particuliers, dans lesquels le but ultime est de favoriser l'accès aux ovules, afin que tous soient inséminés. Cependant, les mécanismes développés par l'ensemble des espèces pour parvenir à cette fin sont remarquablement divers.

Il existe non seulement des spermatozoïdes dotés d'espérances de paternité notablement différentes mais certains d'entre eux se spécialisent dans la coopération interspermatozoïdes et perdent ainsi leur pouvoir de fertilisation, et, dans certains cas, des spermatozoïdes issus d'un même mâle peuvent avoir une espérance de paternité différente.

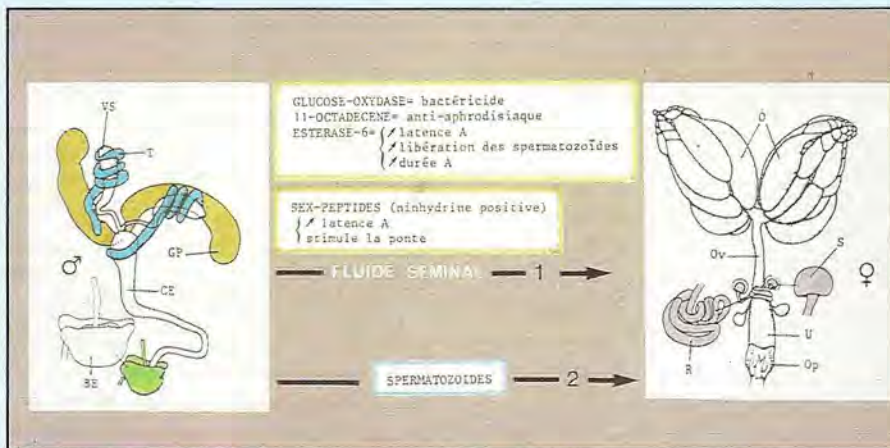
Spermatozoïdes et espérance de paternité

Si la présence de plusieurs millions de spermatozoïdes est nécessaire pour féconder un seul ovule chez l'Homme, seule la présence d'une vingtaine suffit chez l'abeille *Apis mellifica*, ou chez un diptère mycophage, *Miastor* sp. "L'efficacité" de la fécondation chez les insectes est donc radicalement différente de celle d'un mammifère. Mais la "chasse au gaspi" est encore plus spectaculaire chez les diptères *Drosophilidae* ; 2 à 5 spermatozoïdes suffisent pour féconder un ovule chez *Drosophila melanogaster* et, parfois, un seul garantit la fécondation chez *Drosophila hydei*. Autrement dit, l'espérance de paternité d'un seul spermatozoïde prend tout son sens chez les drosophiles alors qu'elle n'en a pas chez les mammifères.

Le gigantisme

Outre cette évolution du nombre respectif de gamètes produits, il y a également une fantastique diversification de la taille des gamètes mâles. Le spermatozoïde symbolise à nos yeux une cellule minuscule, infiniment plus petite que l'ovule qu'il va féconder. Si telle est bien la règle générale dans le monde animal, et notamment chez les mammifères, il existe, comme dans toutes règles, des exceptions, et surtout chez certaines espèces d'Ostracodes, de Coléoptères et de Drosophiles. Imaginez un ballon de 20 cm de diamètre qui symboliserait l'ovule, les spermatozoïdes de certaines drosophiles correspondraient alors à

Appareils génitaux mâle et femelle de *Drosophilidae* (Cl. Joly)



Le tractus génital mâle est constitué de testicules allongés dans lesquels se développent les cystes, prolongés par les vésicules qui sont les organes de stockage des spermatozoïdes matures. Les vésicules, comme les glandes paragoniales, débouchent dans le canal éjaculateur. Ce canal se termine par le bulbe éjaculateur qui fonctionne comme une pompe spermatique et dont le rôle est également de produire des substances contenues dans le fluide séminal. Le pénis, dont la morphologie est spécifique, permet l'injection des gamètes chez la femelle.

Au tout début de la copulation, le mâle transfère du liquide séminal contenant des substances secrétées soit par les glandes paragoniales soit par le bulbe éjaculateur. Les premières sécrètent des "sex-peptides" qui modifient le comportement de la femelle en augmentant la latence à l'accouplement et en stimulant la ponte. Le bulbe éjaculateur produit principalement une glucose-oxydase bactéricide, un anti-aphrodisiaque (le 11-octadécène) et l'estérase-6 dont le rôle est d'une part d'augmenter la durée de l'accouplement et la latence à l'accouplement, ce qui diminue d'autant les chances pour un second mâle de s'accoupler avec cette femelle, et d'autre part de provoquer la libération des spermatozoïdes précédemment stockés chez la femelle, et donc issus d'une insémination antérieure.

Lors de la copulation, ces substances sont immédiatement efficaces puisqu'elles sont transférées en priorité. Elles ont pour but d'assurer au mâle qui copule une plus grande espérance de paternité. Puis les spermatozoïdes sont transférés à leur tour à la fin de la copulation dans l'utérus,

d'où ils vont devoir gagner les organes réservoirs de la femelle : les spermathèques et le réceptacle séminal ventral. Les spermathèques sont des structures hémisphériques prolongées par un pédoncule plus ou moins long et débouchent dans la partie dorsale de l'utérus. Les parois des hémisphères sont constituées d'une couche de cellules glandulaires qui libèrent des substances lipoprotéiques directement dans la lumière de la spermathèque juste après l'insémination. Il est probable que ces sécrétions constituent des ressources énergétiques pour l'ensemble des spermatozoïdes stockés. Le réceptacle séminal ventral est un long tube contractile enroulé sur lui-même et qui débouche dans la partie antérieure de l'utérus, dans l'oviducte commun. Le réceptacle est divisé en une partie proximale caractérisée par une toute petite lumière et la partie distale dans laquelle sont regroupés les spermatozoïdes.

Le rôle respectif de ces deux types d'organes de réserve n'est pas encore bien connu. En effet, chez *Drosophila mulleri*, les spermathèques ont perdu leur rôle premier et sont transformées en structure glandulaire. Par ailleurs, elles ont un rôle essentiel pour la survie des spermatozoïdes dans la femelle, y compris pour ceux conservés dans le réceptacle ventral.

La longueur des testicules du mâle et du réceptacle ventral de la femelle sont étroitement corrélées et supérieures à la longueur du spermatozoïde. Ce caractère qui a été mésestimé jusqu'alors a donc subi des pressions de sélections suffisamment importantes pour que l'anatomie des appareils génitaux mâle et femelle en soit affectée.

des cheveux de 3,60 mètres de long ! Et qui plus est, l'animal porteur de ces étranges cellules ne serait lui que 2 fois plus grand que l'oeuf qu'il pond. Le gigantisme est ici poussé à un tel point que le mâle drosophile adulte, long de 2 mm, pourrait être totalement ficelé par son spermatozoïde.

Inversement, il existe aussi des espèces de drosophiles dont les spermatozoïdes sont minuscules, certains ne représentant que le centième du corps de la mouche. Du plus petit spermatozoïde mesuré au plus grand, il existe un facteur 1000.

Chambre claire et table digitale

Une telle disproportion de taille n'est pas sans poser des problèmes techniques pour l'étude de ces cellules, qui rappelons-le sont logées dans des structures de réserve, qui ne font, elles, que quelques dizaines de microns.

Chez les espèces à spermatozoïdes courts, la mesure des spermatozoïdes est effectuée en disséquant le tractus génital du mâle sous une loupe binoculaire, puis en isolant les vésicules séminales qui, ouvertes, laissent échapper des milliers de spermatozoïdes qui s'étalent sur la préparation entre lame et lamelle.

La préparation obtenue est observée au microscope optique, les spermatozoïdes sont dessinés individuellement grâce à une chambre claire et les dessins des gamètes sont mesurés sur une table digitale reliée à un microordinateur.

Chez les espèces à spermatozoïdes longs, la mesure est rendue beaucoup plus délicate par les risques de cassure du flagelle lors de la dissection. Or il n'est pas possible, *de visu*, à un tel grossissement, de dire si un flagelle est intact ou non. Il faut alors mesurer non pas les spermatozoïdes mais les cystes, sacs cellulaires au sein desquels les spermatides se développent, et dont il est facile de voir si elles sont intègres ou non. Il suffit de disséquer les testicules en tirant de part et d'autre, ce qui libère les cystes. La principale difficulté est de mesurer les cystes à maturité c'est-à-dire une fois la phase d'élongation achevée mais avant la libération des spermatozoïdes. L'inconvénient de la méthode est que seul un petit nombre de cystes sont matures au même moment : il n'est de ce fait pas possible d'entreprendre une étude de variabilité

inter-individuelle.

Une autre innovation : le dimorphisme

L'existence de plusieurs types de spermatozoïdes, en général deux, chez un seul mâle soulève quelques questions, en particulier celle de leur rôle respectif. La question fondamentale est de savoir si une classe de spermatozoïdes est effectivement "sacrifiée" au profit d'une autre afin d'assurer au mâle une plus grande certitude de paternité.

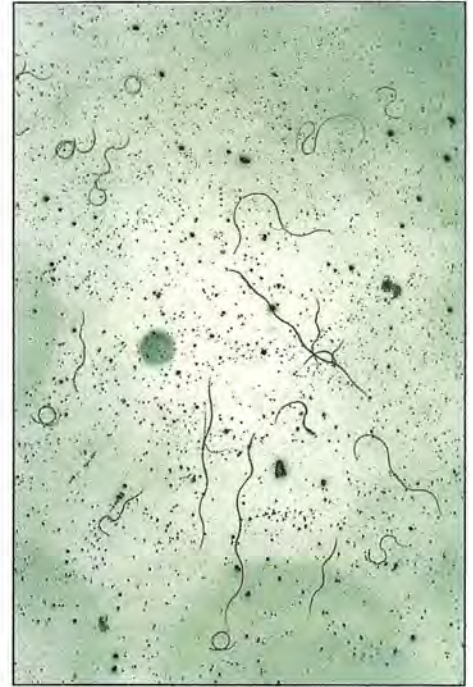
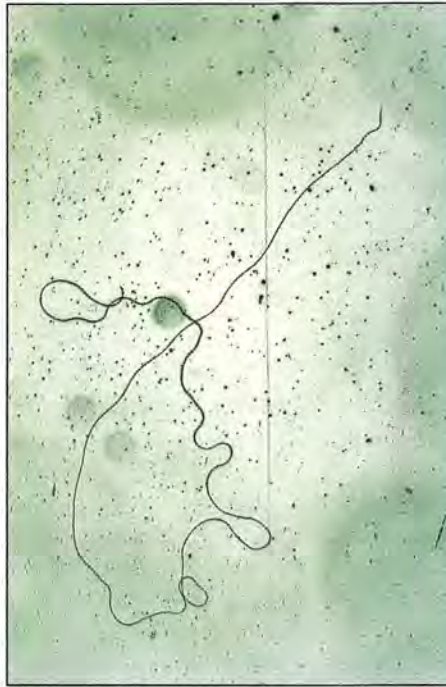
Il y a en fait différentes fonctions associées à ces deux types de gamètes mâles : l'un peut être utilisé comme support ; l'un peut servir de ressource alimentaire, une fois présent dans les structures femelles. Dans ces deux premiers cas, le spermatozoïde qui fait office de transporteur ou de réservoir énergétique est dégradé au profit de l'autre et n'intervient donc pas directement dans la fécondation. En général ces types de gamètes atypiques sont beaucoup plus longs que la normale, et stériles du fait qu'ils ne possèdent pas ou très peu de matériel chromosomique ; ils sont appelés respectivement : apyrènes ou oligopyrènes.

Toutefois, le dimorphisme peut concerner deux classes de spermatozoïdes typiques, morphologiquement similaires, mais de tailles différentes, chacune d'elles ne devenant fécondantes que dans un contexte particulier de l'insémination : cette originalité caractérise certaines espèces de drosophiles.

Une véritable compétition chez les drosophiles

La différence fondamentale entre les *Drosophilidae* et les autres insectes ou de mollusques se situe en réalité au niveau de l'intégrité du matériel génétique.

Chez les drosophiles, les deux formes, toutes deux typiques et eupyènes, sont conjointement transférées à la femelle durant la copulation et stockées dans les spermatothèques et le réceptacle ventral, principal organe réservoir de ces espèces. La seule différence, dans l'état actuel des connaissances, est leur longueur. Tout l'intérêt de cette situation vient du fait qu'il peut s'établir une véritable compétition spermatique entre les deux formes de gamètes.



Photographies de spermatozoïdes de drosophiles (clichés D. Joly)
Notez l'extraordinaire amplitude de variation de la longueur des spermatozoïdes selon les espèces et pour un même mâle (*Drosophila melanogaster* à gauche : longueur réelle de 2 mm, *Drosophila subobscura* à droite)

On alors peut se demander pourquoi, dans un groupe d'organismes aussi restreint que les *Drosophilidae*, il existe une telle variabilité des systèmes gamétiques, par opposition à la remarquable homogénéité des vertébrés ? Cette variabilité s'exprime non seulement dans les tailles relatives, mais également en terme de monomorphisme ou de dimorphisme des spermatozoïdes.

Toujours est-il que l'existence de tel ou tel système gamétique chez une espèce nécessite un mécanisme de sélection suffisamment puissant pour assurer son maintien au cours du temps.

L'auteur

Docteur en Sciences, D. Joly, "femme de terrain" passionnée par la Nature et sa protection, étudie la compétition spermatique en collaboration avec l'équipe de recherches sur la stérilité humaine de l'Hopital du Kremlin-Bicêtre (CECOS).

Pour en savoir plus sur le sujet : M. Allain-Régnault : "Spermatozoïdes de demain", paru dans le n°401 de "Sciences et Avenir" et A. Langaney : "Le sexe et l'innovation", Collection Point seuil, Paris.

En bref ... En bref ... En bref ... En bref ... En bref ... En bref

Les insectes à l'Assemblée Nationale !

Lors de la séance du 22 août 1988, le Député L. Vachet attirait l'attention du Gouvernement sur les lacunes législatives en matière de prévention et d'aide aux propriétaires d'immeubles victimes d'invasion d'insectes. Quelques mois plus tard, M. Peretti de la Rocca soulignait les mêmes faiblesses en prenant l'exemple de l'invasion d'un quartier d'Arles par les termites.

La réponse de l'Etat peut se résumer ainsi : contre les termites, il existe deux types d'aides, des subventions de l'Agence Nationale pour l'amélioration de l'habitat réservées aux logements construits avant 1948, et des primes à l'amélioration de l'habitat accordées, sous condition de ressource, pour des logements d'au moins 20 ans.

L'Etat insiste cependant sur la nécessité de rechercher des solutions locales auprès des Préfets et même des Maires qui ont maintenant en charge le maintien de la Sécurité publique.