



L'espèce aux spermatozoïdes géants, *Drosophila bifurca* (dont on voit ici un couple : un mâle à gauche, et une femelle, à droite). Les femelles pondent dans les fruits des *Opuntia*, dont la pulpe alimente les larves et les protège de la dessiccation. - Cliché N. Luck

Par Dominique Joly, Béatrice Dejonghe et Nathalie Luck

Les spermatozoïdes géants de la drosophile

Au lieu d'avoir, comme c'est la règle chez la plupart des animaux – dont les insectes – de très nombreux mais tout petits spermatozoïdes dont un seul assurera la fécondation, certaines drosophiles (Diptères Drosophilidés) produisent des spermatozoïdes géants. Pour quel avantage ?

C'est à la lumière de la compétition post-copulatoire, qui a lieu dans les voies génitales de la femelle, que la signification évolutive du gigantisme des spermatozoïdes est étudiée ici. Les accouplements multiples, lors d'un même cycle de reproduction, mettent en compétition les gamètes respectifs des mâles, et les gagnants seront ceux qui parviendront à féconder les ovocytes. S'ajoute à cela la possibilité que semble bien avoir la femelle de favoriser, par différents mécanismes, certains spermatozoïdes par rapport à d'autres : c'est ainsi que le conflit mâle-femelle, pour le contrôle de la paternité, va générer des variations de taille et de nombre des cellules sexuelles mâles.

■ LE GIGANTISME SPERMATIQUE CHEZ LES DROSOPHILES

La notion de gigantisme pour un gamète dépend non seulement de la valeur absolue de la taille de la cellule mais également du rapport entre taille du gamète et taille de l'organisme qui le produit. Ainsi ce sont paradoxalement chez les organismes les plus petits, et en particulier chez les insectes, que l'on obtient des spermatozoïdes qui sont plusieurs dizaines de fois plus grands que le corps du mâle. Chez les vertébrés, seule la souris à miel possède un spermatozoïde relativement long, de 356 microns. Cette valeur reste cependant très petite si on la compare aux 58 000 microns d'une espèce de drosophile (*Drosophila bifurca*) qui vit en

Amérique centrale, et qui, d'ailleurs, détient le record de longueur de spermatozoïde dans l'ensemble du règne animal.

Ce qui pourrait n'être qu'une anecdote biologique devient particulièrement intéressant lorsque la majeure partie des espèces d'une famille montre une tendance très marquée pour le gigantisme spermatique, caractère considéré comme peu probable dans le cadre de la théorie de l'anisogamie. Celle-ci prévoit en effet que la taille et le nombre des gamètes doivent être radicalement opposés entre le sexe mâle et le sexe femelle. Dans ce contexte, on s'attend donc à ce que le gigantisme spermatique soit contre-sélectionné par la sélection naturelle. C'est pourtant tout le contraire qui se produit chez les Drosophilidés où la longueur du spermatozoïde est supérieure à celle du corps de l'animal (environ 3 mm) dans plus de la moitié des espèces étudiées jusqu'à présent



L'espèce est originaire du sud des États-Unis et d'Amérique centrale.

(140 à peu près). Entre les quelques dizaines de microns pour les spermatozoïdes les plus petits et les 58 000 cités précédemment, tous les intermédiaires existent selon les espèces. Ce phénomène est d'autant plus remarquable que la longueur du spermatozoïde est spécifique de l'espèce et le gigantisme spermatique ne peut être imputé à une quelconque anomalie de développement au cours de la spermatogenèse (comme c'est le cas chez certains Coléoptères, par exemple).

■ AVANTAGE DU NOMBRE OU DE LA TAILLE

Deux théories sont invoquées pour expliquer la production d'un très grand nombre de tout petits spermatozoïdes. La première repose sur le fait que, dans un éjaculat, de très nombreux spermatozoïdes sont anormaux : il est donc nécessaire d'en produire beaucoup afin d'obtenir une quantité suffisante pour assurer la fécondation. Mais cette explication d'un contrôle aussi peu efficace de la méiose pour un processus biologique aussi fondamental pour la survie de l'espèce paraît peu probable. Selon la seconde théorie, contre-pied de la première, le nombre peut être un avantage

Conflit mâle/femelle

La théorie prédit que le mâle augmente son succès reproducteur en augmentant la quantité de ses descendants tandis que la femelle augmente son succès reproducteur en augmentant la qualité de ses descendants. Cette opposition entre quantité et qualité génère un conflit entre les sexes qui influe sur les stratégies spermatiques et, en particulier, sur la taille des spermatozoïdes. L'augmentation du nombre de descendants résulte, pour les mâles, de la multiplication de leurs accouplements avec des femelles différentes tandis que, pour augmenter la qualité des descendants, les femelles favorisent la compétition spermatique. Ceci permet d'expliquer la grande fréquence des accouplements multiples, même chez les femelles considérées jusque-là comme monogames. La femelle reçoit, lors d'un même cycle de reproduction, des éjaculats de mâles différents qui peuvent interagir entre eux (créant la compétition spermatique) et/ou avec le tractus reproducteur de la femelle (créant un "choix" cryptique). Le stockage et l'utilisation des gamètes issus de mâles différents se font de telle façon que la paternité de la progéniture n'est pas forcément celle attendue. Ces processus ont été révélés, entre autres, grâce aux techniques modernes d'analyse moléculaire. Depuis la prise en compte du rôle primordial de la femelle dans le contrôle de la paternité, plusieurs mécanismes cryptiques ont pu être mis en évidence. Ceux-ci peuvent intervenir à différents niveaux lors de la reproduction : 1) interruption de la copulation ; 2) modification du transport et du stockage des spermatozoïdes ; 3) altération de la fécondité des spermatozoïdes, ou tout simplement digestion des cellules sexuelles mâles ; 4) retard de l'ovulation ; et 5) avortement.

L'inégalité des spermatozoïdes face à la fécondation peut avoir deux origines distinctes : la première reflète l'existence d'anomalies de développement et la seconde relève d'une incompatibilité génétique avec le gamète de sexe opposé (par l'intermédiaire d'un cocktail de substances impliquées dans la reconnaissance biochimique). Il semble ainsi que différentes voies aient été sélectionnées durant l'évolution, qui affectent significativement le succès reproducteur. Le comportement, la morphologie et la physiologie de la femelle semblent dominer dans les processus de "choix spermatique" et les observations faites dans un grand nombre de groupes taxinomiques différents révèlent que ces processus sont bien la norme, plutôt que l'exception.

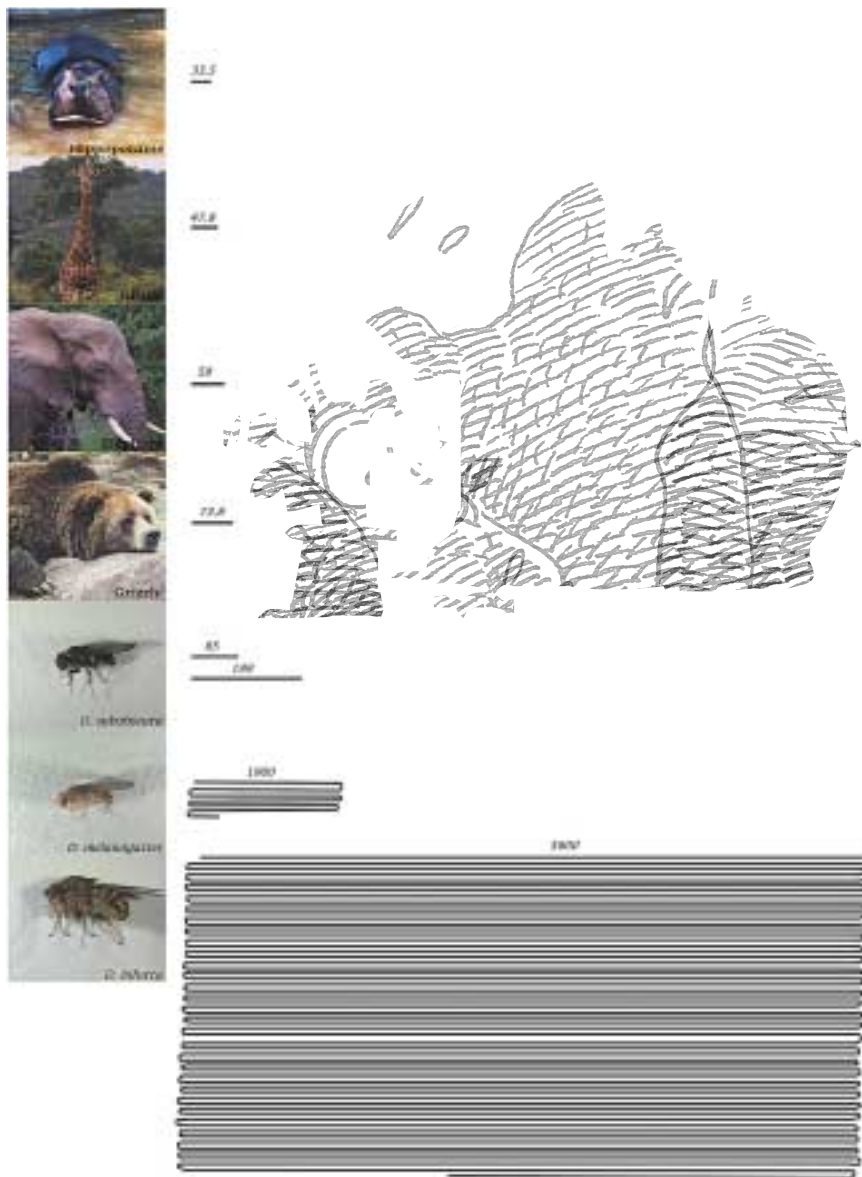
lorsque la compétition spermatique est intense ; les spermatozoïdes "sacrifiés" dans cette course à l'ovule n'auraient pas réellement besoin d'être fécondants. Cette dernière hypothèse est d'autant plus vraisemblable qu'une stratégie alternative, celle de l'hétéromorphisme spermatique consistant à produire des paraspermatozoïdes peu coûteux et non fécondants, souvent morphologiquement très différents des eu-spermatozoïdes fécondants, s'est effectivement développée dans un certain nombre de taxons (voir *Insectes* n° 75, 1989, pp. 2-5).

D'après nos recherches en labora-

toire, la voie du nombre n'est pas la seule possible pour gagner la compétition spermatique et l'augmentation de la longueur du spermatozoïde peut être tout aussi efficace. Dans ce cas, le succès reproducteur d'un mâle ne repose plus sur le nombre de spermatozoïdes qu'il est capable de transférer à la femelle mais sur la capacité de chacun d'eux à rester dans les voies de stockage de la femelle, quel que soit le nombre de compétiteurs, et réussir ainsi à féconder un ovocyte. Il en découle d'une part que le nombre de spermatozoïdes, lorsqu'ils sont géants, n'a pas besoin d'être significative-

Drosophila bifurca est principalement inféodée aux *Opuntia* des zones désertiques (désert de Chihuahua). - Cliché N. Luck





Comparaison des longueurs de spermatozoïdes chez diverses espèces animales. Les plus gros animaux de notre planète possèdent les spermatozoïdes les plus petits (de l'hippopotame au grizzly). A la même échelle, sont représentés les spermatozoïdes de différentes espèces de drosophiles (*D. subobscura* possède des spermatozoïdes courts et longs, ces derniers étant les seuls fécondants). Noter l'incroyable diversité de taille chez ces dernières, laquelle s'oppose à la grande uniformité observée chez les mammifères. - Clichés N. Luck

ment supérieur au nombre d'ovocytes à féconder, et d'autre part, chaque spermatozoïde géant doit être fécondant ce qui suppose un contrôle post-méiotique rigoureux. Ces hypothèses ont été testées *D. bifurca*, mentionnée précédemment. Les résultats montrent qu'en moyenne, 62 spermatozoïdes sont transférés lors d'un accouplement donnant naissance à 44 embryons environ. Ainsi seulement 1,4 spermatozoïde est nécessaire pour féconder un ovocyte, ce qui diffère considérablement des 106 spermatozoïdes nécessaires chez l'Homme, par exemple. Le

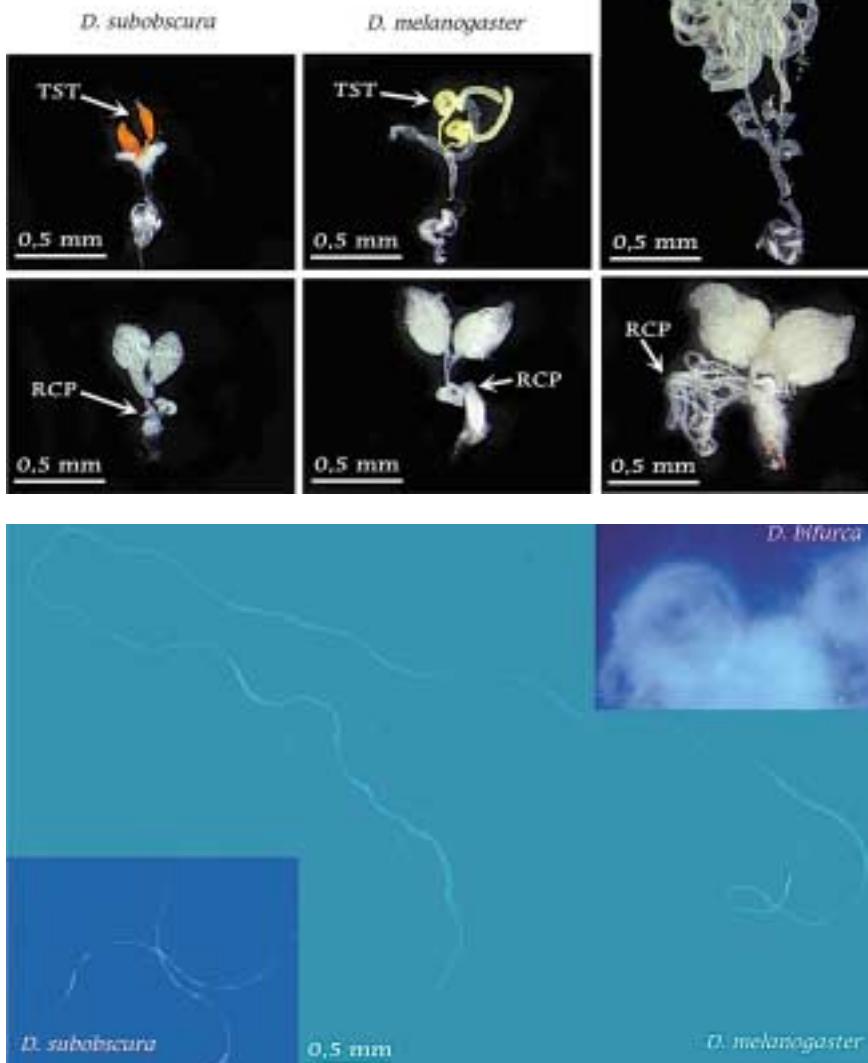
“gâchis” de spermatozoïdes est donc extrêmement limité. Afin de connaître le devenir de ces spermatozoïdes transférés en fonction du nombre d'accouplements de la femelle, nous avons tenté d'accoupler une femelle tout juste inséminée avec un second mâle sexuellement mature. Près de 80% d'entre elles ont refusé le réaccouplement tant que la ponte n'avait pas eu lieu. Ainsi, l'hypothèse de l'existence d'accouplements multiples pour sélectionner les meilleurs spermatozoïdes ne peut être retenue dans le cas du gigantisme spermatique.

■ LA PONTE EST DÉCLENCHÉE PAR LE STOCKAGE DES SPERMATOZOÏDES

En fait, le comportement de reproduction de la femelle de *D. bifurca* est tout à fait original. Contrairement à la plupart des autres Drosophilidés, la femelle ne commence pas à pondre quelques heures après la copulation (ce qui correspond d'ordinaire au temps nécessaire pour acheminer les spermatozoïdes dans les organes de stockage) mais seulement 5 jours plus tard. Puis elle pond en une seule fois (en quelques heures à peine) un nombre d'œufs (en moyenne 44) correspondant exactement au nombre d'ovocytes matures. À l'issue de cette salve de ponte, la femelle s'accouple à nouveau, immédiatement, et un nouveau cycle recommence. La reproduction de *D. bifurca* peut donc être qualifiée de cyclique.

À ce comportement étrange pour une drosophile (la plupart du temps la femelle est capable de pondre pendant plusieurs semaines à la suite d'un accouplement, comme chez *D. melanogaster* par exemple), nous proposons deux explications. La première correspond au délai d'incorporation de certaines substances du fluide séminal qui seraient transférées grâce au pelotonnage du spermatozoïde (expliqué dans un précédent article, *Insectes* n°97, 1995, pp. 27-28). Ces substances, dont on sait par ailleurs qu'elles ont un rôle sur la réceptivité sexuelle et la fécondité de la femelle, serviraient en plus ici à accélérer la dernière étape de maturation des ovocytes. Cette hypothèse s'appuie entre autres sur le fait que le délai de ponte augmente significativement (pour passer de 5 à 8 jours) si la femelle n'est pas inséminée. La deuxième explication concerne l'écologie de cette espèce. En effet, les sites de ponte favorables à *D. bifurca* (dans les *Opuntia*) sont éparpillés dans le milieu, ce qui forcent les adultes à effectuer des déplacements longs et hasardeux. Ainsi, la stratégie d'oviposition cyclique permettrait de maximiser la produc-

Comparaison des tractus reproducteurs des mâles (photo du haut), des femelles (photo du milieu) et des longueurs de spermatozoïde (photo du bas) de trois espèces de drosophiles. Les noyaux sont colorés ici en bleu par le DAPI, un intercalant de l'ADN; le spermatozoïde de *D. subobscura* est un long fécondant. Remarquez les variations corrélées des longueurs de testicules chez les mâles (TST) et des réceptacles séminaux ventraux chez les femelles (RCP) de *D. subobscura* à gauche, *D. melanogaster* au milieu et *D. bifurca* à droite. Chez cette dernière espèce, les organes reproducteurs remplissent au trois quarts la partie abdominale.



tion, dans un tel contexte de limitation de sites adéquats, en ne produisant des ovocytes matures (prêts à être fécondés) qu'après la copulation, qui a principalement lieu, chez les drosophiles, sur les sites de ponte.

LE GIGANTISME : UNE ARME IMPARABLE POUR ASSURER LA PATERNITÉ

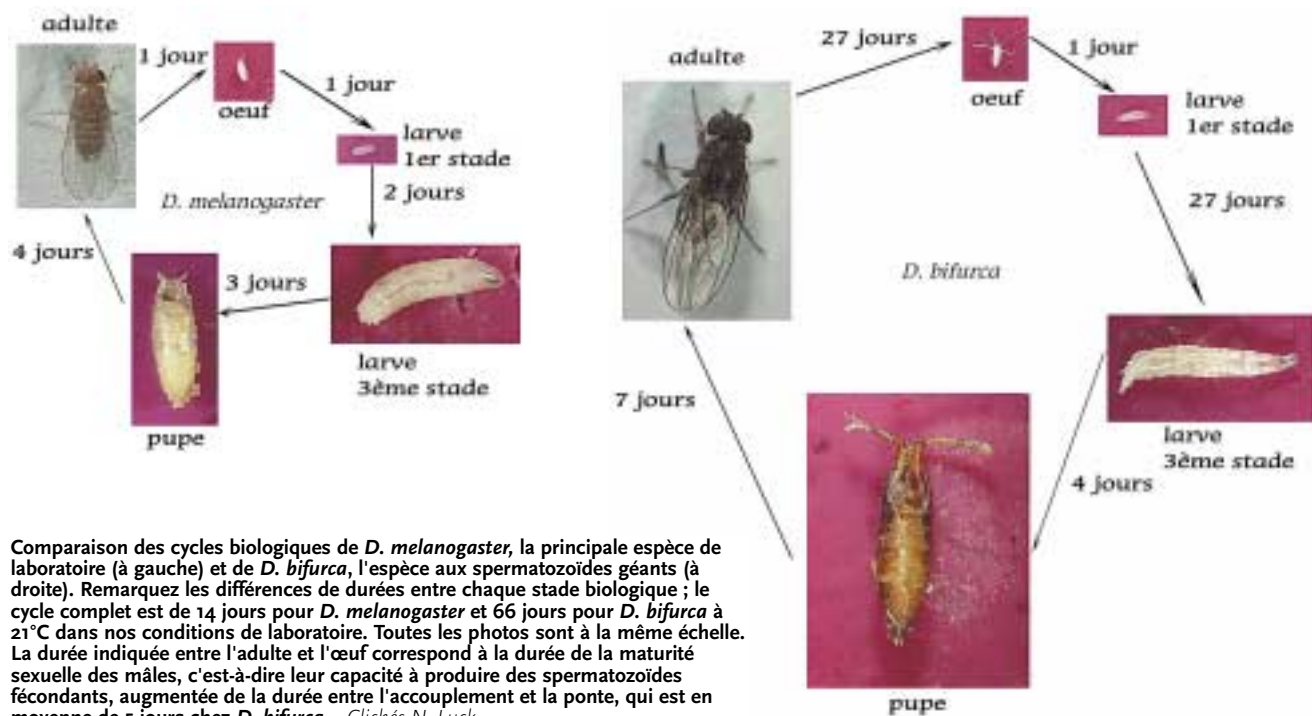
Chez les quelques espèces de drosophiles possédant également des spermatozoïdes géants, il avait été précédemment montré que la contribution de chaque mâle à la

descendance dépendait de son ordre d'accouplement (le premier ayant la majorité des descendants, le second un peu moins, etc.). Cette paternité décroissante en fonction de l'ordre d'accouplement des mâles est opposée à ce qui existe chez la plupart des autres espèces de Drosophilidés, mais aussi d'insectes, qui allouent au dernier mâle accouplé quasiment 80% de la descendance (c'est ce que l'on appelle la précedence des spermatozoïdes). Ici, les données obtenues sur *D. bifurca* permettent de conclure que le gigantisme des spermatozoïdes est

un moyen extrêmement efficace pour réduire au minimum la compétition spermatique puisque finalement la femelle ne se réaccouple que très peu, même lorsque son stock spermatique est insuffisant. Ainsi, chaque mâle a quasiment 100% de chance que tous ses spermatozoïdes fécondent un ovocyte, lui assurant un succès reproducteur extrêmement élevé.

Ces résultats plaident en faveur de l'hypothèse d'une évolution du gigantisme spermatique en réponse à la compétition spermatique, c'est-à-dire aux interactions entre mâles. Mais peut-il aussi être une réponse à l'éventuel contrôle post-copulatoire de la femelle défini comme étant le choix cryptique ? Il s'avère que si les substances du fluide séminal des mâles ne sont pas capables de déloger les spermatozoïdes précédemment stockés chez la femelle, celle-ci ne peut également le faire par des voies biochimiques équivalentes. Tout spermatozoïde stocké échapperait donc à un quelconque contrôle post-copulatoire à la fois de la part des mâles et de la part de la femelle. En revanche, on peut émettre l'hypothèse que la femelle est capable d'exercer un contrôle sur le processus de stockage des spermatozoïdes. En effet, de nombreuses femelles (plus de la moitié dans nos expériences) ne possèdent finalement aucun spermatozoïde dans les voies de stockage, et ce même après un réaccouplement, comme si la femelle était capable de rejeter en bloc l'ensemble de l'éjaculat. Ceci permettrait d'expliquer les 20% de réaccouplement des femelles inséminées qui, en fait, n'aurait pas stocké de spermatozoïdes lors du premier accouplement.

En conclusion, la femelle *D. bifurca* adapte sa physiologie au gigantisme spermatique en ayant une reproduction de type périodique, avec un cycle particulièrement court (5 jours) et une quantité de descendants à chaque cycle limité au nombre d'ova-



Comparaison des cycles biologiques de *D. melanogaster*, la principale espèce de laboratoire (à gauche) et de *D. bifurca*, l'espèce aux spermatozoïdes géants (à droite). Remarquez les différences de durées entre chaque stade biologique ; le cycle complet est de 14 jours pour *D. melanogaster* et 66 jours pour *D. bifurca* à 21°C dans nos conditions de laboratoire. Toutes les photos sont à la même échelle. La durée indiquée entre l'adulte et l'œuf correspond à la durée de la maturité sexuelle des mâles, c'est-à-dire leur capacité à produire des spermatozoïdes fécondants, augmentée de la durée entre l'accouplement et la ponte, qui est en moyenne de 5 jours chez *D. bifurca*. - Clichés N. Luck

rioles. Cette stratégie permettrait une optimisation du système de reproduction. Le contrôle de la femelle sur la paternité ne pourrait s'effectuer qu'avant le stockage des spermatozoïdes. Le gigantisme spermatique est donc probablement une réponse conjointe à la compétition entre mâles pour accéder aux ovocytes mais également au contrôle de la femelle pour empêcher l'élimination de certains spermatozoïdes au détriment d'autres. Dans le cas présent, la femelle n'aurait finalement d'autre choix que de rejeter l'ensemble de

Les auteurs

Dominique Joly, Béatrice Dejonghe et Nathalie Luck
CNRS – UPR 9034, Laboratoire Populations, Génétiques et Evolution
Avenue de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex
Tél: 01 69 82 37 34,
Fax: 01 69 07 04 21,
joly@pge.cnrs-gif.fr

Pour en savoir plus...

- Birkhead, T.R. & A.P. Møller (Eds.). 1998. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, San Diego, 826 p.
- Eberhard, W.G. 1996. *Sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 502 p.
- Joly, D. 2001. *Conflit sexuel et stratégies spermatiques*. HDR, Université Paris XI, 78 p.
- Knobil, E. & J.D. Neill. 1998. *Encyclopedia of reproduction*, Academic Press, San Diego, 4 v.
- Smith, R.L. 1984. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, Academic Press, Inc., Orlando, 687 p.