

Diversité morphologique et fonctionnelle des spermatozoïdes chez les drosophiles

Dominique Joly, Nathalie Luck et Béatrice Dejonghe

Laboratoire Evolution, Génomes et Spéciation, CNRS – UPR 9034, bâtiment 13, Avenue de la Terrasse, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex, et Université Paris-Sud 11, 91405 Orsay Cedex, France

Auteur correspondant : Dominique Joly, Dominique.Joly@legs.cnrs-gif.fr

Reçu le 6 septembre 2007

Résumé – Contrairement au modèle mammifère où les mâles produisent un grand nombre de tout petits spermatozoïdes, certaines espèces d'invertébrés, et notamment les drosophiles, développent des stratégies spermatiques très différentes. Bousculant les règles de l'anisogamie, c'est-à-dire la différence de taille et de nombre entre gamètes mâles et femelles, les drosophiles s'illustrent par le gigantisme de leurs spermatozoïdes. Les adaptations anatomiques, physiologiques et cytologiques liées à ce gigantisme spermatique concernent une évolution corrélée des tractus reproducteurs mâles et femelles, l'évolution d'une nouvelle structure entre le testicule et la vésicule séminale, *i.e.* le *roller*, ainsi qu'un pelotonnement des spermatozoïdes en boulets. La diversification des stratégies spermatiques est étudiée dans le cadre des processus de sélection sexuelle qui ont lieu dans les voies génitales de la femelle, une fois l'accouplement achevé. Ces processus à l'origine de biais de paternité proviennent soit d'interactions entre spermatozoïdes issus de mâles rivaux, soit d'interactions entre spermatozoïdes et environnement femelle. Chez les drosophiles, l'allongement de la taille des spermatozoïdes ne confère pas un meilleur succès reproducteur aux mâles, quelle que soit la taille relative de leurs spermatozoïdes. L'évolution vers le gigantisme spermatique ne semble donc pas répondre à des processus de sélection entre spermatozoïdes issus de mâles rivaux, comme cela a pu être montré chez un certain nombre de vertébrés. Des hypothèses alternatives d'interactions sexuelles entre spermatozoïdes et environnement femelle sont donc actuellement privilégiées, notamment le rôle de la taille du spermatozoïde sur la physiologie reproductive de la femelle, interactions susceptibles d'augmenter l'assurance de paternité du mâle. L'adéquation entre spermatozoïdes et organes de stockage femelle semble également être déterminante pour l'utilisation des spermatozoïdes. Le rôle de la taille du spermatozoïde dans les conflits mâle-femelle est brièvement discuté.

Mots clés : Systèmes spermatiques / drosophile, gigantisme spermatique / tractus reproducteur / sélection sexuelle

Abstract – Functional and morphological diversity of sperm in *Drosophila*.

Unlike mammals, where the males produce huge quantities of tiny spermatozoa, insects, and *Drosophila* in particular, exhibit a wide range of reproductive strategies. Sperm gigantism in *Drosophila* deviates from the rules that normally govern anisogamy, *i.e.* differences in the size and quantity of male and female gametes. Sperm gigantism has driven anatomical, physiological and cytological adaptations that affect the correlated evolution of the male and female reproductive systems, and has led to the evolution of a new structure, the roller, located between the testis and the seminal vesicle, and to sperm coiling to form pellets. The diversification of sperm strategy is investigated in the light of sexual selection processes that occur in the female genital tract after copulation. These processes, which bias paternity, result from interactions either between spermatozoa from different males, or between the spermatozoa and the environment within the female reproductive tract. In *Drosophila*, increased sperm

size does not confer any reproductive advantage on the male. The evolution of sperm gigantism does not seem to be attributable to competition between spermatozoa from different males, as has been shown to occur in some vertebrate species. Alternative mechanisms, such as interactions between spermatozoa and the female reproductive system, are therefore currently viewed as being more likely explanations. In particular, the impact of sperm size on female reproductive physiology is being investigated to find out whether having large spermatozoa increases the likelihood of male reproductive success. Correlated adaptations of the spermatozoa and female storage organs also seem to be a major factor in determining sperm success, and their role in male-female conflicts is discussed briefly.

Key words: Sperm systems / *Drosophila*, sperm gigantism / reproductive tract / sexual selection

Introduction

La reproduction est le résultat d'un processus égoïste où mâles et femelles développent des adaptations comportementales, morphologiques et physiologiques pour contrôler la paternité (Birkhead, 2000; Birkhead & Møller, 1998; Eberhard, 1996). Parfois, les intérêts de chaque sexe coïncident, créant l'illusion d'une coopération, mais souvent chaque individu joue pour son propre compte. Le mâle tente de produire le plus grand nombre de descendants (en inséminant le plus grand nombre de femelles) tandis que la femelle essaie de produire des descendants de meilleure qualité en s'accouplant avec plusieurs partenaires. Cette différence de stratégies entre les sexes se traduit par un conflit sexuel qui induit des biais d'utilisation des spermatozoïdes (Arnqvist & Rowe, 2005; Chapman *et al.*, 2003; Parker, 1979). Les travaux pionniers de Parker (1970, 1979, 1972) ont ainsi suggéré l'idée qu'une grande part de la sélection sexuelle survient après l'accouplement, les descendants n'étant pas produits proportionnellement au nombre de spermatozoïdes transmis. De plus, grâce aux outils de la biologie moléculaire, les études de paternité ont révélé un degré d'inséminations multiples des femelles très élevé, même chez les espèces considérées jusqu'alors comme monoandres, et ceci, indépendamment de toute augmentation de productivité (Birkhead & Møller, 1998; Smith, 1984). Des éjaculats de mâles différents interagissent alors directement ou indirectement créant des conditions propices à des mécanismes de compétition spermatique (c'est-à-dire de compétition entre spermatozoïdes de plusieurs mâles pour la fécondation des ovules/ovocytes d'une femelle). Longtemps cette compétition a été considérée comme étant strictement régie par les conflits entre mâles. Mais, ce n'est que récemment qu'il a été montré que les femelles pouvaient discriminer entre différentes catégories de spermatozoïdes et sélectionner certains au détriment d'autres par des mécanismes de choix cryptique (Eberhard, 1996).

L'utilisation d'organismes modèles comme la drosophile est particulièrement propice à l'étude de la

variabilité intra- et interspécifique du succès reproducteur du fait : (1) de l'extraordinaire diversité des systèmes spermatiques, (2) de la présence d'organes de stockage des spermatozoïdes chez la femelle, et (3) de la polyandrie susceptible d'engendrer un chevauchement spatial et temporel des éjaculats de mâles différents. Le spermatozoïde devient dans ce contexte un facteur clé du succès reproducteur, par ses capacités compétitives et sa compatibilité avec l'environnement femelle. Dans cet article, seront tout d'abord présentées les particularités des systèmes spermatiques des drosophiles, en développant principalement celles ayant trait au gigantisme des spermatozoïdes. Les évolutions corrélées des organes de reproduction mâle et femelle, l'apparition de nouvelles structures liées à de nouvelles fonctions, ainsi que les implications physiologiques qui en découlent seront également présentées. Finalement, les relations entre longueur du spermatozoïde et assurance de paternité seront discutées dans le cadre des théories de sélection sexuelle. Quelques hypothèses alternatives sur la nature des interactions post-copulatoires entre spermatozoïdes et environnement femelle seront enfin abordées dans une perspective évolutive.

Diversité des longueurs de spermatozoïdes et stratégies spermatiques

La structure générale du spermatozoïde varie très peu d'une espèce de drosophile à l'autre contrairement à la longueur du flagelle qui, elle, montre un accroissement de taille d'un facteur 1200 (Figure 1). Cette variabilité est au moins aussi grande que celle rencontrée chez les autres insectes, et largement supérieure à celle du reste du règne animal. De ce point de vue, les spermatozoïdes des vertébrés sont les plus homogènes. Les drosophiles détiennent ainsi à la fois le record de diversité, mais également le record de longueur avec le spermatozoïde le plus long, jamais mesuré dans le règne animal, *i.e.* 58 mm (Joly *et al.*, 1995; Pitnick *et al.*, 1995) et qui correspond à celui de *D. bifurca*, espèce

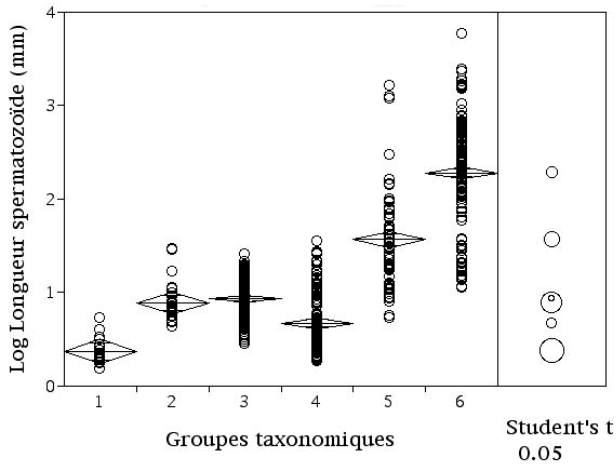


Fig. 1. Longueur des spermatozoïdes (en log) chez 730 espèces animales classées par groupes taxonomiques, représentant pour les Drosophilidae 11 genres, 5 sous-genres, et 25 groupes. La ligne horizontale indique la moyenne pour chaque groupe, et le losange l'intervalle de confiance. Celui-ci correspond aux cercles du panel de droite qui indiquent des différences significatives pour ceux qui ne se chevauchent pas. Axe des abscisses : 1 = poissons ; 2 = oiseaux ; 3 = mammifères, 4 = autres vertébrés ; 5 = insectes sauf drosophiles ; 6 = drosophiles.

cactophile d'Amérique centrale (Figure 1). Ce spermatozoïde géant est environ 15 fois plus grand que la taille du corps de l'animal qui le produit, ce qui, toutes proportions gardées, représenterait chez l'Homme un spermatozoïde de 35 mètres (Bressac *et al.*, 1995). Le spermatozoïde le plus petit mesuré est celui de *D. pseudoobscura* avec ses 0,056 mm de long (Joly & Lachaise, 1994), ce qui correspond à peu près à la longueur du spermatozoïde humain. Entre ces deux extrêmes, tous les intermédiaires existent (Figure 2).

La reproduction sexuée est normalement régie par les règles de l'anisogamie qui traduit la disproportion de taille des gamètes et le déséquilibre de leur nombre. La théorie de l'anisogamie suggère que la fécondation résulte de la fusion d'un gamète volumineux capable d'assurer les premières phases embryonnaires de développement avec un gamète réduit à sa plus simple expression cytoplasmique, simple véhicule à génome. En réalité, cette règle est bafouée chez les drosophiles, notamment par l'existence du gigantisme spermatique qui rend caduque l'anisogamie de forme et de nombre : les mâles produisent en effet un très petit nombre de très grands spermatozoïdes (Bressac *et al.*, 1994; Luck *et al.*, 2007). Loin d'être une anecdote évolutive, ce gigantisme spermatique pourrait être considéré comme évolutivement stable puisque plus de la moitié des espèces de drosophiles étudiées jusqu'à présent produisent un spermatozoïde plus long que l'animal lui-même. La question de la significa-

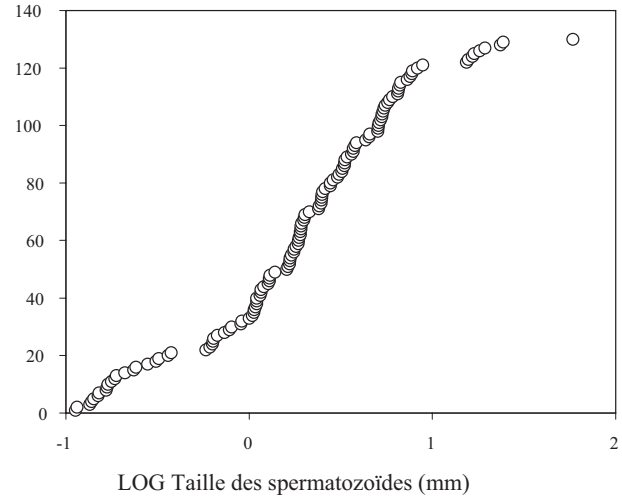


Fig. 2. Longueur des spermatozoïdes (en log) chez 130 espèces classées par ordre de rang, représentant 11 genres, 5 sous-genres, et 25 groupes de Drosophilidae.

tion évolutive de cette extraordinaire diversité de taille des gamètes mâles est un des grands paradoxes de l'évolution du sexe. Il est principalement analysé dans le cadre de la théorie de la sélection sexuelle.

Les drosophiles concentrent en plus du gigantisme spermatique deux autres types de stratégies que l'on retrouve ailleurs dans le règne animal : (1) le nanisme, qui consiste en la production d'un très grand nombre de tout petits spermatozoïdes et qui correspond à la stratégie de la plupart des vertébrés, et (2) l'hétéromorphisme, aussi appelé « polymégalie » au début du siècle (Beatty & Sidhu, 1970; Bowen, 1922), qui correspond à la production de deux (ou plusieurs) types de spermatozoïdes, l'un étant fertile et l'autre stérile. Cette stratégie est connue dans des taxons très variés : myriapodes, mollusques, annélides, nématodes, crustacés, plathyhelminthes, et échinodermes pour les plus fréquents, ainsi que quelques poissons pour les vertébrés (Matzke-Karasz, 2005; Till-Bottraud *et al.*, 2005). Il concerne principalement chez les insectes (Swallow & Wilkinson, 2002) les lépidoptères, de rares hyménoptères et certaines espèces de drosophiles (Joly & Lachaise, 1994). Ces dernières se distinguent cependant par l'absence de spécialisation structurale du spermatozoïde, comme le défaut de matériel nucléaire, qui conduirait, de fait, à une fonction autre que celle dédiée à la fécondation. Seule la taille du flagelle et, chez certaines espèces, quelques caractères de position du noyau, distinguent les deux types spermatiques. Bien que possédant tous les caractères permettant de prédire qu'ils puissent être compétents pour la fécondation, *i.e.* au niveau de l'ultrastructure, du contenu en ADN, des protéines nucléaires, ou du stockage dans les organes femelles (Hauschteck-Jungen & Rutz, 1983; Pasini

et al., 1996), seuls les spermatozoïdes longs sont retrouvés dans les œufs fécondés (Bressac & Hauschteck-Jungen, 1996; Snook & Karr, 1998). Très restreint chez les drosophiles, l'hétéromorphisme spermatique concerne seulement deux groupes taxonomiques pour lesquels la taille des spermatozoïdes est en valeur absolue relativement faible. Il s'agit de l'ensemble des espèces du groupe *obscura* (Joly & Lachaise, 1994; Joly *et al.*, 1989), et de deux espèces du sous-groupe *melanogaster*, regroupées dans le complexe *yakuba* (Lachaise *et al.*, 2004). La signification adaptative de la production de spermatozoïdes non-fertiles n'est, en général, pas encore bien comprise bien qu'elle ait été étudiée sur différents groupes taxonomiques. Les hypothèses avancées, liées notamment à la sélection sexuelle, ne sont à ce jour pas soutenues de façon non-équivoque dans l'ensemble des groupes. L'augmentation dans l'éjaculat du ratio de spermatozoïdes non-fertiles semble positivement corrélée à celle de la période réfractaire à un accouplement, chez les lépidoptères par exemple (Wedell, 2005), mais pas chez les drosophiles (Snook, 1998). De plus, d'autres hypothèses de sélection sexuelle testées chez les drosophiles ne semblent pas non plus être validées; on pourra citer notamment celles liées au don nuptial ou au don paternel directement à l'embryon, à l'utilisation des spermatozoïdes courts comme leurres pour augmenter la période réfractaire à un accouplement de la femelle, à leur variation en fonction de l'intensité de la compétition spermatique, ou à leur rôle pour neutraliser les effets spermicides des voies femelles chez les drosophiles (Holman & Snook, 2006; Snook, 1998, 2005). Il n'est cependant pas impossible que les différentes fonctions puissent jouer de concert, mais ceci n'a pas été envisagé dans les études expérimentales jusqu'à présent (Cook & Gage, 1995; Oppliger *et al.*, 1998; Snook, 1998; Wedell & Cook, 1999). Par ailleurs, cette possibilité augmenterait les difficultés à discriminer les effets de l'histoire reproductive des femelles de ceux liés à l'intensité de la compétition spermatique sur les variations qualitatives et quantitatives de l'éjaculat.

Bien que les résultats à ce jour ne permettent pas de trancher en faveur de l'une ou l'autre hypothèse dans le cas des drosophiles, d'autres éléments morphologiques et/ou biochimiques doivent également être considérés afin de mieux comprendre l'incapacité des spermatozoïdes courts à féconder les ovocytes chez les espèces hétéromorphes. Deux scénarios principaux ont été avancés. Le premier concerne l'impossibilité de franchissement du micropyle de l'ovocyte par le spermatozoïde, le noyau des gamètes courts étant plus large que celui des gamètes longs (Pasini *et al.*, 1996). Le second concerne une incompatibilité des protéines de reconnaissance entre spermatozoïdes et ovocytes (Perotti *et al.*, 2001). Ces protéines, présentes

à la surface de l'œuf, permettent une adhésion des spermatozoïdes à l'ovocyte grâce à des récepteurs spécifiques, ce qui, par la suite, déclenche une cascade d'évènements qui assureront la fécondation par la fusion des contenus nucléaires des deux types de gamètes. Il en existe un grand nombre que l'on retrouve dans l'ensemble des organismes du monde vivant ayant une reproduction sexuée (Swanson & Vacquier, 2002; Swanson *et al.*, 2001). Ce sont principalement des carbohydrates, lesquels constituent une part importante des glycoprotéines localisées dans les membranes biologiques. Avec les lectines qui sont des protéines d'agglutination, des glucosaminidases ont été mises en évidence chez *D. melanogaster*, au niveau de la tête et de l'extrémité du flagelle des spermatozoïdes (Perotti & Riva, 1988). La modification ou l'absence de ces protéines de reconnaissance pourraient donc provoquer des défauts d'adhésion du spermatozoïde sur l'ovocyte et être ainsi impliquées dans l'infertilité des spermatozoïdes courts des espèces hétéromorphes.

Évolution corrélée des caractères liés au gigantisme spermatique

Les adaptations anatomiques, physiologiques et cyto- logiques associées à la production de spermatozoïdes de taille exagérée n'ont été que très peu étudiées (Dybas & Dybas, 1981; Matzke-Karasz, 2005). Elles sont pourtant diverses, et touchent non seulement la physiologie de la reproduction mais également les traits d'histoire de vie des individus. Chez les drosophiles, cela induit des dynamiques de populations très différentes selon le système spermatique spécifique.

Nous nous sommes dans un premier temps intéressés à l'évolution morphologique de l'appareil reproducteur mâle et femelle en relation avec l'augmentation de taille des spermatozoïdes. En effet, le plan d'organisation des organes reproducteurs de ces insectes est extrêmement simple et très conservé d'une espèce à l'autre (Davey, 1985). Toutefois, le développement des spermatogonies au cours de la spermatogenèse est physiologiquement contraint de façon linéaire dans le testicule (Lindsley & Tokuyasu, 1980) de telle sorte que l'élongation de ce dernier semble être un pré-requis indispensable pour produire des spermatozoïdes matures fertiles (Cooper, 1950; de Cuevas *et al.*, 1997; Fuller, 1993). Cette hypothèse est corroborée par les données de la Figure 3A qui montrent une forte corrélation positive entre spermatozoïdes et testicules. Réciproquement, les modalités de transfert et d'utilisation des spermatozoïdes dans les voies femelles deviennent également cruciales lorsque le flagelle est jusqu'à 15 fois plus long que le corps de la drosophile. Seul le réceptacle

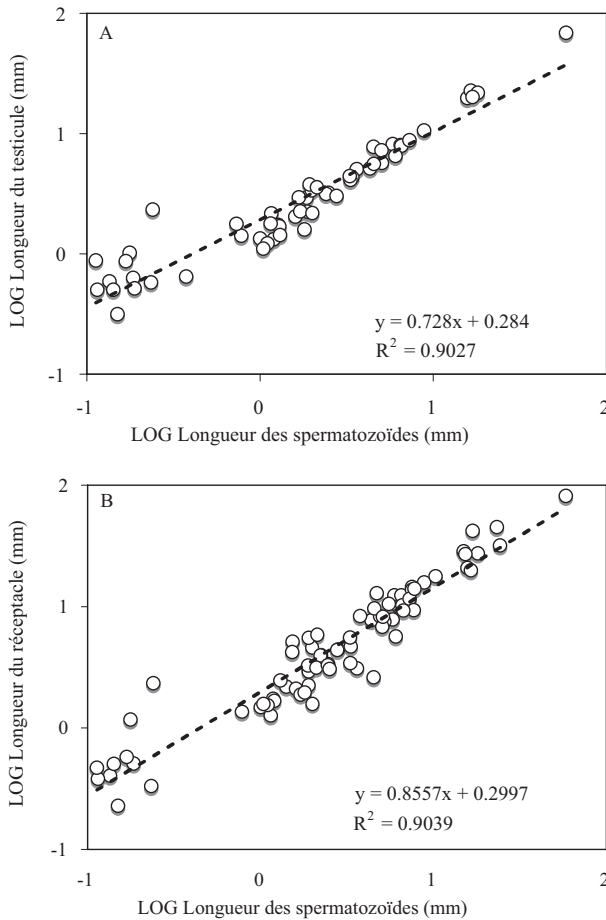


Fig. 3. Corrélation entre longueur des spermatozoïdes et longueur du testicule (A, $n = 56$ espèces), et longueur du réceptacle séminal de la femelle (B, $n = 76$).

séminal ventral, qui est l'organe de stockage impair chez les drosophiles, subit, comme le testicule, un développement corrélé de sa taille (Figure 3B). Les spermatozoïdes, au nombre de deux, ne sont, elles, pas fondamentalement modifiées sauf lorsque le réceptacle séminal devient non fonctionnel, ce qui est le cas chez de très rares espèces comme celles du groupe *nannopectera*, ou du complexe *hydei* (Pitnick *et al.*, 1999). Il semble que le déterminisme génétique de la taille des testicules soit contrôlé par de nombreux loci répartis sur l'ensemble du génome avec des interactions épistatiques notamment au niveau des autosomes (Joly *et al.*, 1997). Une étude équivalente a montré des effets chromosomiques similaires chez la femelle pour la variation de taille des organes de stockage (Miller *et al.*, 2003), mais la question de l'implication des mêmes gènes pour les deux types d'organes reste entière.

Si l'investissement énergétique alloué à la reproduction est significativement corrélé à la masse ou

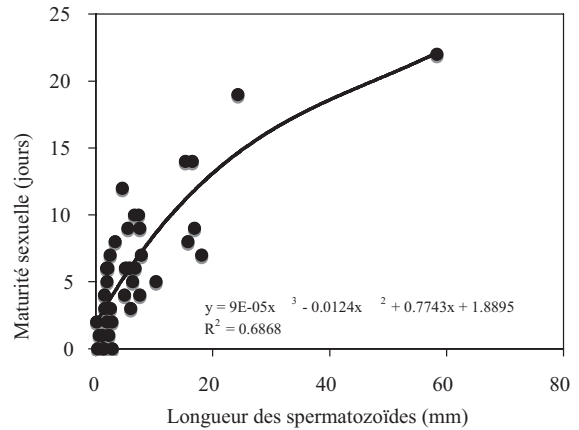


Fig. 4. Corrélation entre longueur des spermatozoïdes et maturité sexuelle des mâles chez 42 espèces de drosophiles.

au volume des tractus reproducteurs, alors on peut penser que l'investissement dans la fonction mâle chez les espèces à spermatozoïdes géants est considérable. En effet, chez les espèces du groupe *repleta*, le testicule occupe la quasi-totalité de l'abdomen (Joly *et al.*, 2008). De plus, leur cycle biologique est notablement augmenté, même lorsque les individus sont élevés à des températures standard variant entre 20 et 25 °C. Ainsi, ne faut-il que 11 jours pour un développement complet d'un adulte chez *D. melanogaster* à 21 °C contre 66 jours chez *D. bifurca* (Joly *et al.*, 2003). Une des causes principales de cette variation réside dans l'acquisition de la maturité sexuelle qui est notablement différée et peut atteindre 22 jours chez *D. bifurca* dans nos conditions de laboratoire, ce qui est considérable pour une drosophile (Figure 4; Joly *et al.*, 1995). Cette augmentation du temps de développement s'explique en partie par le temps nécessaire à la production des gamètes, ce qui corrobore l'hypothèse d'un investissement énergétique d'autant plus important que le spermatozoïde est long. La Figure 5 montre une augmentation très rapide de l'apparition de spermatozoïdes matures dans les organes de stockage du mâle que sont les vésicules séminales. Cette augmentation est suivie d'un plateau. L'ajustement à une sigmoïde tendrait à suggérer que la capacité d'accumulation des gamètes dans les vésicules séminales puisse être régulé par un mécanisme de ralentissement de la spermatogenèse. L'hypothèse d'un tel mécanisme serait intéressante à analyser notamment en fonction du taux d'accouplement des espèces.

Une machine à pelotonner les spermatozoïdes

La question du transfert à la femelle de spermatozoïdes plusieurs fois plus longs que le corps de

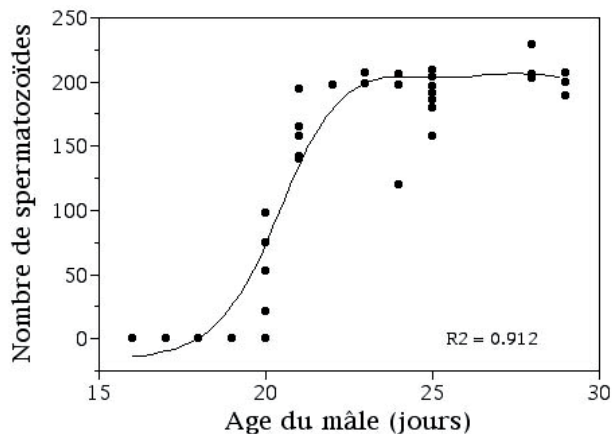


Fig. 5. Production de spermatozoïdes par les mâles de *D. bifurca* en fonction du temps. Chaque point correspond à un individu. L'ajustement logistique montre un pallier obtenu à partir du 22^e jour dans nos conditions de laboratoire (d'après Méry & Joly, 2003).

l'animal n'est pas sans contrainte sur la physiologie de la reproduction. Bien que les structures des appareils reproducteurs mâle et femelle fassent l'objet de descriptions minutieuses pour l'identification et la détermination des espèces (Patterson, 1943), l'observation d'organes internes particuliers en relation avec le gigantisme spermatique n'avait finalement pas retenu autant l'attention que celle concentrée sur l'élaboration de caractères sexuels secondaires externes comme les bois des cerfs ou la queue du paon (Andersson, 1994). Pourtant un certain nombre d'hypothèses suggèrent des mécanismes similaires pour la sélection des gamètes d'une part et pour la sélection des partenaires sexuels d'autre part (Miller & Pitnick, 2002). Les spermatozoïdes géants seraient l'équivalent cellulaire de la queue du paon. Ils auraient évolué en réponse au biais de paternité produits par les femelles au profit de mâles ayant les spermatozoïdes les plus longs. Sans rentrer ici dans le débat actuel du rôle de la sélection sexuelle sur l'évolution du gigantisme spermatique, il n'en demeure pas moins que les aspects fonctionnels ont longtemps été ignorés des biologistes de la reproduction.

En examinant de plus près les aspects anatomiques liés au gigantisme spermatique des drosophiles, une nouvelle structure, le *roller*, intermédiaire entre le testicule et la vésicule séminale a été mise en évidence (Figure 6) (Joly *et al.*, 2008; Joly *et al.*, 2003). Le *roller* correspond en fait au très court (80 μm) canal testiculaire décrit chez *D. melanogaster* (Demerec, 1950). De forme spiralée, il peut atteindre jusqu'à 1,6 mm, et est intimement lové à l'intérieur des boucles que fait le testicule en s'enroulant autour de lui. C'est sans doute pourquoi il a longtemps échappé aux observations des taxonomistes. La longueur du *roller* ainsi que

le nombre de spires qu'il développe sont étroitement corrélés à la taille des spermatozoïdes (Joly *et al.*, 2008).

Le nom de *roller* (Joly *et al.*, 2003) provient du fait qu'il semble être impliqué dans l'individualisation et l'emballage des spermatozoïdes sous forme de boulets spermatiques que l'on retrouve en chapelets dans la vésicule séminale. Cas unique dans le monde vivant, plus les spermatozoïdes sont longs et plus ils sont démêlés les uns des autres et enroulés sur eux-mêmes (Joly *et al.*, 2008). Ainsi le contenu des vésicules séminales est divisé en masses distinctes, chacune d'elles étant constituées d'un nombre de plus en plus restreint de spermatozoïdes (Figure 6). La situation la plus extrême est obtenue chez *D. bifurca* pour laquelle les boulets spermatiques ne contiennent qu'un seul et unique spermatozoïde. Ce processus qui intervient après la spermiogenèse est indépendant et additionnel au processus d'enroulement des faisceaux de spermatides qui a lieu à la base du testicule, avant la libération de cellules germinales arrivées à maturité (Tokuyasu *et al.*, 1972).

Une étude anatomique et ultrastructurale permet de distinguer très nettement le *roller* du testicule en amont et de la vésicule séminale en aval (Joly *et al.*, 2003). Il possède une lumière centrale dont la paroi interne est tapissée de microvillosités et un épithélium constitué d'une dizaine de cellules tubulaires. Un certain nombre de caractéristiques cytologiques suggèrent que le *roller* puisse provoquer des échanges osmotiques. Les nombreuses microvillosités, les fortes invaginations basales de la membrane ainsi qu'une grande densité de jonctions *septae* augmentent significativement la surface d'échange des cellules, situation susceptible de créer des différences de pression osmotique. Toutes ces caractéristiques cytologiques suggèrent que le *roller* puisse être un épithélium de transport. On sait qu'un tel environnement provoque chez les spermatozoïdes de vertébrés un hyperenroulement du flagelle (Meyers, 2005), lequel pourrait être impliqué ici dans la formation des boulets spermatiques.

Associé à la structure tubulaire de la vésicule séminale, ces adaptations favoriseraient le contrôle de la quantité de spermatozoïdes délivrés par le mâle à la femelle lors de la copulation. L'évolution morphologique et structurale de l'appareil reproducteur, par le développement du *roller*, la forme tubulaire de la vésicule séminale, et la constitution de boulets spermatiques pourrait permettre aux mâles de contrôler la quantité de spermatozoïdes délivrés à la femelle au moment de l'accouplement. Ce processus a été qualifié « d'effet sarbacane » puisque chaque spermatozoïde est délivré un à un. Le développement des tractus reproducteurs, en relation avec le gigantisme spermatique, pourrait donc correspondre à une

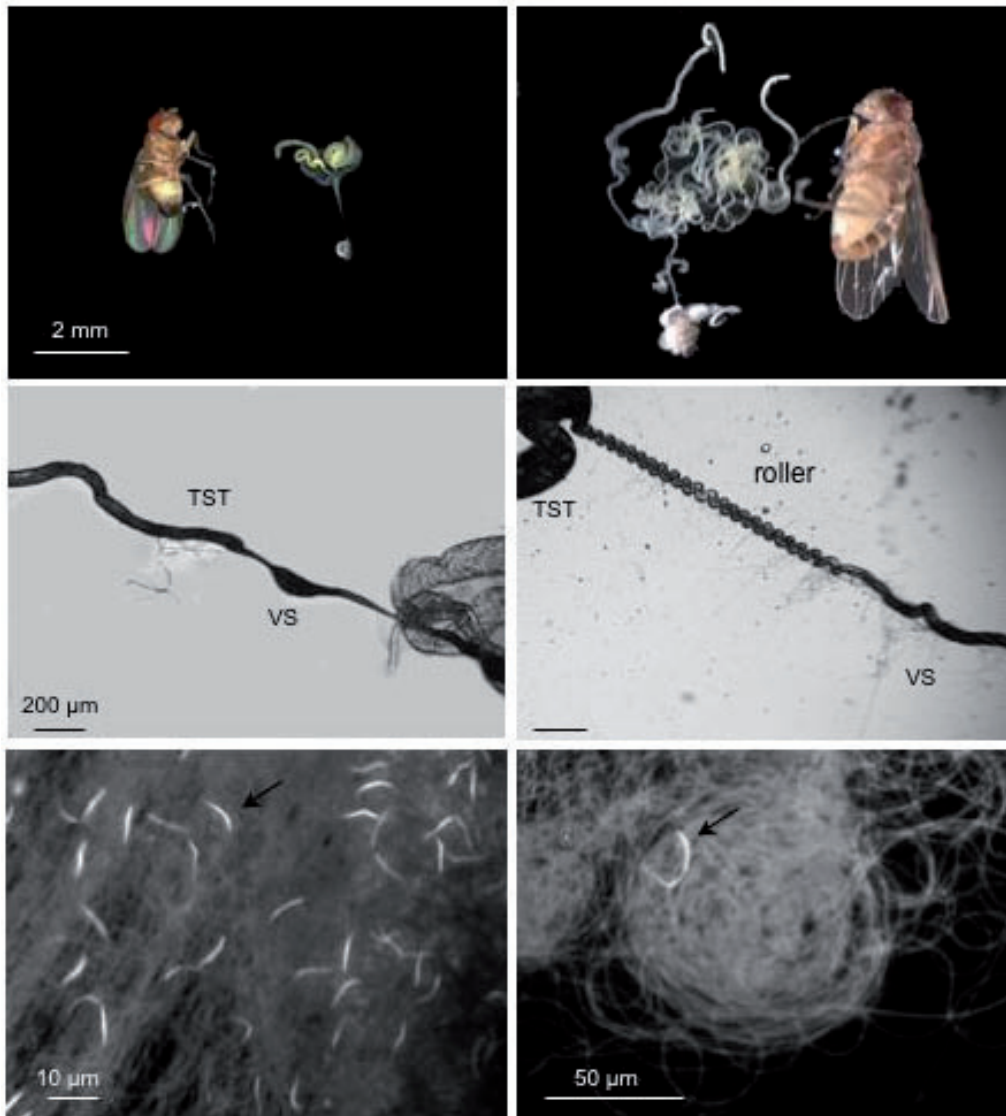


Fig. 6. Analyse comparative des différentes parties du système de reproduction chez *D. melanogaster* à gauche et *D. bifurca* à droite. En haut : tractus reproducteurs mâles photographiés à la même échelle ; au milieu : jonction entre le testicule (TST) et la vésicule séminale (VS) montrant l'existence d'un roller chez *D. bifurca* ; en bas : masses spermatiques issues des vésicules séminales contenant plusieurs dizaines de noyaux de spermatozoïdes après coloration au Dapi (flèche) chez *D. melanogaster* et un seul chez *D. bifurca*.

stratégie des mâles pour augmenter l'assurance individuelle de paternité de chaque spermatozoïde.

Gigantisme spermatique et sélection sexuelle

Les études expérimentales montrent une variation du succès reproducteur en fonction de la taille des spermatozoïdes. Cependant, les données ne sont pas si claires puisque, selon les groupes taxonomiques, cette

relation peut être positive, négative ou sans effet significatif. Chez les drosophiles, 80 % de la descendance est en général issue du dernier mâle accouplé. Cependant les mécanismes qui prévalent à ce succès reproducteur sont variables, à la fois d'une espèce à l'autre mais également d'un individu à l'autre. Parmi eux, ont été identifiés des mécanismes d'incapacitation et de déplacement des spermatozoïdes du premier mâle par le fluide séminal du second (Civetta, 1999 ; Price *et al.*, 1999). Cependant l'effet de la variation de taille des spermatozoïdes sur ces mécanismes n'a été que

très peu étudié. Pour répondre à cette question, le succès reproducteur de lignées différentes par la taille des spermatozoïdes a été étudié chez deux espèces ayant des stratégies spermatiques contrastées (*D. melanogaster*, spermatozoïdes de ~ 2 mm et *D. bifurca*, spermatozoïdes de ~ 6 cm). Les résultats ne montrent aucun effet significatif des lignées sur le succès reproducteur, quelle que soit l'espèce considérée (Luck *et al.*, 2007). En revanche, le dernier mâle accouplé est systématiquement avantage, indépendamment de la variation de taille des spermatozoïdes. Le rôle de la morphologie du gamète mâle dans les interactions entre mâles chez les drosophiles semble donc répondre à d'autres contraintes sélectives.

Deux hypothèses alternatives sont actuellement à l'étude. La première concerne la possibilité d'adhésion de certaines substances du fluide séminal (Acp70A) qui seraient transportées par le spermatozoïde le long du flagelle et seraient ensuite libérées au cours du temps dans les voies femelles (Kubli, 2003). Ces substances, notamment le *sex-peptide*, agissent sur la physiologie reproductive de la femelle en augmentant la période réfractaire à un accouplement et en augmentant la ponte. La persistance de ces effets dans le temps dépend du stockage des spermatozoïdes (Liu & Kubli, 2003). Une augmentation de taille des spermatozoïdes favorisait donc un transfert plus important de substances mâles à la femelle. Un certain nombre de données liées au gigantisme spermatique, comme la présence, dans les boulets spermatiques de grandes quantités de substances non encore identifiées (Joly *et al.*, 2003), ou encore le faible taux de réaccouplement dans le cas de *D. bifurca* (Luck *et al.*, 2007) corroboreraient cette hypothèse. Les protéines du fluide séminal évoluant plus rapidement que d'autres, leur implication dans l'isolement reproducteur entre espèces en font des candidats privilégiés pour examiner les pressions de sélection associées aux fonctions reproductives (Mueller *et al.*, 2005). Identifiées dans des taxons très variés, incluant l'Homme, la détermination de leur rôle au niveau des mécanismes post-copulatoires apportera un éclairage nouveau sur les interactions entre sexes.

La deuxième hypothèse concerne la possibilité d'interactions entre spermatozoïdes et morphologie femelle. En effet, Miller et Pinick (2002) ont montré expérimentalement que le succès du mâle pour la production de descendants était déterminé par l'adéquation entre longueur des spermatozoïdes et longueur du réceptacle séminal. Cette adéquation, sous-tendue par les données de la Figure 3B, engendrerait des biais de paternité en faveur des spermatozoïdes les plus longs. Une divergence rapide de l'un ou l'autre caractère engendre une course évolutive où chacun des sexes s'adapte aux variations de l'autre pour le contrôle de la paternité. Une telle situation crée des

conditions propices à la diversification et à l'isolement reproducteur des populations.

Conclusion

Depuis deux décennies, une quantité impressionnante d'études ont été réalisées dans le cadre de la sélection sexuelle, améliorant significativement nos connaissances sur la biologie de la reproduction. Les travaux théoriques et empiriques menés sur différents groupes taxonomiques ont identifié une diversité de processus de sélection pré- et post-copulatoires impliqués dans le choix du partenaire sexuel, la rencontre et la reconnaissance des gamètes sexuels, l'utilisation des spermatozoïdes et les conflits intra- et inter-sexuels. Bien que ces travaux soulignent l'importance des interactions entre les sexes et notamment la part de chacun d'eux dans le succès de la fécondation, un certain nombre de processus restent encore à élucider pour expliciter la diversité des systèmes spermatiques rencontrée dans le monde animal. La compréhension des événements post-copulatoires nécessite d'appréhender à la fois les niveaux cellulaires et individuels d'interactions entre gamètes et entre partenaires sexuels afin de mieux comprendre la cascade des mécanismes qui conduisent à la production d'un embryon. Les perspectives actuelles relèvent d'une approche interdisciplinaire qui concentre un effort de recherche sans précédent, et dynamise une communauté scientifique particulièrement active.

Références

- Andersson, M., Sexual selection, Princeton University Press, Princeton, 1994.
- Arnqvist, G. & Rowe, L., Sexual Conflict, Princeton University Press, 2005.
- Beatty, R.A. & Sidhu, N.S., Polymegaly of spermatozoan length and its genetic control in *Drosophila* species. *Proc. R. Soc. Edinb. Sect. B*, 1970, 71, 14-28.
- Birkhead, T.R., Defining and demonstrating postcopulatory female choice - again. *Evolution*, 2000, 54, 1057-1060.
- Birkhead, T.R. & Møller, A.P., Sperm Competition and Sexual Selection, Academic Press, San Diego, 1998.
- Bowen, R.H., Studies on insect spermatogenesis. IV. The phenomenon of polymegaly in the sperm cells of the family Pentatomidae. *Proc. Amer. Ac. Arts Sci.*, 1922, 57, 391-425.
- Bressac, C. & Hauschteck-Jungen, E., *Drosophila subobscura* females preferentially select long sperm for storage and use. *J. Insect Physiol.*, 1996, 42, 323-328.
- Bressac, C., Fleury, A. & Lachaise, D., Another way of being anisogamous in *Drosophila* subgenus species:

- giant sperm, one-to-one gamete ratio, and high zygote provisioning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1994, 91, 10399-10402.
- Bressac, C., Fleury, A., Joly, D. & Lachaise, D., The giant-sperm strategy : another way of being a male. *The Journal of NIH Research*, 1995, 7, 53.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J. & Rowe, L., Sexual conflict. *Trends Evol. Ecol.*, 2003, 18, 41-47.
- Civetta, A., Direct visualization of sperm competition and sperm storage in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 1999, 12, 841-844.
- Cook, P.A. & Gage, M.J.G., Effects of risks of sperm competition on the numbers of eupyrene and apyrene sperm ejaculated by the moth *Plodia interpunctella* (Lepidoptera : Pyralidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1995, 36, 261-268.
- Cooper, K.W., Normal spermatogenesis in *Drosophila*, in : *Biology of Drosophila*, (Demerec M., (ed.) John Wiley & Sons, Inc., New York, 1950, pp. 1-61.
- Davey, K.G., The male reproductive tract, in : *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, (Kerkut G. A. & Gilbert L. I., eds.), Pergamon Press, 1985, pp. 1-36.
- de Cuevas, M., Lilly, M.A. & Spradling, A.C., Germline cyst formation in *Drosophila*. *Annu. Rev. Genet.*, 1997, 31, 405-428.
- Demerec, M., *Biology of Drosophila*, J. Wiley & Sons, Inc., New York, 1950.
- Dybas, L.K. & Dybas, H.S., Coadaptation and taxonomic differentiation of sperm and spermathecae in featherwing beetles. *Evolution*, 1981, 35, 168-174.
- Eberhard, W.G., *Female control : sexual selection by cryptic female choice*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 1996.
- Fuller, M.T., Spermatogenesis, in : *The development of Drosophila melanogaster*, (Bate M. & Martinez-Arias M., eds.), Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York, 1993, pp. 71-147.
- Hauschteck-Jungen, E. & Rutz, G., Arginine-rich nucleoprotein transition occurs in the two size classes of spermatozoa of *Drosophila subobscura* males. *Genetica*, 1983, 62, 25-32.
- Holman, L. & Snook, R.R., Spermicide, cryptic female choice and the evolution of sperm form and function. *J. Evol. Biol.*, 2006, 19, 1660-1670.
- Joly, D. & Lachaise, D., Polymorphism in the sperm heteromorphic species of the *Drosophila obscura* group. *J. Insect Physiol.*, 1994, 40, 933-938.
- Joly, D., Bressac, C. & Lachaise, D., Disentangling giant sperm. *Nature*, 1995, 377, 202.
- Joly, D., Luck, N. & Dejonghe, B., Adaptations to long sperm in *Drosophila* : correlated development of the sperm roller and sperm packaging. *J. Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol)*, 2008, 310, 167-178.
- Joly, D., Cariou, M.-L., Lachaise, D. & David, J.R., Variation of sperm length and heteromorphism in Drosophilid species. *Genet. Sel. Evol.*, 1989, 21, 283-293.
- Joly, D., Bazin, C., Zeng, L.-W. & Singh, R.S., Genetic basis of sperm and testis length differences and epistatic effect on hybrid inviability and sperm motility between *Drosophila simulans* and *Drosophila sechellia*. *Heredity*, 1997, 78, 354-362.
- Joly, D., Bressac, C., Jaillard, D., Lachaise, D. & Lemullois, M., The sperm roller : a modified testicular duct linked to giant sperm transport within the male reproductive tract. *J. Struct. Biol.*, 2003, 142, 348-355.
- Kubli, E., Sex-peptides : seminal peptides of the *Drosophila* male. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2003, 60, 1689-1704.
- Lachaise, D., Capy, P., Cariou, M.L., Joly, D., Lemeunier, F. & David, J.R., 16. Nine relatives from one African ancestor : population biology and evolution of the *Drosophila melanogaster* subgroup species, in : *The Evolution of Population Biology – Modern Synthesis*, (Singh R. S. & Uyenoyama M., eds.), Cambridge University Press, 2004, pp. 315-342.
- Lindsley, D.L. & Tokuyasu, K.T., Spermatogenesis, in: *The Genetics and Biology of Drosophila*, (Ashburner M. & Wright T. R. F., eds.), Academic Press, London, 1980, pp. 225-294.
- Liu, H. & Kubli, E., Sex-peptide is the molecular basis of the sperm effect in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2003, 100, 9929-9933.
- Luck, N., Dejonghe, B., Fruchard, S., Huguenin, S. & Joly, D., Male and female effects on sperm precedence in the giant sperm species *Drosophila bifurca*. *Genetica*, 2007, 130, 257-265.
- Matzke-Karasz, R., Giant spermatozoon coiled in small egg : Fertilization mechanisms and their implications for evolutionary studies on ostracoda (crustacea). *J. Exp. Zool.*, 2005, 304B, 129-149.
- Meyers, S.A., Spermatozoal response to osmotic stress. *Animal Reproduction Science*, 2005, 89, 57-64.
- Miller, G.T. & Pitnick, S., Sperm-female coevolution in *Drosophila*. *Science*, 2002, 298, 1230-1233.
- Miller, G.T., Starmer, W.T. & Pitnick, S., Quantitative genetic analysis of among population variation in sperm and female sperm-storage organ length in *Drosophila mojavensis*. *Genet. Res. Cambridge*, 2003, 81, 213-220.
- Mueller, J.L., Ram, K.R., McGraw, L.A., Bloch Qazi, M.C., Siggia, E.D., Clark, A.G., Aquadro, C.F. & Wolfner, M.F., Cross-species comparison of *Drosophila* male accessory gland protein genes. *Genetics*, 2005, 171, 131-143.
- Oppliger, A., Hosken, D.J. & Ribí, G., Snail sperm production characteristics vary with sperm competition risk. *Proc. R. Soc. London B*, 1998, 265, 1527-1534.
- Parker, G.A., Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.*, 1970, 45, 525-567.
- Parker, G.A., Sexual selection and sexual conflict, in : *Sexual selection and reproductive competition in insects systems*, (Blum M. S. & Blum N. A., eds.), Academic Press, New York, 1979, pp. 123-166.
- Parker, G.A., Baker, R.R. & Smith, V.G.F., The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. Theor. Biol.*, 1972, 36, 529-553.

- Pasini, M.E., Redi, C.A., Cavaglia, O. & Perotti, M.E., Ultrastructural and cytochemical analysis of sperm dimorphism in *Drosophila subobscura*. *Tissue & Cell*, 1996, 28, 165-175.
- Patterson, J.T., Studies in the genetics of *Drosophila*. III. The Drosophilidae of the Southwest, The Univ. Texas Publ., Austin, 1943.
- Perotti, M.E. & Riva, A., Concanavalin A binding sites on the surface of *Drosophila melanogaster* sperm : a fluorescence and ultrastructure study. *J. Ultrastructure and Molec. Struct. Research*, 1988, 100, 173-182.
- Perotti, M.E., Cattaneo, F., Pasini, M.E., Verni, F. & Hackstein, J.H., Male sterile mutant casanova gives clues to mechanisms of sperm-egg interactions in *Drosophila melanogaster*. *Molec. Reprod. Dev.*, 2001, 60, 248-259.
- Pitnick, S., Spicer, G.S. & Markow, T.A., How long is a giant sperm? *Nature*, 1995, 375, 109.
- Pitnick, S., Markow, T. & Spicer, G.S., Evolution of multiple kinds of female sperm-storage organs in *Drosophila*. *Evolution*, 1999, 53, 1804-1822.
- Price, C.S.C., Kelly, A.D. & Coyne, J.A., Sperm competition between *Drosophila* males involves both displacement and incapacitation. *Nature*, 1999, 400, 449-452.
- Smith, R.L., Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems, Academic Press, Inc., Orlando, 1984.
- Snook, R.R., The risk of sperm competition and the evolution of sperm heteromorphism. *Animal Behaviour*, 1998, 56, 1497-1507.
- Snook, R.R., Sperm in competition : not playing by the numbers. *Trends Evol. Ecol.*, 2005, 20, 46-53.
- Snook, R.R. & Karr, T.L., Only long sperm are fertilization-competent in six sperm heteromorphic *Drosophila* species. *Curr. Biol.*, 1998, 8, 291-294.
- Swallow, J.G. & Wilkinson, G.S., The long and short of sperm polymorphisms in insects. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 2002, 77, 153-182.
- Swanson, W.J. & Vacquier, V.D., The rapid evolution of reproductive proteins. *Nature Review Genetics*, 2002, 3, 137-44.
- Swanson, W.J., Ziheng Yang, Z., Wolfner, M.F. & Aquadro, C.F., Positive Darwinian selection drives the evolution of several female reproductive proteins in mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, 98, 2509-2514.
- Till-Bottraud, I., Joly, D., Lachaise, D. & Snook, R.R., Pollen and sperm heteromorphism : convergence across kingdom? *J. Evol. Biol.*, 2005, 18, 1-18.
- Tokuyasu, K.T., Peacock, W.J. & Hardy, R.W., Dynamics of spermiogenesis in *Drosophila melanogaster*. I. Individualization process. *Z. Zellforsch.*, 1972, 124, 479-506.
- Wedell, N., Female receptivity in butterflies and moths. *J. Exp. Biol.*, 2005, 208, 3433-3440.
- Wedell, N. & Cook, P.A., Butterflies tailor their ejaculate in response to sperm competition risk and intensity. *Proc. R. Soc. London B*, 1999, 266, 1033-1039.