

Chapitre 6

La reproduction sexuée chez les mammifères

Cours

PLAN DU CHAPITRE

- 1 La gamétogenèse au sein des gonades
- 2 Les gamètes : des cellules spécialisées
- 3 Le rapprochement des gamètes
- 4 La fusion des gamètes et la formation d'un nouvel individu
- 5 Caractéristiques du cycle de reproduction
- 6 Une reproduction contrôlée

ZOOM

- 1 La capacitation rend le spermatozoïde apte à la fécondation

INTRODUCTION

L'étude de la reproduction sexuée des angiospermes a montré qu'elle fait intervenir un ou deux organismes de la même espèce. Ici, ce processus sera abordé chez les mammifères, des êtres vivants mobiles de sexes séparés. Ils élaborent des cellules sexuelles, les gamètes, cellules différenciées haploïdes radicalement différentes entre mâle et femelle.

- ➔ **Comment se réalisent les différentes étapes de la reproduction des mammifères (formation des gamètes, leur rapprochement, leur fusion à l'origine d'un nouvel individu unique) ?**
- ➔ **Quelles sont les conséquences de la reproduction sexuée sur la diversité génétique d'une population ?**

Nous dégagerons les caractéristiques de la reproduction et ses conséquences chez les mammifères à différentes échelles.

1 La gamétogenèse au sein des gonades

La **gamétogenèse** correspond aux processus de production des **gamètes** dans les **gonades** à partir des cellules germinales primordiales (CGP). Chez les mammifères, ces cellules-souches colonisent les ébauches des gonades lors du développement de l'embryon (5^e semaine de développement chez l'humain ; 10-11^e jour chez la souris) et se multiplient par mitoses. Elles prennent alors le nom d'ovogonies ou de spermatogonies. Puis, la production des gamètes se déroule dans les ovaires (c'est l'**ovogenèse**) ou dans les testicules (c'est la **spermatogenèse**) (figure 6.1).

1.1 L'ovogenèse, production cyclique d'ovocytes II

Chez l'humain, l'ovogenèse est un processus discontinu depuis la vie intra-utérine jusqu'à la ménopause. Elle débute dans l'ovaire pendant la vie fœtale. Les ovogonies multipliées par mitoses s'entourent d'une couche de cellules folliculaires constituant les follicules primordiaux. Dans les follicules primordiaux (diamètre de 25 à 50 μm), les ovogonies génèrent les ovocytes I qui entrent en méiose et se bloquent en prophase I. Ceux-ci ont un volumineux nucléole très actif, un noyau central avec une chromatine fine réticulée et dispersée. Ils restent bloqués jusqu'à la puberté. Ainsi à la naissance, chaque ovaire contient un pool de follicules primordiaux. La plupart de ces follicules vont dégénérer par apoptose. Chez l'humain, le nombre d'ovocytes I est estimé à sept millions à sept mois de vie intra-utérine pour les deux ovaires et passe à deux millions au moment de la naissance. Ils seront de l'ordre de 400 000 au moment de la puberté. À ce moment, l'ovogenèse reprend de façon cyclique pour s'achever en cas de fécondation. Elle est indissociable de la **folliculogénèse**.

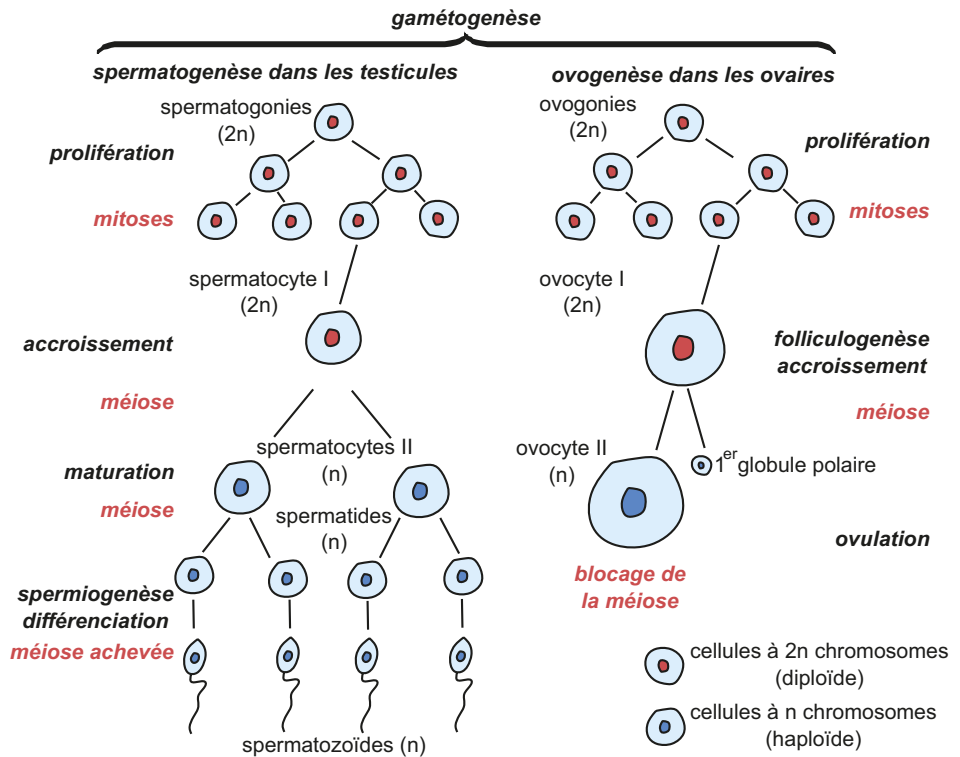


Figure 6.1 Schéma simplifié de la gamétogenèse mâle et femelle.

a) La folliculogénèse

À la puberté, la mise en place de l'activité sécrétrice de l'axe hypothalamo-hypophysaire permet la croissance des follicules et la reprise de la **méiose**. Les interactions ovocyte-cellules folliculaires sont essentielles à la réalisation de ces étapes. Dans le follicule, l'ovocyte I induit les mitoses des cellules folliculaires et les cellules folliculaires synthétisent les hormones stéroïdes et les facteurs de croissance nécessaires à la maturation ovocytaire et à l'évolution du follicule. La folliculogénèse est l'ensemble des processus par lequel un follicule primordial se développe jusqu'à l'ovulation. Elle se déroule dans l'ovaire de façon continue de la puberté à la ménopause.

Voir TP 4, § 3.1

On distingue (figure 6.2) :

- le follicule primaire (50 à 80 μm , chez la femme) constitué de l'ovocyte I entouré d'une seule couche de cellules folliculaires cubiques ; l'ovocyte commence à sécréter des glycoprotéines qui forment une enveloppe hyaline glycoprotéique, la **zone pellucide** ; se mettent en place mitochondries, appareil de Golgi, réticulum endoplasmique granuleux et microvillosités ;
- le follicule secondaire (pré-antral) (80 à 180 μm) constitué de plusieurs couches de cellules folliculaires autour de l'ovocyte I, formant la *granulosa* ;
- le follicule cavitaire (antral ou tertiaire) (180 μm à 20 mm) : les sécrétions des cellules folliculaires créent des cavités dans la granulosa qui confluent en une cavité unique, l'antrum. En conséquence, la granulosa et l'ovocyte I sont repoussés à la périphérie du follicule et forment le *cumulus oophorus*. L'ovocyte accumule des ribosomes, des vésicules, des ARNm et le centriole disparaît ;
- le follicule mûr (de De Graaf) (20 mm) dans lequel les cellules du *cumulus oophorus* se transforment et forment la *corona radiata*. Dans l'ovocyte I, les granules corticaux se forment à partir de vésicules golgiennes. La zone pellucide est achevée.

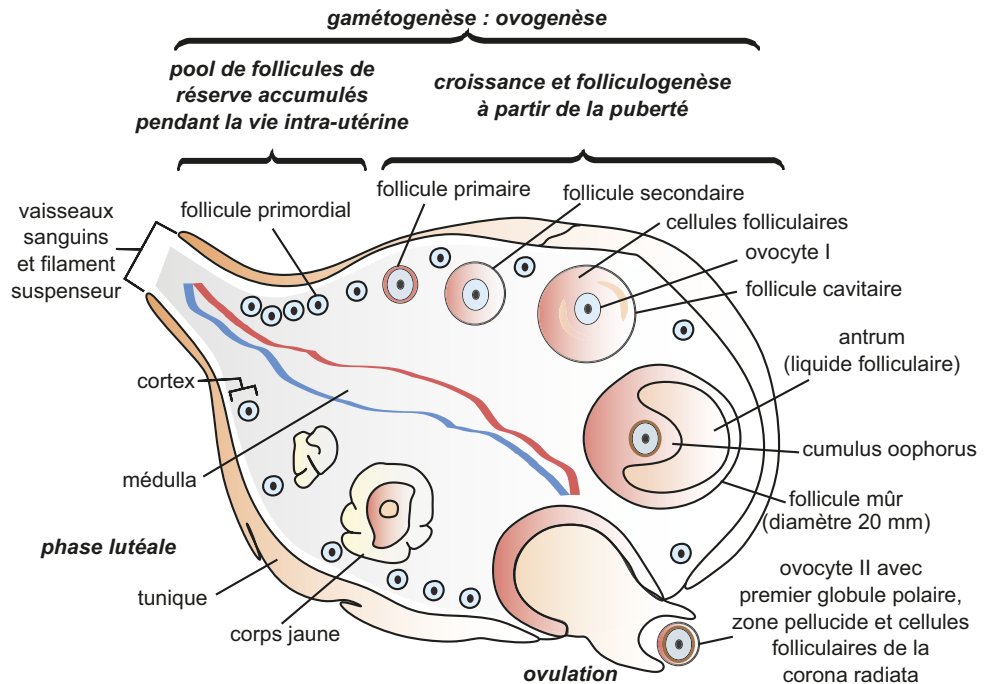


Figure 6.2 Schéma simplifié d'un ovaire et des étapes de l'ovogenèse et de la folliculogénèse.

Les ovaires ont une forme en amande et mesurent 3 cm sur 2 cm. Ils sont responsables du développement, de la maturation, de la libération de l'ovocyte II (ovule), de la synthèse et de la sécrétion des hormones stéroïdes.

Les différentes étapes de la folliculogénèse et la phase lutéale sont figurées.

b) Maturation et ovulation

Sous une décharge d'hormone gonadotrope hypophysaire, dans le follicule de De Graaf, l'ovogenèse s'achève par une maturation qui rend l'ovocyte apte à être fécondé (figure 6.2). Elle est caractérisée par des modifications nucléaires et cytoplasmiques.

- La méiose reprend et le premier globule polaire est émis.
- La deuxième division de méiose se bloque en métaphase. L'ovocyte devient un ovocyte II.

- Les granules corticaux se distribuent dans le cortex de l'ovocyte II.
- Le cortex se réorganise sans microvillosités au-dessus du noyau pour générer une zone d'exclusion du spermatozoïde à la fécondation.
- L'ovocyte II acquiert un facteur permettant la décondensation du noyau du spermatozoïde s'il y a fécondation.

Parallèlement, la paroi du follicule de De Graaf se désintègre ce qui entraîne l'**ovulation**, c'est-à-dire l'expulsion sous pression du liquide folliculaire et de l'ovocyte II, la cellule fécondable, entourée d'un petit massif de cellules folliculaires. La méiose ne s'achèvera que s'il y a fécondation.

Ainsi chez la femme, de la puberté à la ménopause, l'ovogenèse assure la production une fois tous les 28 jours d'un gamète fécondable (21 jours chez la vache, 4 à 5 jours chez la souris). En plus de la croissance et de la maturation des gamètes, les ovaires assurent la production et la sécrétion des hormones **stéroïdes** indispensables à la fonction de reproduction. Les hormones stéroïdes sont les œstrogènes et la progestérone. Les œstrogènes regroupent l'œstradiol, l'œstrone et l'œstriol. Les ovaires sont sous l'influence de l'hypothalamus qui sécrète la GnRH, et de l'hypophyse antérieure qui sécrète la FSH ainsi que la LH.

Après l'ovulation, le cycle ovarien se prolonge par la phase lutéale. Elle est marquée par le développement du follicule en corps jaune. Les cellules folliculaires s'hypertrophient, deviennent polyploïdes et sécrètent des hormones stéroïdes (l'œstradiol et principalement la progestérone). En absence de fécondation, l'ovocyte II et le corps jaune dégénèrent.

1.2 La spermatogenèse, production continue de spermatozoïdes

À la puberté après la prolifération des spermatogonies, commence dans la paroi des tubes séminifères du testicule, la spermatogenèse, ensemble de transformations cellulaires et moléculaires qui aboutissent à l'individualisation des spermatozoïdes. Elle est caractérisée par :

- une durée de 74 jours chez l'homme (cycle spermatique), 54 jours chez le taureau ;
- une production de spermatozoïdes de la puberté à la mort ;
- une différenciation centripète des spermatozoïdes dans les tubes séminifères des testicules.

Chez l'homme, un testicule contient près d'un millier de tubes séminifères, de près d'un mètre de long et très contournés. Le tissu interstitiel, conjonctif situé entre les tubes séminifères, contient des vaisseaux sanguins et lymphatiques, des nerfs et des cellules isolées ou regroupées, les cellules de Leydig qui produisent de la testostérone (figure 6.3). L'épithélium du tube séminifère contient toutes les cellules germinales aux différents stades de différenciation et les cellules de Sertoli, cellules somatiques de soutien, de protection et de nutrition des cellules germinales. Elles contrôlent également la spermatogenèse. La spermatogenèse commence à la puberté et se déroule en trois phases :

- pendant 27 jours, **prolifération** (mitoses) des spermatogonies, cellules-souches germinales diploïdes, et **accroissement** pour former les spermatocytes I ;
- une phase de **division**, la méiose qui dure 24 jours, transforme les spermatocytes I en spermatocytes II haploïdes puis en spermatides ;
- une phase de **différenciation** en 23 jours, transforme les spermatides en spermatozoïdes : c'est la spermiogenèse.

La spermiogenèse est un processus de maturation des spermatides sans division qui aboutit à la libération des spermatozoïdes dans la lumière des tubes séminifères. Elle génère des modifications cytoplasmiques et membranaires sans modifications génétiques. On assiste à :

- une condensation très importante du matériel nucléaire ;
- un remplacement des histones par des protamines, petites protéines à radicaux basiques ;
- la formation de l'acrosome à partir de vésicules issues de l'appareil de Golgi et qui fusionnent en une vésicule unique adressée au-dessus du noyau ;

Voir chapitre 11, découverte 1

Voir ouvrage de 1^{re} année, TP 1, figure TP1.7

Voir TP 4, § 3.2

- la mise en place des centrioles ; le centriole distal, est à l'origine du flagelle, le proximal sera à l'origine du premier fuseau de mitose après la fécondation ;
- la formation du flagelle par polymérisation de microtubules ;
- l'accumulation de mitochondries autour du flagelle ;
- une réduction du cytoplasme caractérisée par le rejet de tous les composants cellulaires inutiles du cytoplasme. Les corps résiduels sont phagocytés par les cellules de Sertoli ;
- la spermiation rompt les attaches cytoplasmiques d'avec les cellules de Sertoli et donc libère les spermatozoïdes dans la lumière des tubes séminifères.

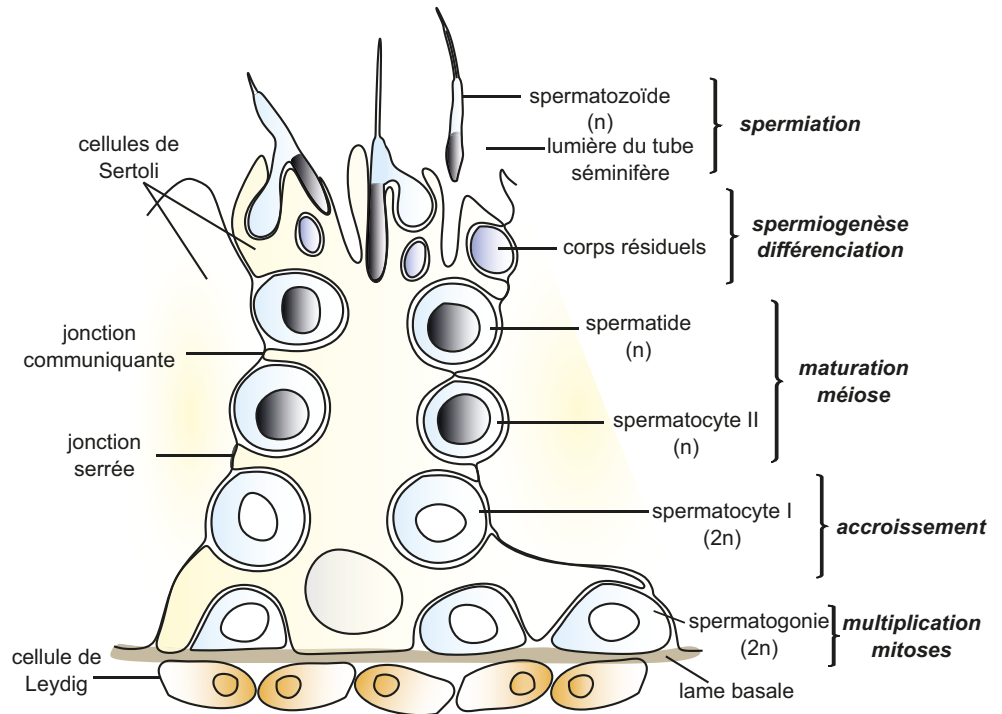


Figure 6.3 Schéma simplifié d'une cellule de Sertoli dans l'épithélium du tube séminifère. Cette cellule somatique pyramidale allongée et déployée dans toute l'épaisseur de l'épithélium séminifère, entoure très étroitement les cellules germinales. Les cellules de Sertoli voisines sont en contact via des jonctions serrées et communicantes (jonction gap). Elles ne se divisent plus chez l'adulte.

2 Les gamètes : des cellules spécialisées

Les gamètes issus de la gamétogenèse sont des cellules extrêmement spécialisées destinées à assurer la fécondation. Leurs caractéristiques propres sont présentées dans le cas des mammifères et en particulier de l'humain.

2.1 Le spermatozoïde

Haploïde, le spermatozoïde est une cellule motile de longueur 60 μm . On distingue 3 parties : tête, pièce intermédiaire et flagelle (figure 6.4a).

- La **tête**, allongée et aplatie, mesure 4 à 5 μm sur 2 μm d'épaisseur. Elle contient le noyau qui est recouvert aux deux tiers par l'acrosome. La chromatine nucléaire est dense aux électrons et homogène : les chromosomes sont très condensés, par modification de la structure du nucléo-

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 13, § 3

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 6, zoom 4

filament, dont les histones ont été remplacées par les protamines, ce qui les rend très résistants aux conditions externes qui pourraient endommager l'ADN, donc l'information génétique. Le noyau ne contient pas de nucléole. L'acrosome est une vésicule limitée par une membrane contenant des enzymes intervenant lors de la fécondation : l'acrosine et la hyaluronidase. Le cytoplasme est très réduit et entoure le tiers postérieur du noyau en arrière de l'acrosome. La tête a une fonction génétique et joue un rôle majeur dans la fusion des gamètes.

- Le **collet** (ou col) est la zone de jonction entre la tête et le flagelle. C'est une portion rétrécie, courte (1 μm), correspondant à l'espace compris entre les centrioles proximal et distal.
- Le **flagelle** est la structure motrice de la cellule. Il est subdivisé en trois segments.
 - La pièce intermédiaire mesure 4 à 5 μm et renferme les mitochondries organisées en spirale. Elles assurent la fonction métabolique et énergétique de la cellule. L'axe de la pièce intermédiaire est formé par le complexe filamenteux axial, l'axonème. Il comprend 9 paires de tubules périphériques et une paire de tubules centraux.
 - La pièce principale, longue d'environ 45 μm , est formée par l'axonème entouré d'un réseau de fibres protéiques denses.
 - La pièce terminale, longue de 1 à 5 μm , ne contient que l'axonème seul.

La motilité des spermatozoïdes est due à l'hydrolyse de l'ATP au niveau de la dynéine, protéine motrice qui s'accroche et se décroche des microtubules. Ces mouvements produisent, par des glissements des microtubules, une courbure du flagelle d'un côté puis de l'autre (ondulation plane) qui le propulse à environ 2 mm/min.

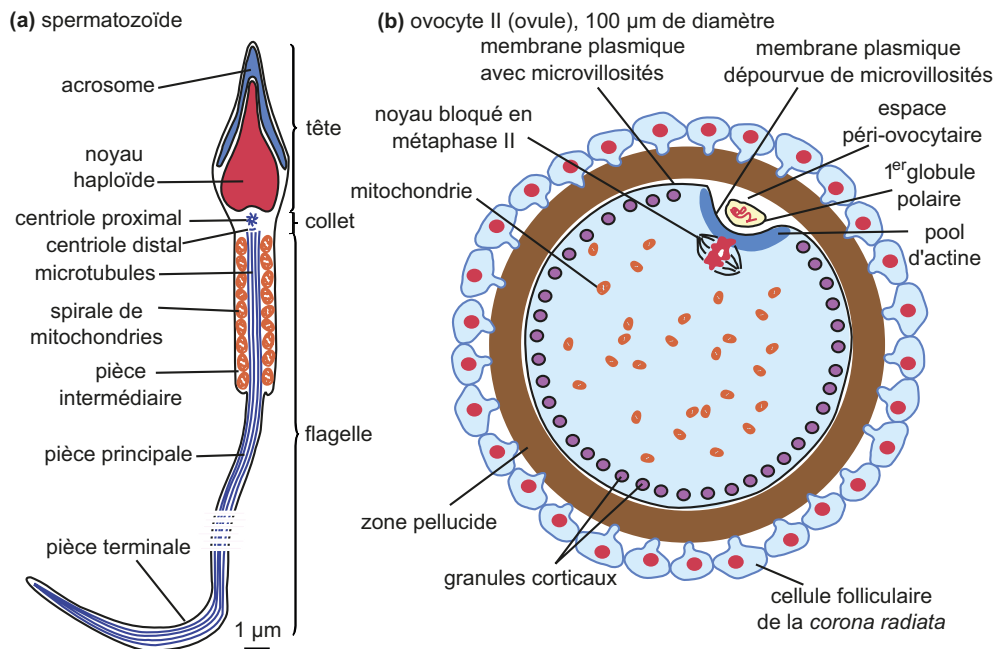


Figure 6.4 Les gamètes des mammifères.

(a) Un spermatozoïde ; (b) un ovocyte II et ses enveloppes.

2.2 L'ovocyte II (l'ovule)

Le gamète femelle (figure 6.4b) est immobile, sphérique d'un diamètre de 80 à 120 μm selon les espèces. L'ovocyte II est entouré de la **zone pellucide** (enveloppe glycoprotéique de 7 μm d'épaisseur) et d'une couche de cellules folliculaires, la corona radiata. Chez la souris, la zone pellucide est composée de 3 glycoprotéines ZP1, 2, 3. Les ZP2 et ZP3 sont disposées en alternance

et forment une trame dont les mailles sont réunies par la ZP1 (il y a 4 glycoprotéines chez le rat, le hamster, le singe et l'humain). L'ovocyte n'a pas achevé sa méiose, il est bloqué en métaphase de 2^e division méiotique. Il contient très peu de réserves, c'est une **cellule alécithe** qui abrite des vésicules d'exocytose, les granules corticaux distribués dans le cortex de la cellule. Ils sont issus de l'appareil de Golgi, et contiennent des enzymes inactivées. L'ovocyte II possède une polarité structurale et moléculaire. La polarité structurale est marquée par la position excentrée de la métaphase II, l'absence de granules corticaux et de microvillosités au-dessus du matériel génétique en métaphase. Cette absence de microvillosités au-dessus du matériel génétique contribue à rendre impossible la fécondation dans cette région (**région d'exclusion** du spermatozoïde). La polarité moléculaire est liée à la présence d'un pool d'actine localisé au-dessus de la métaphase. Elle est également liée à la présence de glycoprotéines transmembranaire, dont les récepteurs aux spermatozoïdes, qui sont distribués uniquement à la membrane plasmique riche en microvillosités.

2.3 Les gamètes femelle et mâle : un seul point commun

Si l'on compare l'ovocyte II et le spermatozoïde (tableau 6.1), on constate que les deux gamètes ont un seul point commun tant au plan de leur production que de leur structure : les deux cellules sont **haploïdes** (23 chromosomes chez l'humain, 20 chromosomes chez la souris, 30 chez les bovins).

TABLEAU 6.1 Comparaison entre les gamètes femelle et mâle.

	Gamète femelle : ovocyte II	Gamète mâle : spermatozoïde
Lieu de production	Ovaires ; follicules	Testicules ; tubes séminifères
Nombre de gamètes produits	Une ovogonie donne un ovocyte II et un globule polaire ou un ovule et deux globules polaires	Une spermatogonie donne quatre spermatozoïdes
Période de production	De la puberté à la ménopause ; pas de renouvellement des ovogonies	De la puberté à la fin de la vie ; renouvellement des spermatogonies par mitoses
Rythme de production	Cyclique, mensuel	Permanent, journalier
Nombre au cours de la vie	Environ 400	Des milliards
Temps de production	Des dizaines d'années	72 jours
Durée de vie	Environ 24 heures	4-5 jours
Forme	Sphérique	Effilée, allongée
Taille	Environ 100 µm de diamètre	3 µm de largeur, 60 µm de long
Cytoplasme	Abondant ; polarité structurale (microvillosités, granules corticaux), moléculaire (actine)	Très réduit
Noyau	Méiose bloquée en métaphase II ; 23 chromosomes dont un gonosome, toujours X ; deux chromatides par chromosome	Méiose achevée ; 23 chromosomes très condensés dont un gonosome soit X, soit Y ; une chromatide par chromosome
Enveloppes	Corona radiata (cellules folliculaires), zone pellucide	Aucune

	Gamète femelle : ovocyte II	Gamète mâle : spermatozoïde
Contenu du cytoplasme	Mitochondries ; ribosomes ; ARNm,r,t ; molécules du cytosquelette ; protéines de structure ; facteurs de transcription ; réticulum ; Ca ²⁺ ; granules corticaux ; cellule alécithe	Très peu outre les mitochondries ; acrosome ; centrioles
Motilité	Aucune motilité propre	Très mobile, flagelle
Rôle	Cellule fécondable	Cellule fécondante

3 Le rapprochement des gamètes

Chez les mammifères, en milieu aérien, la reproduction sexuée requiert deux événements : le rapprochement des individus et la rencontre des gamètes mâles et femelles produits par deux individus différents de la même espèce.

3.1 Rapprochement des individus, préalable au rapprochement des gamètes

Bon nombre de mammifères ont un **cycle saisonnier** très marqué de la reproduction et il y a synchronisme entre l'activité sexuelle des mâles et celle des femelles. Les périodes de rapprochement des individus sont très variables d'une espèce à l'autre et dépendent d'un certain nombre de facteurs.

a) Synchronisation des activités reproductrices par la photopériode

La **photopériode** représente le rapport entre la durée du jour et de la nuit sur une période de 24 heures. La photopériodicité influence l'activité reproductrice des mammifères, à l'exclusion de l'humain qui possède un contrôle endogène des cycles sexuels, contrôle nerveux et hormonal faisant intervenir l'hypothalamus. Pour la femelle, l'augmentation de la photopériode, chez les bovins par exemple, induit une hausse des œstrogènes qui provoque un comportement de chaleur qui se manifeste par une baisse de l'évitement des mâles et l'émission de substances odorantes qui attirent les mâles. Pour le mâle, la photopériode contrôle, par exemple, le cycle des bois chez le cerf et son comportement reproducteur : agressivité, brame, arrêt de l'alimentation.

b) Tri des reproducteurs par les comportements

Les animaux déploient une multitude d'ornements et de comportements qui favorisent le rapprochement des partenaires reproducteurs. Les danses nuptiales, les sons et les odeurs sexuelles, les phéromones sont des outils couramment utilisés. Lorsqu'il y a des combats (chez les cerfs, mais aussi chez les girafes qui utilisent alors leur lourde tête cornue comme une massue), le perdant s'efface, rarement poursuivi par le vainqueur. Les comportements reproducteurs sont généralement associés à des coûts énergétiques importants liés à la répétition des comportements utilisés et à une sélection des mâles. Par exemple, chez le cerf, la majorité des mâles ne se reproduisent pas. Seuls 20 % des mâles sont responsables de 80 % des naissances. Les cerfs de fort gabarit, aux bois bien développés et en bonne condition physique sont favorisés pour la reproduction. Il s'ensuit que les gènes possédés par les reproducteurs sont davantage transmis

aux descendants. Ils seront donc plus fréquents dans la population. La sélection des mâles par la compétition sexuelle conduit à une sélection des génomes.

3.2 Rencontre des gamètes dans les voies génitales femelles

Le gamète femelle n'est pas libéré dans le milieu extérieur ; il est éjecté de l'ovaire au moment de l'ovulation et se trouve au niveau du pavillon de l'un des deux oviductes. L'accouplement permet au mâle d'introduire les spermatozoïdes, dilués dans le liquide séminal, dans le tractus génital de la femelle. Comme chez les angiospermes, les gamètes mâles ne sont pas émis dans le milieu aérien, milieu sec dans lequel le déplacement des spermatozoïdes est impossible. La rencontre des gamètes se fera dans l'ampoule, située dans le tiers antérieur de l'oviducte : elle conduira à une **fécondation interne**.

Voir ouvrage de 1^{re} année, chapitre 1, figure 1.10

Après l'accouplement, les spermatozoïdes doivent parcourir le vagin, l'utérus puis l'oviducte avant de pouvoir rencontrer l'ovocyte II, une distance de l'ordre de 13 à 15 cm chez l'humain. Dans le vagin, les spermatozoïdes sont entourés de liquide séminal ; c'est un tampon légèrement alcalin sécrété par la prostate, les vésicules séminales et les glandes de Cowper. Il a un rôle protecteur car le vagin est un milieu hostile en raison de l'acidité de ses sécrétions (pH de 3,5 à 4,5), les spermatozoïdes ne peuvent y survivre plus de 1 à 2 heures. Grâce aux mouvements de leur flagelle, les survivants s'engagent dans le col de l'utérus, un milieu alcalin approprié aux spermatozoïdes. Puis, dans la lumière de l'utérus et de l'oviducte, au contact de leurs sécrétions, les spermatozoïdes subissent une dernière maturation : leur **capacitation**. C'est une maturation fonctionnelle qui correspond à un ensemble de modifications membranaires et intracellulaires au cours desquelles les spermatozoïdes acquièrent la capacité à féconder. Ainsi, quand ils arrivent ensuite en haut des oviductes, au niveau du gamète femelle, ils sont aptes à le féconder.

ZOOM 1

La capacitation rend le spermatozoïde apte à la fécondation

Expulsé de l'ovaire, entouré de la zone pellucide et de cellules folliculaires qui forment la *corona radiata*, l'ovocyte est happé par les franges du pavillon de l'oviducte. Les contractions de l'oviducte et les battements des cellules ciliées qui bordent sa lumière, créent un courant qui transporte passivement l'ovocyte jusqu'au sommet de l'oviducte. Là, l'étape finale de la rencontre des gamètes se réalise par le déplacement orienté du spermatozoïde par **chimiotactisme** ou **thermotactisme**.

- La progestérone, produite par les cellules folliculaires qui entourent l'ovocyte (*corona radiata*), provoque une entrée de Ca^{2+} dans le spermatozoïde, liée à la présence d'un **canal ionique appelé Catsper**, présent dans la membrane de la pièce principale du flagelle. La progestérone en se fixant sur le canal Catsper déclenche la modification des battements du flagelle ce qui confère au spermatozoïde une hyperactivation. Des souris déficientes (*knock out*) pour le canal Catsper sont totalement stériles, car leurs spermatozoïdes sont incapables de traverser la zone pellucide. C'est donc un canal calcique essentiel pour augmenter la mobilité du spermatozoïde au voisinage de l'ovocyte II, donc pour favoriser le rapprochement des gamètes. On a là un exemple remarquable des fonctions non nucléaires de certaines hormones stéroïdiennes ne faisant pas intervenir leurs récepteurs nucléaires habituels.
- Il existe un **gradient de température** le long de l'appareil génital femelle qui s'accroît en période d'ovulation. Les spermatozoïdes sont sensibles à ce gradient de 0,5 °C via un autre canal calcique. Son activation permet d'orienter, vers l'ovocyte II, le déplacement des spermatozoïdes.

Dans les deux cas, seuls les spermatozoïdes capables sont sensibles à ces mécanismes de rapprochement des gamètes qui agissent comme un contrôle de qualité dans l'appareil reproducteur femelle : seuls les spermatozoïdes pleinement matures et de bonne qualité sont en mesure de participer à la fécondation dans les meilleures conditions.

Voir chapitre 12, § 7.2

3.3 Limitation de la rencontre entre gamètes génétiquement proches

Au sein d'une population, la reproduction entre individus apparentés conduit à une population consanguine, pauvre génétiquement. Chez les mammifères ont été observés des comportements visant à rejeter un parent comme partenaire sexuel. L'évitement de la consanguinité repose souvent sur la perception olfactive, et est basé sur plusieurs mécanismes possibles.

Le cas le plus courant est l'apprentissage par association primaire (ou familiarisation), observé chez les rongeurs et les primates : chaque individu mémorise l'odeur, les caractères physiques et comportementaux des proches et les évite au moment de la reproduction.

Un mécanisme, plus précis, est basé sur une reconnaissance génétique du Complexe Majeur d'Histocompatibilité (CMH) entre individus, en particulier chez la souris et l'humain. Le CMH est un ensemble de gènes hautement polymorphes (à nombreux allèles), qui code pour des récepteurs membranaires très spécifiques. Selon le génotype de CMH d'un individu, ce dernier dégage une odeur caractéristique qui permettra sa reconnaissance. Comme le CMH est extrêmement variable, il code pour une grande variabilité d'odeurs. Ainsi, l'évitement par un individu de ceux partageant de nombreux allèles avec lui favorise la diversité génétique.

Un autre mécanisme concerne la destruction des gamètes mâles dans le liquide vaginal. Lors de la remontée des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles, le liquide vaginal abrite des substances anti-sperme. Chez les souris, ces substances détruisent plus particulièrement les spermatozoïdes de génotype proche de celui de la femelle. Le mécanisme n'est que partiellement élucidé. Chez l'humain, des anticorps anti-spermatozoïdes présents dans les voies génitales de la femme peuvent immobiliser ou agglutiner les spermatozoïdes limitant ainsi la rencontre des gamètes.

4

La fusion des gamètes et la formation d'un nouvel individu

La **fécondation** résulte de la fusion entre un gamète mâle et un gamète femelle. Le déroulement de la fusion des gamètes est ici décrit chez la souris ou l'humain.

4.1 Reconnaissance spécifique et fixation à la zone pellucide

Les spermatozoïdes s'engagent à travers les espaces entre les cellules de la corona radiata qu'ils traversent en quelques minutes grâce à la hyaluronidase présente sur leur membrane. Quelques dizaines de spermatozoïdes seulement atteignent la zone pellucide.

Chez la souris, la reconnaissance de sites spécifiques entre le spermatozoïde et la zone pellucide est un barrage à la fécondation entre espèces différentes. La **zone pellucide** est composée de glycoprotéines fibrillaires les ZP1, ZP2 et ZP3. La fixation du spermatozoïde à la zone pellucide se fait par la région de la tête portant l'**acrosome**. La ZP3 est riche en chaînes oligosaccharidiques qui se lient à la galactosyl-transférase, enzyme transmembranaire du spermatozoïde qui a été démasquée lors de la **capacitation** (figure 6.4a). Dans le milieu, il n'y a pas de galactose donc la réaction enzymatique ne se déroule pas, ce qui permet la fixation du spermatozoïde à la zone pellucide. Le mécanisme débute à l'apex puis s'étend et la tête du spermatozoïde se couche sur la zone pellucide. D'autres protéines que la ZP3 semblent également être impliquées dans ces mécanismes de fixation et de reconnaissance spécifique. Il faut noter que la présence d'enzymes différents, selon les espèces, dans la membrane de la tête du spermatozoïde et de différents oligosaccharides de la ZP3 constituent un **blocage moléculaire aux fécondations inter-espèces**.

4.2 Réaction acrosomique et franchissement de la zone pellucide

La fixation à la zone pellucide provoque l'activation de récepteurs membranaires du spermatozoïde et l'ouverture des canaux Ca^{2+} . L'influx calcique déclenche la fusion de la membrane plasmique et

ZOOM 1

La capacitation rend le spermatozoïde apte à la fécondation

de la membrane externe de l'acrosome (figure 6.5b). La fusion provoque la formation de vésicules. Espacées par des pores, elles laissent s'échapper les enzymes acrosomiques au contact de la zone pellucide. Progressivement, les vésicules formées par la membrane plasmique et la membrane externe de l'acrosome sont résorbées. Ces mécanismes, constituent la **réaction acrosomique** (figure 6.5b). Il en résulte que la membrane interne de l'acrosome devient la membrane plasmique de la tête du spermatozoïde. Il en résulte également la libération des enzymes contenues dans l'acrosome : hyaluronidase, acrosine, et β -N-acétylglucosaminidase, à l'endroit même où est fixé le spermatozoïde. L'acrosine lyse la ZP1 libérant les filaments de ZP2-ZP3, diminuant ainsi la résistance de la zone pellucide. La hyaluronidase élimine l'acide hyaluronique compris entre les mailles de la zone pellucide. La β -N-acétylglucosaminidase permet la rupture des liaisons entre le spermatozoïde et la zone pellucide pour faciliter son entrée dans l'espace péri-ovocytaire. Aidée par l'action de ces enzymes, la poussée du spermatozoïde par son flagelle est le moteur de son avancée vers l'espace péri-ovocytaire et la membrane de l'ovocyte.

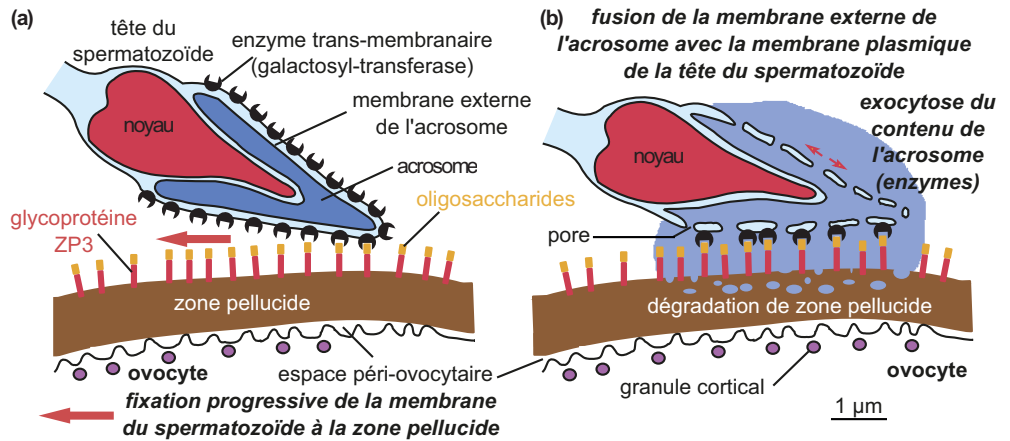


Figure 6.5 La réaction acrosomique.

(a) Reconnaissance, fixation ; (b) libération des enzymes de l'acrosome.

En quelques minutes, le spermatozoïde passe la zone pellucide, pénètre dans l'espace péri-ovocytaire et se couche contre la membrane plasmique de l'ovocyte II qui est hérissée de microvillosités. Il s'immobilise alors (figure 6.6a).

4.3 Seconde reconnaissance avant fusion des membranes plasmiques

Quelques spermatozoïdes parviennent à traverser la zone pellucide. L'un d'eux se fixe aux microvillosités et sa membrane plasmique fusionne avec celle de l'ovocyte II (figure 6.6b). L'interaction se produit dans la zone équatoriale de la tête du spermatozoïde, au niveau de la membrane interne de l'acrosome. À ce niveau, une protéine de la famille des disintégrines permet en même temps la fixation et la fusion. Les membranes des deux cellules fusionnent d'abord au niveau du point d'ancrage, puis la zone de fusion s'étend et le spermatozoïde pénètre peu à peu dans le cytoplasme de l'ovocyte (figure 6.6c). Dans tous les cas, le noyau et le centriole proximal pénètrent ; dans quelques cas, en particulier dans l'espèce humaine, la pièce intermédiaire et le flagelle pénètrent également puis se désagrègent. Les mitochondries du spermatozoïde dégénèrent de telle sorte que toutes les mitochondries du zygote et donc des cellules de l'adulte dérivent des mitochondries « maternelles », de l'ovocyte II. Le passage de

la membrane plasmique est moins spécifique qu'au niveau de la zone pellucide ; par exemple, des spermatozoïdes capotés de souris peuvent fusionner avec des ovocytes dépellucidés de hamster : la reconnaissance spécifique est principalement localisée sur la zone pellucide.

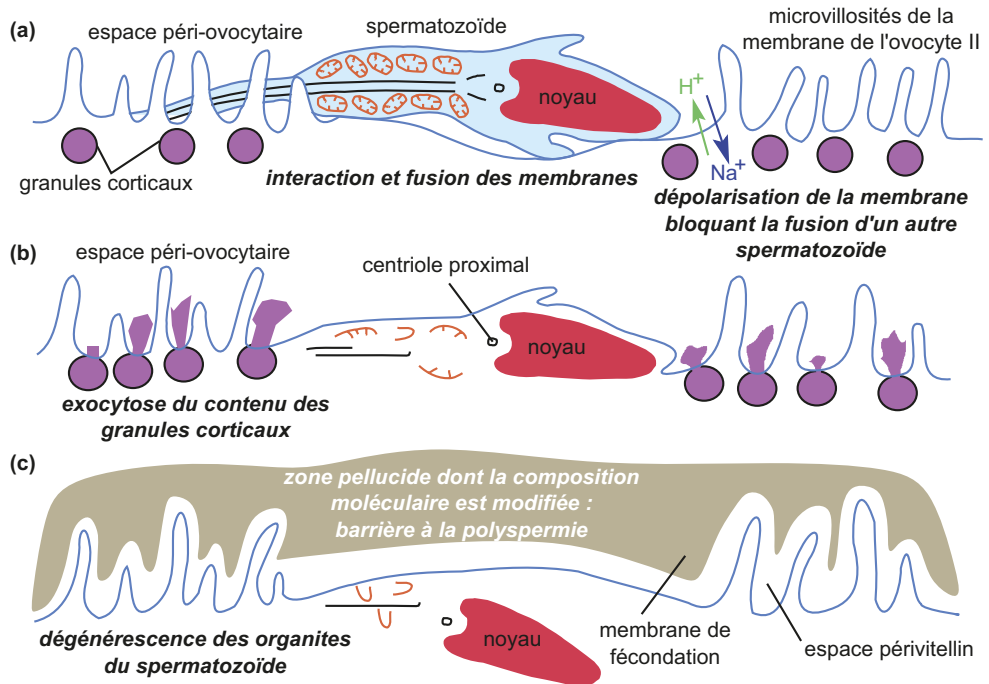


Figure 6.6 Interaction et fusion des membranes plasmiques.

(a) Interaction et dépolariation de la membrane plasmique de l'ovocyte. La zone pellucide n'est pas représentée. **(b)** Fusion entre les granules corticaux et la membrane plasmique. La zone pellucide n'est pas représentée. **(c)** Formation de l'espace périvitellin et de la membrane de fécondation.

4.4 Réaction de l'ovocyte II à la fusion des membranes

a) Le blocage de la polyspermie

Dès l'impact spermatique, se produisent l'exocytose des granules corticaux de l'ovocyte et un rejet d'eau dans l'espace péri-ovocytaire. La conséquence est la formation d'un espace plus important entre l'ovocyte et la zone pellucide, c'est un blocage physique de la **polyspermie**. Le contenu des granules corticaux hydrolyse les sites de reconnaissance des spermatozoïdes au niveau de la zone pellucide et de la membrane plasmique. Il modifie la composition moléculaire de la zone pellucide qui prend le nom de membrane de fécondation. Ces mécanismes s'opposent durablement à la polyspermie. Un autre mécanisme plus rapide mais transitoire précède l'exocytose des granules corticaux. Au point de fusion des membranes, une brusque entrée de Na^+ et une sortie de H^+ modifient le potentiel membranaire, qui passe de -60 mV à $+10 \text{ mV}$, et le pH cytoplasmique. La fusion provoque aussi la libération brutale du Ca^{2+} stocké dans le réticulum de la cellule pendant l'ovogenèse, générant ce que l'on appelle la vague calcique qui progresse dans toute la cellule à partir du point de fusion. Ce flux calcique permet l'exocytose des granules corticaux à partir du point de fusion des deux cellules (figure 6.6b). Il est également le signal du réveil métabolique de l'ovocyte. Des mécanismes semblables sont impliqués lors de la fécondation dans de nombreux groupes animaux.

b) L'activation métabolique, la reprise et la fin de méiose de l'ovocyte II

La reprise de l'activité métabolique est mise en évidence par l'élévation de la respiration. La reprise de la traduction d'ARNm transcrits et stockés au stade ovocyte I, marque le démarrage du programme de développement embryonnaire. L'élévation du taux de Ca^{2+} active une kinase qui provoque la destruction des substances bloquant la seconde division de méiose : on observe la reprise de la méiose de l'ovocyte II restée bloquée en métaphase II. Les n chromosomes sont chacun formés de 2 chromatides. À la télophase, les chromatides se séparent et 2 lots de chromosomes homologues s'isolent. L'un, entouré d'une faible quantité de cytoplasme se sépare (cytotidiérèse) ; il est à l'origine du 2^e globule polaire coincé entre l'ovocyte d'origine et la zone pellucide (figure 6.7a). L'autre lot progresse vers le centre, se décondense et une enveloppe nucléaire se forme. L'ensemble, chromosomes et enveloppe, constitue le **pronucléus femelle** (figure 6.7a). L'ovocyte II est maintenant un **ovotide**, c'est-à-dire le gamète femelle et en même temps déjà un zygote.

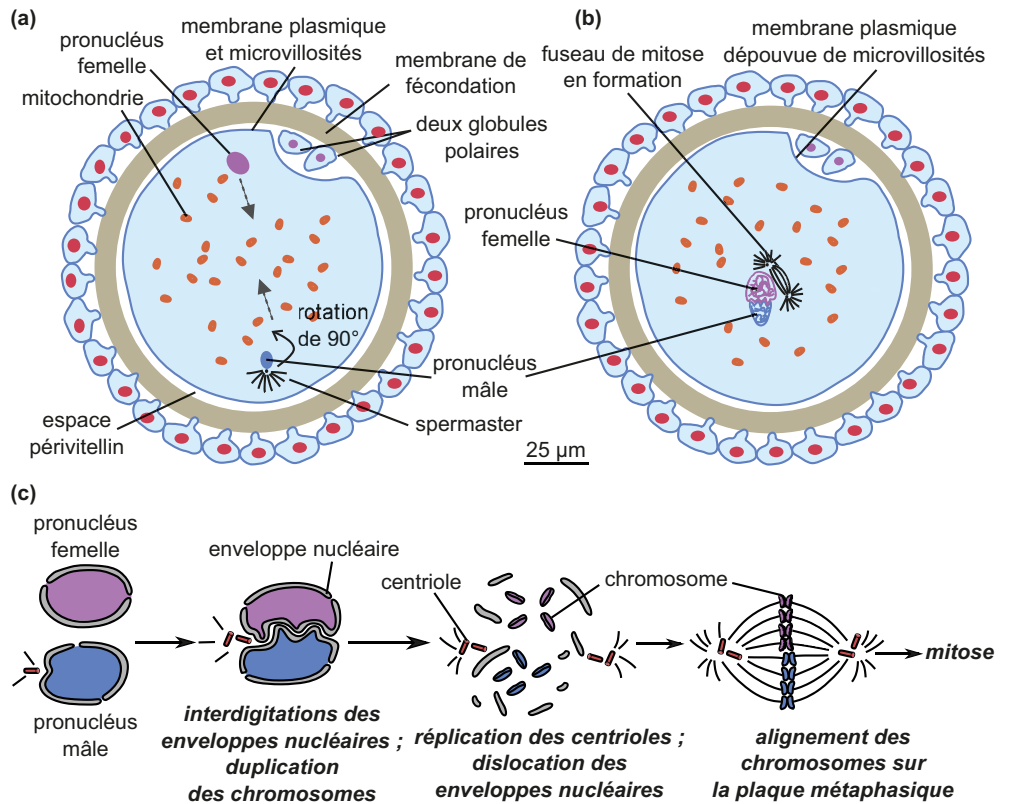


Figure 6.7 Les réactions d'activation.

- (a) La migration des pronucléi. (b) L'amphimixie sans caryogamie.
- (c) La préparation de la métaphase de la 1^{re} mitose.

c) Évolution et fusion des pronucléi

Les mitochondries et le flagelle du spermatozoïde dégèrent. Le noyau spermatique progresse vers le centre de l'ovotide, il perd son enveloppe, ses chromosomes se décondensent sous l'influence de substances déversées dans l'ovocyte par les cellules folliculaires juste avant l'ovulation. Une nouvelle enveloppe nucléaire se forme à partir du réticulum de l'ovocyte.

Il se forme ainsi le **pronucléus mâle** (figure 6.7). Le centriole proximal reste à son contact, il édifie un fuseau, le **spermaster** qui attire le pronucléus femelle au voisinage du pronucléus mâle. Alors même qu'ils migrent l'un vers l'autre, les 2 pronucléi entrent en phase S : ils répliquent leur ADN.

Le centriole se dédouble et le spermaster disparaît. Les 2 pronucléi se rejoignent au centre de l'œuf, cette étape est l'**amphimixie** ; les centrioles se mettent en place de part et d'autre (figure 6.7b). **Il n'y a pas de fusion des pronucléi**, les enveloppes nucléaires se fragmentent et disparaissent (figure 6.7c). Les centrioles édifient un fuseau mitotique et les chromosomes dupliqués de chaque pronucléus se disposent sur une plaque métaphasique, en 2 lots distincts, sans se mélanger (figure 6.7c).

Dès lors que la métaphase est engagée, la première division de segmentation (clivage) se poursuit. La télophase sépare 2 lots **diploïdes** génétiquement semblables. Les 2 premiers blastomères restent prisonniers de la zone pellucide. Depuis l'accrochage du spermatozoïde à la membrane plasmique de l'ovocyte, il s'est écoulé, chez l'humain, 28 à 32 heures.

La fécondation a donc pour conséquences essentielles :

- de reconstituer l'assortiment diploïde des chromosomes caractéristique de l'espèce ;
- d'établir le sexe chromosomique du nouvel individu ;
- de transmettre des caractères héréditaires maternels et paternels.

4.5 Complémentarité des gamètes

Bien que les gamètes soient très différents au plan structural et moléculaire (voir § 2.3), ils n'en demeurent pas moins complémentaires.

- Complémentarité des **comportements** qui favorise la rencontre des gamètes : spermatozoïde mobile, hyperactivé par la progestérone issue de l'ovocyte.
- Complémentarité des **génomés** qui assure le retour à la diploïdie. Bien que complémentaires, les pronucléi ne sont pas équivalents. Une empreinte parentale (empreinte génomique) marque les génomes. Elle est liée à des modifications des histones (méthylation ou acétylation) et de l'ADN (méthylations au niveau d'îlots de dinucléotides CpG sur l'un des deux allèles parentaux). Ces marques épigénétiques, qui n'affectent pas la séquence codante, sont héréditaires et conduisent à la répression stable d'un des deux allèles parentaux selon son origine. L'empreinte est apposée dans les gamètes. Chez le mâle, l'apposition des empreintes épigénétiques a lieu dans les spermatogonies, chez la femelle lors de la croissance des ovocytes primaires. Une centaine de gènes régulés par l'empreinte parentale ont été identifiés chez les mammifères.
- Complémentarité des **cytoplasmes** qui permet la réalisation de la fécondation et le début du développement :
 - apport des mitochondries par l'ovocyte à l'origine d'une hérédité maternelle ;
 - apport du centriole proximal par le spermatozoïde qui formera l'aster ;
 - apport des réserves protéiques, ribonucléoprotéiques pour assurer les premières étapes du développement par l'ovocyte.
- Complémentarité **moléculaire** qui permet la reconnaissance spécifique entre :
 - le spermatozoïde et la zone pellucide via des interactions enzyme/substrat, barrière à l'hybridation inter-espèces ;
 - le spermatozoïde et la membrane plasmique de l'ovocyte via des interactions récepteur/ligand.
- Complémentarité **moléculaire** qui permet d'éviter la polyspermie : acrosome du spermatozoïde, granules corticaux de l'ovocyte, formation de l'espace périvitellin.

Voir ouvrage
de 1^{re} année,
chapitre 15, § 2 et § 5

5 Caractéristiques du cycle de reproduction

Les mammifères comme les végétaux possèdent une période de reproduction inscrite dans un cycle de vie. Chez les mammifères, c'est un cycle **monogénétique**, une seule génération issue d'une seule cellule, le zygote provenant de la fusion de deux gamètes. Ce cycle de reproduction est caractérisé par des aspects génétiques et trophiques.

5.1 Un cycle avec une seule génération

Tous les cycles de reproduction sexuée mettent en jeu deux mécanismes cellulaires fondamentaux : la **méiose** et la **fécondation** (figure 6.8). Ces événements cellulaires complexes, parfois longs, sont **complémentaires**. En effet, la méiose induit la séparation des chromosomes homologues de chaque paire et conduit à des cellules haploïdes. Le rétablissement de la diploïdie est permis par la fécondation.

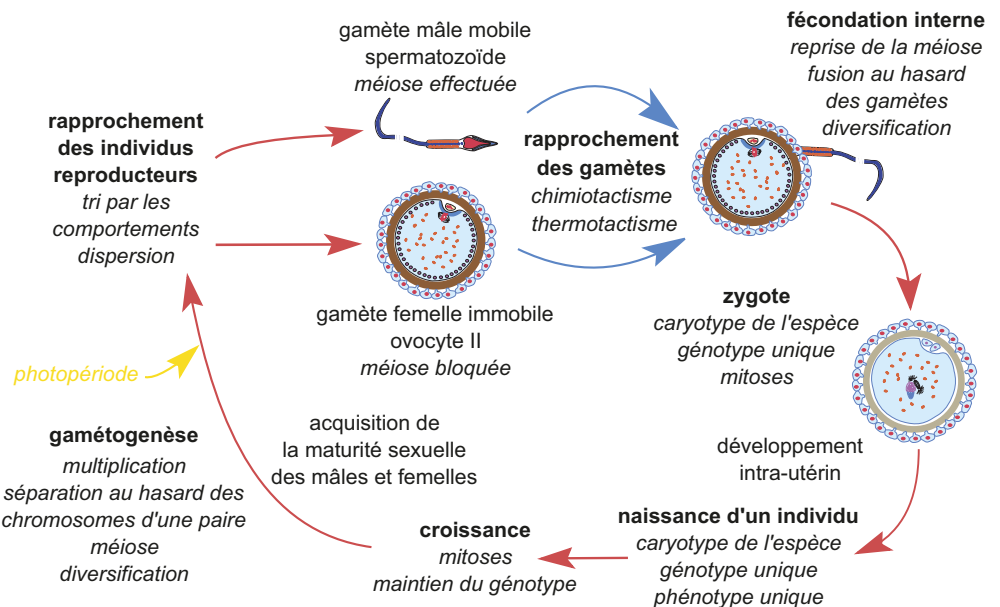


Figure 6.8 Le cycle de reproduction des mammifères.

5.2 Un zygote avec une combinaison allélique unique

La méiose est un événement majeur de **diversification génétique**. La division réductionnelle débute par un **brassage intrachromosomique** en recombinant le génome des deux chromosomes homologues (issus des parents). Ensuite, la succession des deux anaphases répartit l'information génétique recombinée de façon aléatoire entre les quatre gamètes : c'est le **brassage interchromosomique**. Ce simple phénomène de répartition aléatoire explique l'extrême diversité des gamètes formés : chez l'humain, qui a 23 paires de chromosomes, le seul brassage interchromosomique permet de faire apparaître 2^{23} gamètes différents, soit environ 8 millions. La reproduction sexuée permet l'apparition de nouvelles combinaisons alléliques, grâce aux brassages génétiques associés à la méiose, dont les conséquences sont amplifiées par la rencontre au hasard des gamètes lors de la fécondation. Méiose et fécondation réalisent un brassage génétique et participent à la stabilité des espèces et à la diversité des individus.

Voir ouvrage de
1^{re} année, chapitre 13
figure 13.14

Voir chapitre 3, § 2

5.3 Coût énergétique élevé de la reproduction

Un individu ne se reproduit pas avant d'avoir lui-même acquis un certain développement. Dans la majorité des espèces animales, l'individu commence par se développer, ses dépenses énergétiques sont alors tournées vers sa propre croissance, puis il acquiert sa maturité sexuelle, ce qui stoppe sa croissance, et ses dépenses énergétiques sont alors tournées vers la reproduction. La formation des gamètes mâles comprend plusieurs divisions cellulaires qui conduisent à former un grand nombre de cellules reproductrices. Les femelles produisent peu de gamètes. Les mammifères sont une espèce à **stratégie K** : croissance lente, maturité sexuelle tardive, grande taille, longue durée de vie. Les femelles restent non réceptives après la fécondation pendant de longues périodes et consacrent beaucoup de temps à prendre soin des petits. Les individus ont une faible descendance. Au total, la reproduction sexuée des mammifères représente donc un coût énergétique élevé pour un individu.

6

Une reproduction parfois contrôlée

Certains mammifères comme les bovins ont été domestiqués, en conséquence l'homme contrôle leur reproduction de deux manières : en choisissant les reproducteurs, en réalisant artificiellement certaines étapes du cycle de reproduction.

6.1 La sélection

La reproduction sexuée génère une descendance qui a toutes les caractéristiques de l'espèce et plus particulièrement certains caractères parentaux. La **sélection** de géniteurs porteurs de caractères intéressants permet d'obtenir en grand nombre des individus portant ces caractères. Parmi les caractères recherchés, l'homme est intervenu énormément dans la reproduction des bovins pour améliorer les productions de viande ou de lait. Il le fait encore, c'est la conséquence de la **domestication**.

Le séquençage du génome bovin a été achevé en 2009 et les connaissances acquises fournissent les bases de la sélection génomique grâce à un outil : le polymorphisme mononucléotidique (ou SNP pour *Single Nucleotide Polymorphism*). Les SNP sont des sites pour lesquels deux chromosomes diffèrent – sur un segment donné – par une seule paire de nucléotides ; ils sont stables, très abondants, distribués uniformément dans tout le génome et ils constituent plus de 90 % des différences génétiques entre individus. En identifiant et en comparant les SNP de géniteurs dont les qualités sont connues grâce à leur descendance, on sait estimer le lien entre chaque SNP et un caractère donné. On peut alors, en identifiant ces marqueurs SNP, prédire les qualités reproductrices d'un jeune sujet avant qu'il ne se soit reproduit donc sans étudier sa descendance. La **sélection génomique** se révèle donc beaucoup plus rapide que la sélection phénotypique ; elle est aussi applicable à de grands effectifs.

6.2 L'insémination artificielle (IA)

On l'utilise chez les bovins depuis les années 1940. C'est aujourd'hui la méthode la plus utilisée ; au cours de l'année 2020, 6 694 145 inséminations ont été réalisées en France. Pour cela, il faut collecter le sperme d'un taureau sélectionné puis l'introduire dans les voies génitales de la femelle. Les taureaux utilisés sont des animaux sélectionnés par l'éleveur pour leurs caractères intéressants. Les objectifs sont variés :

- maintien de la diversité génétique et des standards de la race, production de viande, rusticité ;
- obtention des hybrides issus de races différentes par croisement. Les hybrides réunissant les caractères parentaux sont souvent plus vigoureux, plus performants que les géniteurs eux-mêmes (phénomène d'hétérosis ou vigueur hybride).

Voir l'ouvrage
de 1^{re} année
chapitre 1, § 4.1,
découverte 1 et 2

Cette méthode permet l'amélioration de la génétique à partir des mâles. En revanche, elle impose de diversifier les donneurs de sperme pour éviter la consanguinité.

6.3 Transfert d'embryon

Le transfert d'embryon consiste à faire produire un grand nombre d'embryons à une vache par le biais d'injections hormonales (hormones hypophysaires gonadotropes FSH et LH) permettant des ovulations multiples (super-ovulation) et donc des fécondations multiples. On obtient ainsi en moyenne 5 embryons par vache. Ces embryons sont ensuite prélevés à un stade précoce (avant implantation) et transférés dans l'utérus d'autres vaches où ils se développeront. Des traitements hormonaux permettent de synchroniser les cycles sexuels de la donneuse et des receveuses car l'utérus des receveuses doit être prêt à accueillir l'embryon au moment du transfert. Outre qu'elle permet d'obtenir un nombre élevé de veaux à partir d'une vache et d'un mâle aux qualités intéressantes, cette méthode permet d'évaluer a posteriori les qualités des géniteurs, à partir des qualités de leur nombreuse descendance.

6.4 Clonage

Chez les animaux d'élevage, le clonage pour obtenir un ensemble d'individus ayant le même génome a été réussi pour la première fois chez le mouton en 1986, par la technique de transfert de noyaux issus de cellules embryonnaires dans des ovocytes préalablement énucléés, puis chez la vache avec la naissance de 8 veaux mâles issus d'un même embryon donneur de noyaux. En 1997, une avancée technologique a été franchie avec l'obtention d'une brebis (la brebis Dolly) par clonage somatique. Un noyau diploïde prélevé d'une cellule somatique adulte est microinjecté dans un ovocyte II préalablement énucléé. Le zygote obtenu est réimplanté dans une femelle porteuse pour assurer la gestation. Aujourd'hui, bon nombre de bovins et ovins sont clonés par cette méthode. Grâce au clonage somatique, il est envisagé de recréer des géniteurs d'exception pour la reproduction, de conserver des races en voie de disparition.

ZOOM 1

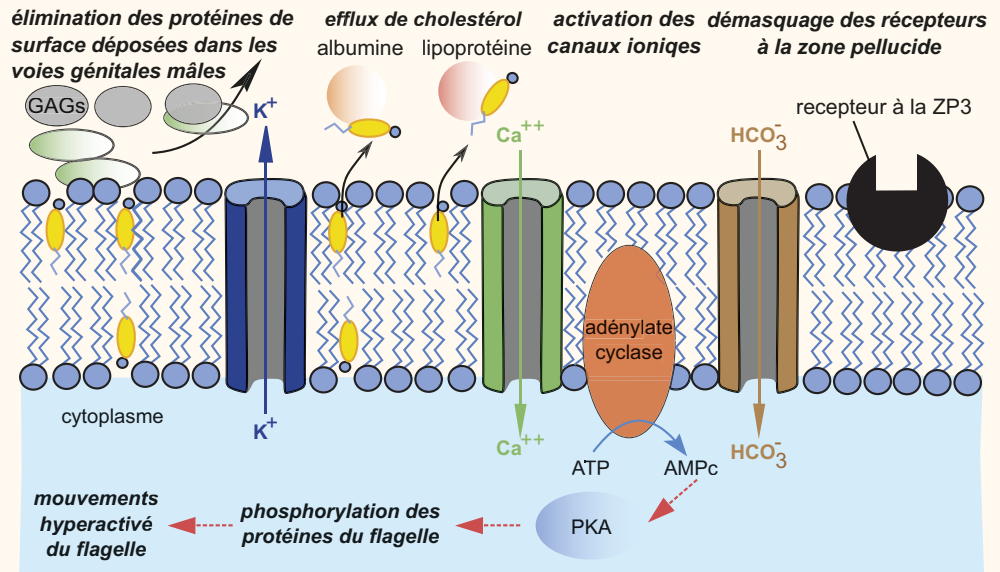
La capacitation rend le spermatozoïde apte à la fécondation

La **capacitation** est une différenciation des spermatozoïdes, une maturation post-testiculaire. Elle commence par l'élimination des protéines superficielles qui couvrent la surface de la membrane plasmique des spermatozoïdes et qui proviennent de l'épididyme et du liquide séminal. Cette élimination a lieu dans l'utérus et l'oviducte, dès le passage du col utérin. Les **glycosaminoglycanes** (GAGs : héparine, chondroïtine sulfate) des voies génitales femelles fixent les protéines de revêtement. Elle se prolonge par l'élimination du cholestérol inséré dans la bicouche lipidique de la membrane des spermatozoïdes par fixation à l'albumine et à la lipoprotéine HDL. Cet efflux de cholestérol :

- provoque une augmentation de la fluidité membranaire ;
- permet l'ouverture des canaux ioniques, sortie de K^+ , entrée de Ca^{2+} et d' HCO_3^- ;
- augmente le métabolisme cellulaire basal ;
- active l'adénylate cyclase à l'origine d'une augmentation de l'AMPc, second messenger contrôlant l'activité d'une protéine kinase, la PKA.

Au total, ces événements moléculaires génèrent l'hyperactivité du spermatozoïde.

La redistribution des phospholipides et l'entrée des ions Ca^{2+} démasquent également les récepteurs oligosaccharidiques et protéiques par lesquels le spermatozoïde se fixe à la protéine ZP3 de la zone pellucide.



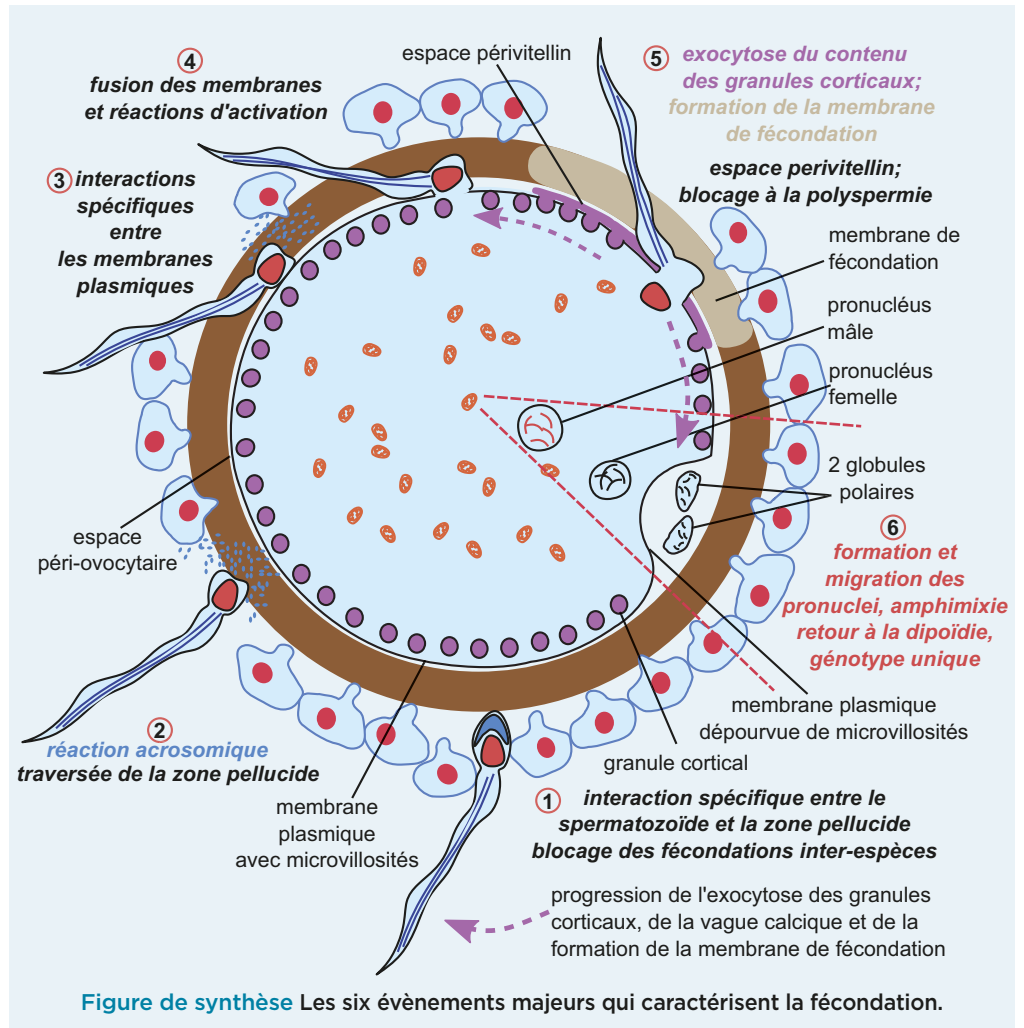
Les événements moléculaires liés à la capacitation des spermatozoïdes.

Réviser

Résumé

La reproduction sexuée des mammifères s'inscrit dans un cycle de reproduction lié au cycle des saisons. Elle est à l'origine d'une multiplication des individus d'une population et de leur diversification. Les gamètes se différencient dans les gonades ; ce sont des cellules radicalement différentes. Le rapprochement des gamètes s'accompagne fréquemment de phénomènes de tri (choix du partenaire ; barrières aux croisements consanguins) qui jouent sur les processus de diversification.

La fécondation est précédée d'une reconnaissance entre les gamètes, à l'échelle moléculaire, qui fait barrière à l'hybridation interspécifique. Elle se réalise lors de la fixation d'un spermatozoïde à la zone pellucide de l'ovocyte II. La fécondation consiste d'abord en la fusion des membranes des gamètes (plasmogamie) puis en un rapprochement des matériels génétiques des gamètes (caryogamie) juste avant le début de la première mitose du zygote. La dépolarisation transitoire de la membrane de l'ovocyte fécondé et l'exocytose des granules corticaux empêchent toute fécondation avec un nouveau spermatozoïde (polyspermie). La fécondation aboutit à la formation d'un zygote diploïde qui formera un nouvel individu unique de l'espèce. Au total, la reproduction sexuée des mammifères représente donc un coût énergétique élevé pour un individu. Les mammifères sont des stratégies K.



S'entraîner

QCM de connaissances

- 1** À propos de la fécondation des mammifères.
 - a. Elle se déroule dans l'utérus.
 - b. Elle réunit aléatoirement deux gamètes parmi les millions produits.
 - c. C'est un exemple de reproduction sexuée.
 - d. Elle résulte de la fusion de cellules somatiques diploïdes.
- 2** Le zygote issu de la fécondation :
 - a. Contient une combinaison unique de nouveaux allèles.
 - b. Contient la même combinaison allélique que ses géniteurs.
 - c. Contient la même combinaison allélique que l'un de ses géniteurs.
 - d. Contient une combinaison allélique identique aux autres descendants de l'espèce.

- 3 À propos de la réaction acrosomique lors de la fécondation.
- a. Les granules corticaux fusionnent avec la membrane plasmique de l'ovocyte.
 - b. Elle conduit à la fusion des membranes interne et externe de l'acrosome.
 - c. Elle démasque les récepteurs membranaires du spermatozoïde.
 - d. Elle provoque la décondensation du matériel génétique mâle.

Question de synthèse courte

Du gamète au zygote chez les mammifères.

Sujet sur documents (analyse et mise en relation)

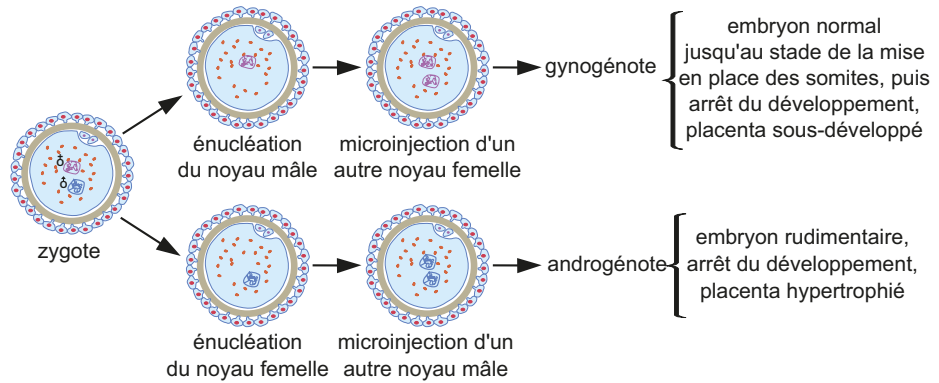


Figure 6.9 Complémentarité des génomes parentaux lors du développement.

On s'intéresse à la complémentarité des génomes parentaux lors du développement de l'embryon de vertébrés. Chez la souris, après fécondation, on peut enlever à l'aide d'une micropipette un pronucléus et le remplacer par le pronucléus mâle ou femelle d'un autre zygote. On obtient ainsi les premières étapes du développement d'un embryon diploïde dont le génome est exclusivement d'origine mâle (androgénote), ou exclusivement d'origine femelle (gynogénote). Les résultats de l'expérience sont présentés dans la figure 6.9.

- 1 Interprétez les résultats des expériences.
- 2 Que pouvez-vous en conclure sur l'importance de la complémentarité des génomes pour le développement embryonnaire ?

Structures impliquées dans la reproduction sexuée

Activités pratiques

PLAN DU CHAPITRE

- 1 Les structures reproductrices des angiospermes
- 2 Les structures de dissémination et de dispersion des embryophytes
- 3 Les gonades des mammifères

INTRODUCTION

Les chapitres 4 et 6 ont étudié les rôles des cellules reproductrices : gamètes (chez tous les embryophytes et les mammifères) ou spores (chez les embryophytes). Ils ont aussi été l'occasion de constater que la reproduction sexuée est associée à une dissémination des individus, y compris chez les embryophytes, qui sont des êtres vivants fixés.

- ➔ Quelle est l'organisation des structures formant les cellules reproductrices, chez les embryophytes, et chez les mammifères ?
- ➔ Quelles sont les modalités de la dissémination des individus chez les angiospermes ?

1

Les structures reproductrices des angiospermes

Voir ouvrage de 1^{re} année, TP 11

Les fleurs constituent les organes reproducteurs des angiospermes. Les pièces fertiles mâles ou **étamines**, dont l'ensemble forme l'**androcée**, entourent le **pistil** ou **gynécée** formé par l'ensemble des **carpelles** (pièces femelles). Il est assez facile de réaliser, avec une lame de rasoir, des coupes fines d'étamine ou de pistil, et de les monter entre lame et lamelle pour observation microscopique.

1.1 Interpréter des coupes d'anthers à différents stades

Le pollen (gamétophyte mâle) est produit dans la partie distale renflée de l'étamine, l'**anthère**, portée par un filet. À maturité, l'anthère s'ouvre par des fentes de déhiscence libérant de très nombreux grains de pollen.

Sur une préparation du commerce, une coupe transversale d'anthère se reconnaît à sa forme (**figure TP4.1a**) : deux paires d'amas cellulaires, les **sacs polliniques**, sont réunies par un connectif. Dans la paroi de l'anthère, on repère aisément l'**assise mécanique** dont les cellules parallépipédiques sont pourvues d'épaississements lignifiés sur cinq de leurs six faces.

L'interprétation d'une coupe varie un peu selon le degré de maturité de l'anthère.

- Une anthère jeune montre 4 sacs polliniques, dont la paroi comprend plusieurs couches de cellules (**figure TP4.1c et d**). À l'intérieur des sacs polliniques, on peut distinguer des cellules en division (méiose) si l'anthère est très jeune, des **tétrades** (groupe de 4 méiospores, encore

appelées microspores, réunies par une paroi de callose) ou des grains de pollen (reconnaisables à leur exine épaisse) si l'anthère est plus avancée.

- Une anthère proche de la déhiscence montre une paroi amincie, à la suite de la disparition des assises les plus internes, assises transitoires et tapis dont le contenu sert à la nutrition des **grains de pollen** en formation. Au cours de cette maturation, les deux sacs polliniques d'une demi-anthère se trouvent alors réunis en une seule loge (figure TP4.1b) qui contient des grains de pollen formés de deux cellules.

Lors de la déhiscence de l'anthère mature, la déformation des cellules de l'**assise mécanique** entraîne la déchirure de la paroi de chaque loge pollinique au niveau de zones de moindre résistance, ou **zone de déhiscence**. Le pollen est alors dispersé ; s'il parvient à germer sur le stigmate d'une fleur de la même espèce et compatible, il engendrera les gamètes mâles.

Voir chapitre 4,
zoom 1 et § 2.2b

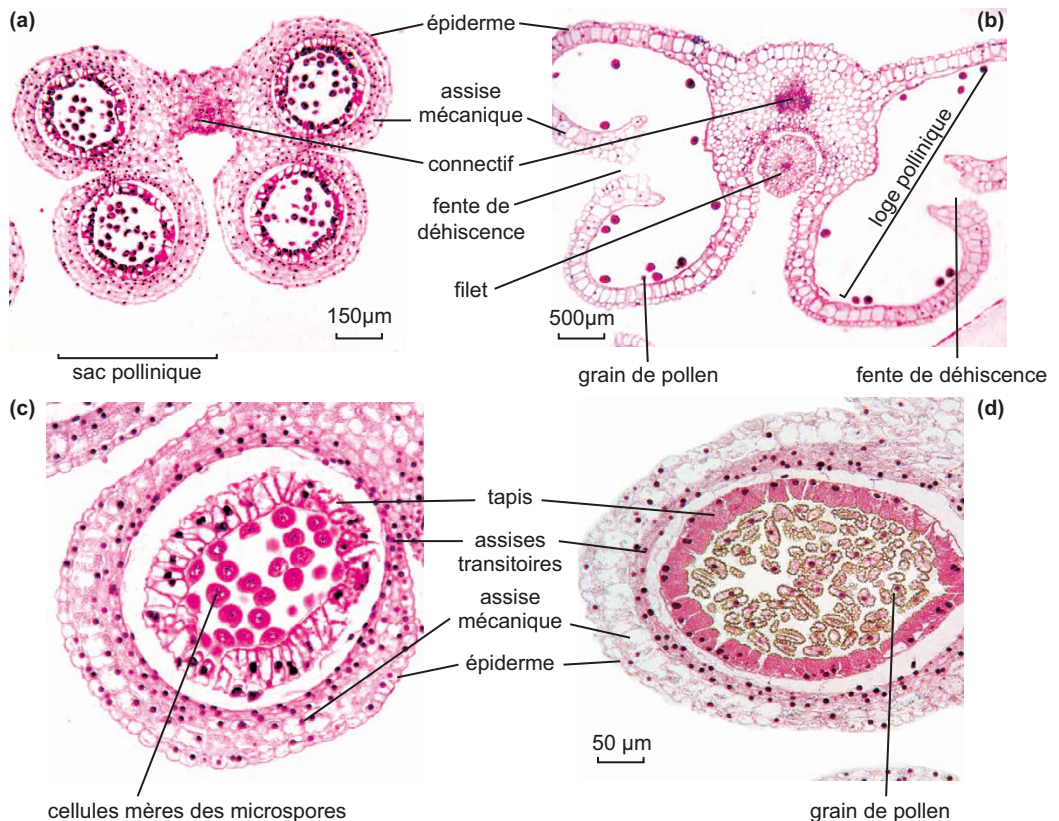


Figure TP4.1 Coupes d'anthère à différents stades.

Vue d'ensemble d'une coupe transversale d'anthère de lis jeune (a) et déhiscente (b). Détail d'un sac pollinique montrant les cellules mères des spores en cours de division (méiose) (c) et d'un sac pollinique avec des grains de pollen (d) ; remarquer l'exine, colorée en vert.

1.2 Interpréter des coupes d'ovaire et d'ovules

Le pistil, situé au centre de la fleur, est formé d'un ou plusieurs **carpelles** qui sont alors fréquemment soudés entre eux. Il comporte une partie basale renflée, l'ovaire, surmontée d'un axe, le style, évasé en son sommet, le stigmate.

Sur une préparation du commerce, une coupe transversale dans l'ovaire (figure TP4.2a) montre la présence d'une ou plusieurs loges carpellaires abritant un ou des ovules, structures ovoïdes

Voir chapitre 4, figure 4.7

renfermant chacune un sac embryonnaire (gamétophyte femelle). Un ovule est formé de plusieurs cellules (figure TP4.2b) ; ce n'est donc pas le gamète femelle. C'est l'oosphère de chaque sac embryonnaire qui joue ce rôle.

Dans le nucelle d'un jeune ovule, on peut repérer une cellule à gros noyau, la cellule-mère des spores qui, par une méiose dont les divisions sont inégales, engendre une seule méiospore (ou macrospore) formant le sac embryonnaire, par des mitoses.

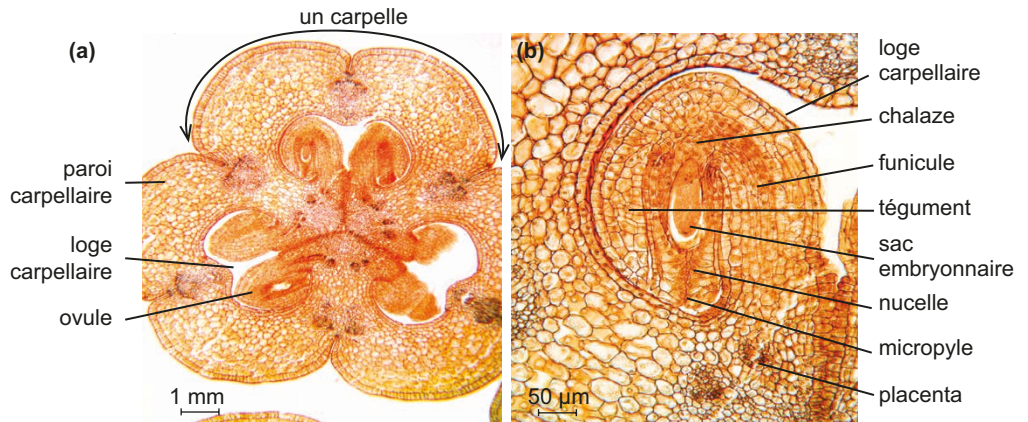


Figure TP4.2 Coupe transversale d'ovaire de lis : (a) vue d'ensemble ; (b) détail d'un ovule.

(a) L'ovaire de lis est formé de 3 loges correspondant chacune à un des carpelles du gynécée. Sur la coupe, chaque loge montre 2 ovules, mais il en existe d'autres aux différents niveaux de l'ovaire. (b) Le micropyle correspond à un orifice où le tégument de l'ovule est absent ; la chalaze, au point d'entrée des tissus conducteurs dans l'ovule. L'ovule s'insère à un placenta de l'ovaire, par un filament appelé funicule. Chaque ovule contient un sac embryonnaire, mais une coupe d'ovaire ne passe pas au niveau de chacun d'entre eux. Sur la photographie (b), sont visibles deux groupes de noyaux (plus foncés) : au pôle micropylaire, il s'agit des noyaux de l'oosphère ou des synergides ; au pôle chalazial, ce sont les noyaux des antipodes. La cellule centrale (non distincte ici) présente deux noyaux et une grosse vacuole.

2 Les structures de dissémination ou de dispersion

2.1 Reconnaître une structure de dissémination ou de dispersion

Les grains de pollen et les graines des angiospermes, les spores des fougères sont des structures qui peuvent être transportées loin de la plante qui les a produites. Elles sont préalablement libérées par l'ouverture (ou déhiscence) des organes qui les produisent (figure TP4.3). Elles présentent des caractéristiques communes : petite taille (par rapport à la plante), état déshydraté associé à une vie latente permettant de résister à des conditions extérieures défavorables, des enveloppes protectrices, des structures contenant un génome (haploïde dans les noyaux du pollen et des spores ; diploïde dans les cellules de l'embryon des graines) et des réserves qui sont utilisées lors de la germination. Après celle-ci, les spores et les graines forment une nouvelle plante de l'espèce (directement pour la graine, et indirectement pour la spore qui donne un prothalle sur lequel se développe potentiellement une nouvelle fougère après fécondation) : ce sont des structures de **dissémination des individus**. À partir du génome du pollen se forment les gamètes mâles ; c'est une structure de **dispersion de l'information génétique**, préalable à l'hétérogamie.

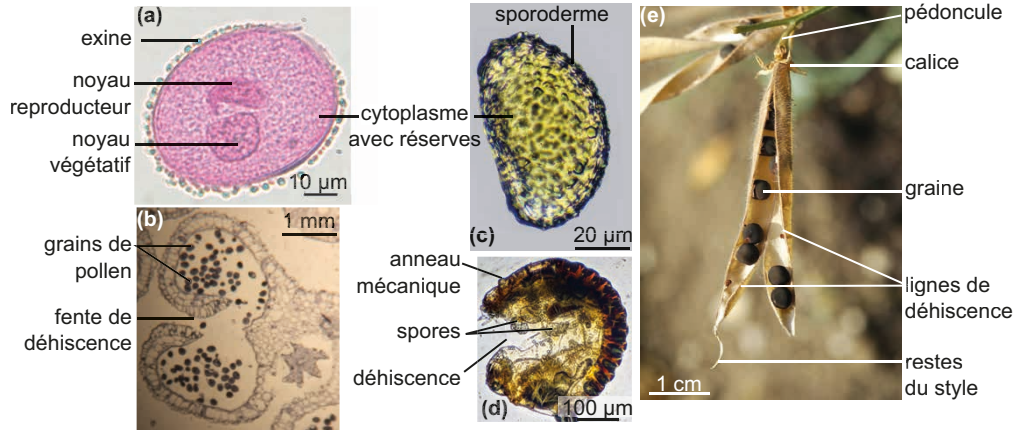


Figure TP4.3 Pollen, spore, graine et les organes déhiscents qui les produisent.

(a) Pollen de lis (MO $\times 400$) ; (b) étamine de lis déhiscente (MO $\times 100$) ; (c) spore (MO $\times 600$) et (d) sporange déhiscents de polypode (MO $\times 100$) ; (e) gousse de pois de senteur déhiscente et montrant les graines.

(c) et (d) avec l'aimable autorisation de Jacques Jardin.

2.2 Distinguer une graine d'un fruit

Chez les angiospermes, à la suite de la fécondation, la fleur se transforme en fruit et ses ovules deviennent des graines (à l'intérieur du fruit).

- Deux types d'indices permettent de reconnaître un fruit (figure TP4.4a) :
 - l'étude morphologique montre des restes (souvent transformés) des pièces florales : toujours au moins la trace du style ou du stigmate (sous forme d'une excroissance plus ou moins marquée), parfois des traces des pièces périnthaires (sépalés, le plus souvent, ou pétales) et quelques fois même des étamines ;
 - un fruit contient des graines (sauf s'il s'agit d'un fruit parthénocarpique, obtenu sans fécondation, comme la banane) ;

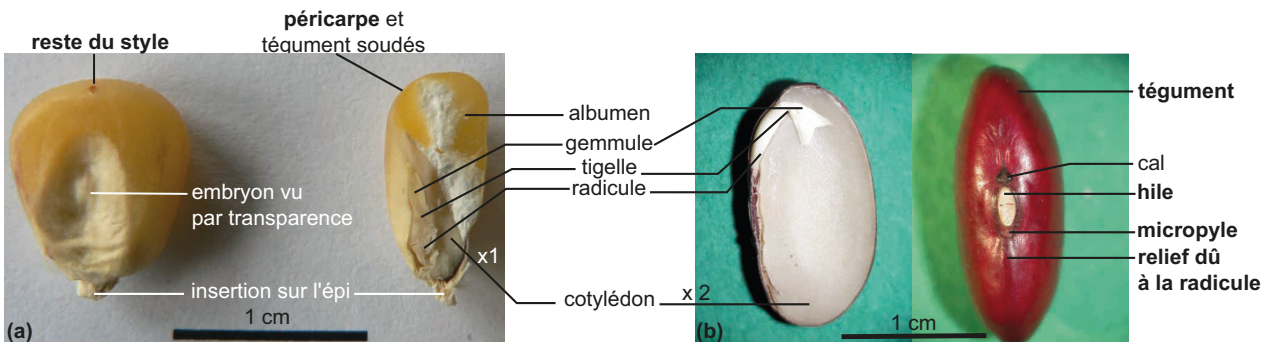


Figure TP4.4 Caryopse de maïs (a) et graine de haricot (b).

En gras les caractéristiques morphologiques d'un fruit en (a) et d'une graine en (b). L'albumen du haricot ne persiste pas dans la graine dont les réserves sont contenues dans les cotylédons : la graine est exalbuminée ; celle contenue dans le caryopse de maïs est albuminée.

- À la **surface d'une graine** chercher à repérer :
 - la cicatrice laissée par l'attache de la graine dans le fruit (hile), le micropyle (orifice à travers le tégument) ;

Voir chapitre 4, figure 4.8

– et parfois un relief dû à une radicule proéminente, qui peut aider à repérer le micropyle car elle pointe dessus (figure TP4.4b).

Seule une observation attentive permet de distinguer certains fruits secs (comme celui du maïs) d'une graine : en effet, dans les caryopses (caractéristiques des poacées), l'enveloppe du fruit (péricarpe) et le tégument de la graine sont soudés (figure TP4.4a) : on ne peut donc pas dégager la graine du fruit. C'est un exemple de **convergence** adaptative.

- Lors de la dissection d'une graine, mettre en évidence :
 - l'**embryon** issu du zygote principal formé d'ébauches d'organes végétatifs (gemmule, tigelle, radicule) ;
 - des **réserves** contenues soit dans l'albumen (issu du zygote accessoire) si la graine est **albuminée**, soit dans le ou les cotylédon(s) tubérisé(s) (issus du zygote principal) si la graine est **exalbuminée**. Le nombre de cotylédons (un ou deux) permet de préciser l'appartenance de l'espèce aux monocotylédones ou aux dicotylédones.

2.3 Identifier le type d'un fruit

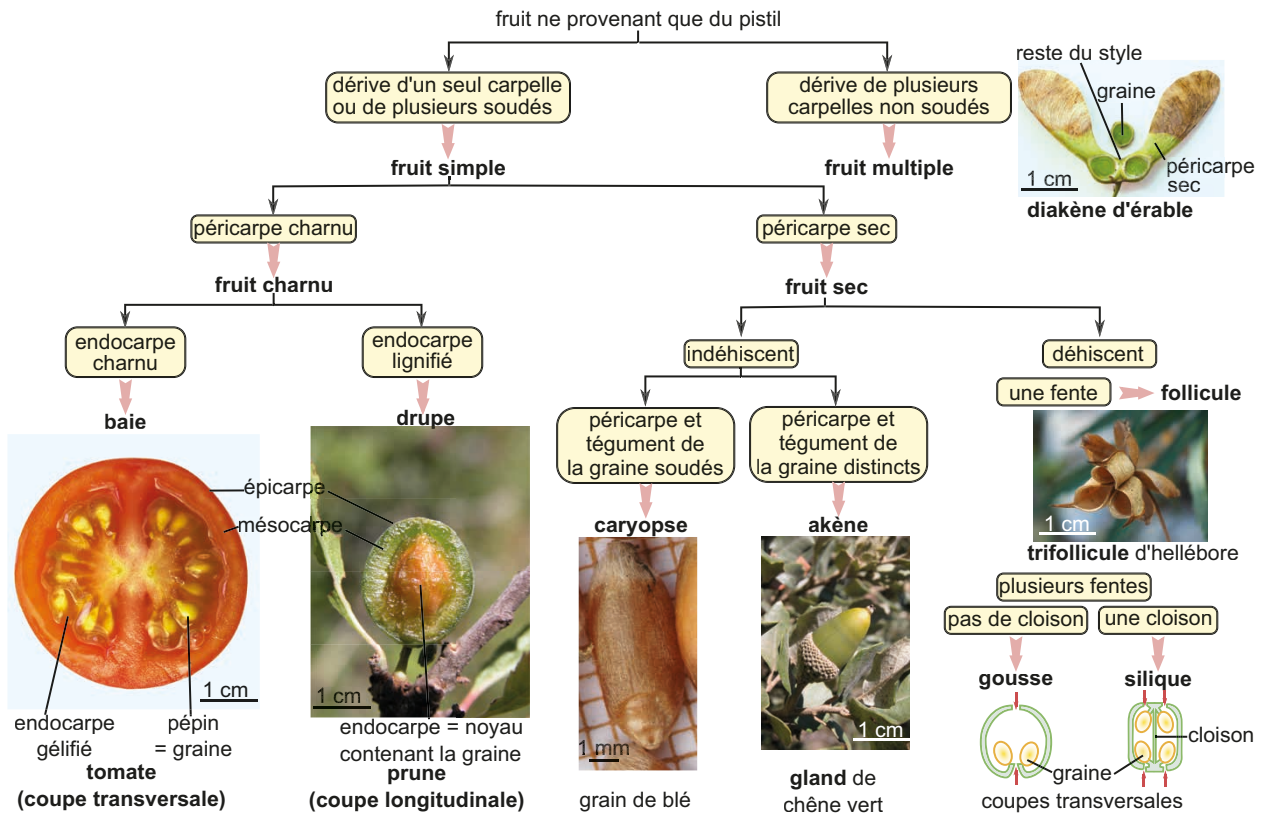


Figure TP4.5 Clef pour identifier les différents fruits simples du programme de BCPST. (Grain de blé : *Triticum aestivum* - Ploufragan-France octobre 2006, Mikrolit/wikimedia.org).

L'analyse d'un fruit prend en compte les points suivants.

- Montrer qu'il s'agit d'un fruit et non d'une graine (restes de pièces florales, contient des graines).
- Remarquer si le fruit dérive d'autres parties de la fleur que le pistil (fruit complexe comme la fraise) ou seulement du pistil.
- Dans ce dernier cas, préciser les caractères du pistil d'où provient le fruit : ovaire supère ou infère ; nombre de carpelles et de loges ; nombre d'ovules par loge. Les **fruits simples** (les

plus répandus) proviennent du gynécée d'une fleur, ce gynécée pouvant être composé soit d'un carpelle, soit de n carpelles soudés ; les **fruits multiples** proviennent d'un gynécée constitué de plusieurs carpelles libres entre eux.

- Identifier la nature du fruit et le mode de déhiscence associé en utilisant la clef de la [figure TP4.5](#). Un fruit multiple est désigné du nom du fruit élémentaire qui le constitue, associé au préfixe « di », « tri », « poly » suivant le nombre de ses unités élémentaires.

2.4 Identifier les modalités de la dissémination d'une semence

Les semences (graines ou fruits) des angiospermes présentent des caractéristiques différentes en fonction des agents de leur dissémination ([figure TP4.6](#)).

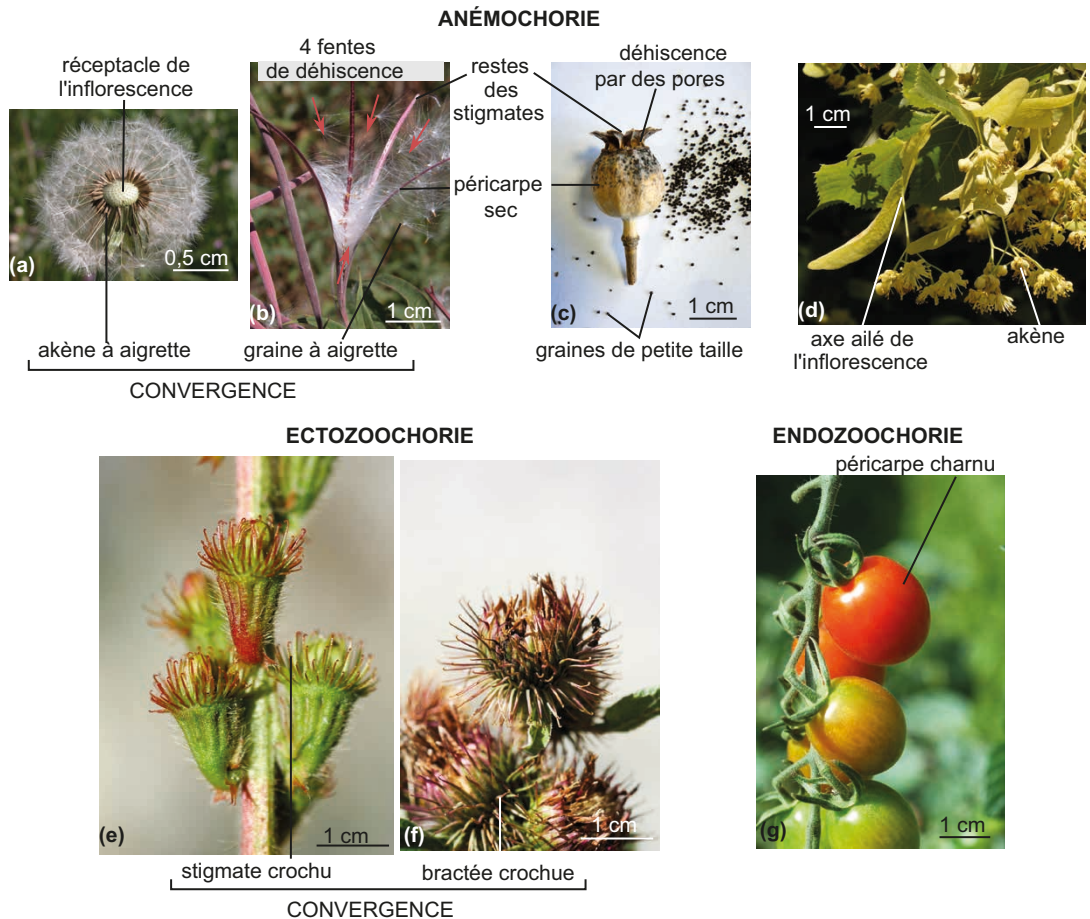


Figure TP4.6 Caractéristiques des semences en fonction des agents de leur dissémination.

(a) Akènes à aigrette du pissenlit (astéracée) ; (b) fruit de l'épilobe (onagracée) libérant ses graines à aigrette ; (c) fruit de pavot (papavéracée) libérant de petites graines ; (d) infrutescence ailée du tilleul (tiliacée ; photo D. Poisson) ; semences s'accrochant aux animaux : (e) polyakènes d'aigremoine (rosacée) ; (f) infrutescence de bardane (astéracée) ; (g) fruit charnu (baie) d'un plant de tomate (solanacée).

- Celles qui sont disséminées par le vent (**anémochorie**) sont de petite taille ou montrent des aigrettes ou des expansions ailées augmentant leur portance.

- La dissémination par les animaux peut se faire soit par des expansions crochues qui s'accrochent au pelage ou au plumage (**ectozoochorie**) soit après ingestion par des animaux frugivores qui rejettent les graines non digérées dans leurs excréments (**endozoochorie**). Les mêmes caractéristiques peuvent être présentes sur des graines (figure TP4.6a) ou des fruits (figure TP4.6b), des fruits (figure TP4.6e) ou des infrutescences (figure TP4.6f), ce qui constitue une **convergence adaptative**.

3 Les gonades des mammifères

Voir ouvrage de 1^{re} année, TP 1, § 3

Chez les mammifères, les sexes sont séparés ; ce sont des animaux gonochoriques. La dissection d'une souris a permis d'observer les **gonades** où sont produits les gamètes : ovaires, chez les femelles, testicules chez les mâles. L'étude de coupes histologiques permet de localiser les cellules reproductrices dans ces organes.

3.1 Localisation des ovocytes dans les ovaires

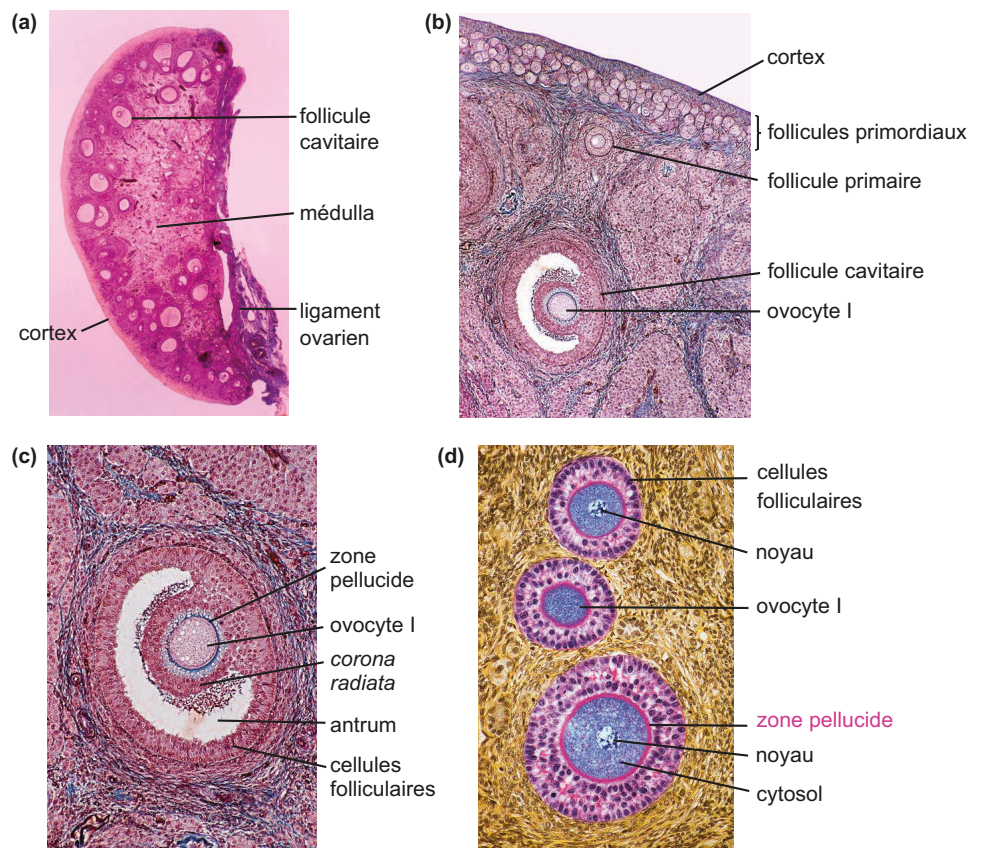


Figure TP4.7 Les follicules et ovocytes dans l'ovaire.

(a) Coupe transversale d'ovaire de chat (MO ×2,5), nombreux follicules en développement. **(b)** Coupe transversale d'ovaire, région du cortex, follicules primordiaux. Un follicule primaire et un follicule cavitaire (MO ×40). **(c)** Détail de **(b)**, follicule cavitaire (MO ×50). **(d)** Trois follicules primaires (MO ×100). (<https://www.gettyimages.fr>).

Voir chapitre 6, figure 6.2

Une étude d'ensemble d'une coupe transversale d'ovaire (figure TP4.7) montre des structures pluricellulaires de section circulaire, dont la taille varie de 0,1 à plusieurs millimètres. Ce sont

des **follicules ovariens**. Au sein de chaque follicule se trouve un ovocyte I, bloqué en prophase I de la méiose. L'étude histologique de l'ovaire d'un mammifère permet d'observer les différentes phases de l'évolution des follicules, processus appelé **folliculogenèse** qui se déroule de la puberté à la ménopause. On observe alors peu de modifications de l'ovocyte I (hormis une croissance) : la méiose ne reprend qu'au moment de l'ovulation (expulsion de l'ovocyte hors de l'ovaire).

3.2 Localisation des spermatozoïdes dans les tubes séminifères

Une coupe transversale de testicule (**figure TP4.8**), montre des structures de section ovoïde, les tubes séminifères, séparés par du tissu interstitiel.

- La paroi des tubes séminifères est constituée par un **épithélium pluristratifié**. La cavité centrale (ou lumière) de certains tubes laisse voir des flagelles de **spermatozoïdes** dirigés vers le centre. Les tubes séminifères du testicule sont le siège de la **spermatogenèse**, processus formant les spermatozoïdes de manière continue à partir de la puberté.
- Le **tissu interstitiel** est un tissu conjonctif : il contient des vaisseaux sanguins et lymphatiques, des nerfs et les cellules de Leydig qui produisent de la testostérone.

Une observation de détail de l'épithélium séminifère (**figure TP4.8b**) permet de distinguer des noyaux sphériques à différents niveaux de condensation de leur ADN. Ces cellules représentent les différents stades de la spermatogenèse qui inclut la méiose. Vers le centre du tube, on observe des petits noyaux allongés, à l'ADN très condensé. Ils appartiennent aux cellules issues de la méiose qui, en se différenciant, deviennent des spermatozoïdes. Lors de cette différenciation se forme en particulier le flagelle qui permet d'identifier les spermatozoïdes.

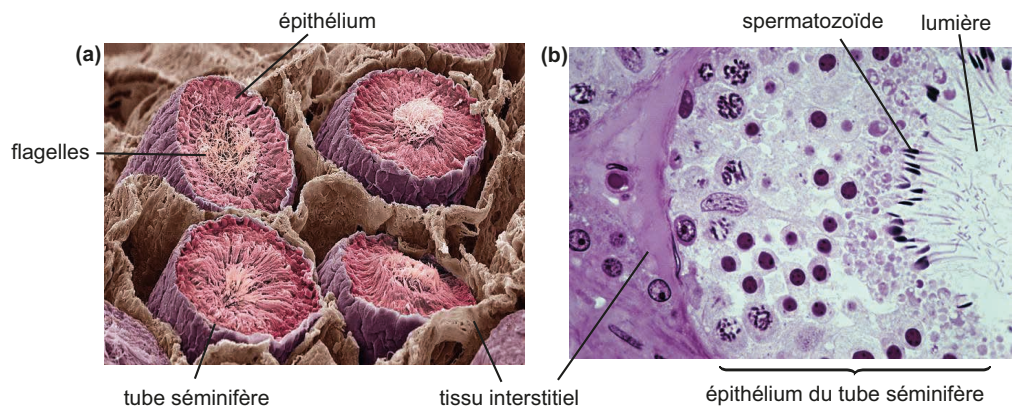


Figure TP4.8 Localisation des spermatozoïdes dans les tubes séminifères.

(a) Coupe transversale de testicule, micrographie électronique à balayage colorée (MEB $\times 100$). (b) Tube séminifère de testicule humain. Détail de l'épithélium, spermatogenèse (MO $\times 250$). (<https://www.gettyimages.fr>).

Voir chapitre 6,
figure 6.3

S'entraîner

QCM à partir de documents

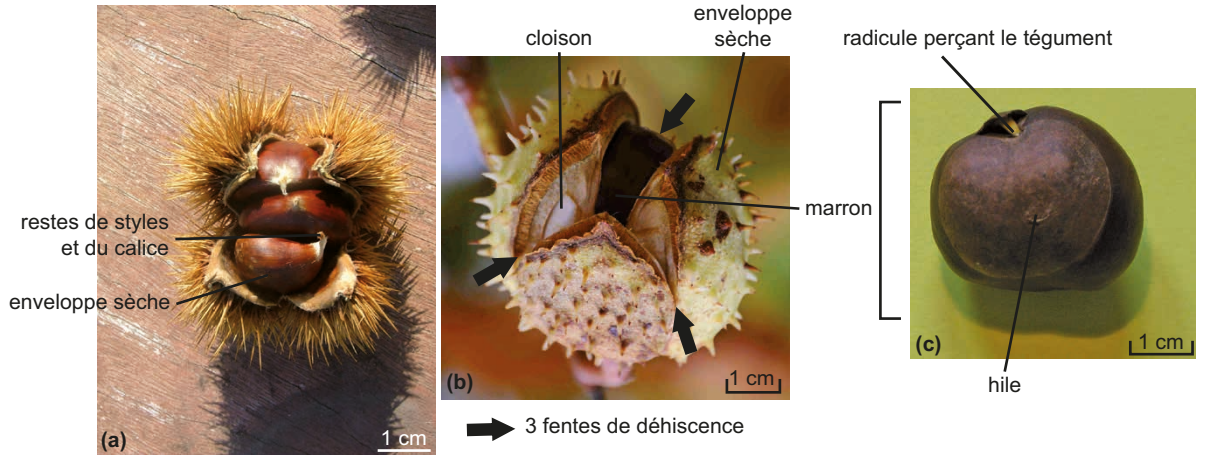


Figure TP4.9 Châtaignes (a) et marron (b) dans leur bogue ; (c) marron extrait de sa bogue.

Choisir les propositions exactes.

- a. Châtaignes et marrons sont des graines.
- b. Le fruit du marronnier est sec et déhiscents.
- c. Le fruit du châtaigner est un akène.
- d. La dissémination des châtaignes se fait par ectozoochorie.
- e. Marrons et châtaignes montrent des caractères convergents et adaptés à la barochorie.