

MODALITES DE LA REPRODUCTION CHEZ LES ANIMAUX ET LES VEGETAUX

Introduction

Une des caractéristiques des êtres vivants est la capacité à se reproduire. Ainsi, des générations d'organismes d'une même espèce se succèdent grâce à la reproduction. La reproduction peut être de deux types : sexuée, mettant en jeu des cellules reproductrices (les gamètes) ou asexuée. Suivant les modalités de reproduction, la diversification génétique des individus est plus ou moins importante. Dans le cas de la reproduction sexuée, il y a alternance de phases, haploïde et diploïde. Deux phénomènes permettent le passage d'une phase à l'autre : la méiose, division cellulaire qui produit des cellules haploïdes (gamètes ou spores) et la fécondation qui aboutit à des cellules diploïdes par fusion de cellules haploïdes.

La reproduction asexuée quant à elle ne fait intervenir ni méiose ni fécondation, il s'agit d'une reproduction monoparentale sans mise en jeu de cellule sexuelle.

Ce chapitre montrera, à l'aide d'un nombre limité d'exemples, pris chez les animaux et les végétaux, les différentes modalités de rapprochement des gamètes, en fonction du milieu de vie des espèces conduisant à divers types de fécondation. Nous verrons ensuite la place de la reproduction sexuée dans les cycles de développement de plusieurs organismes avant d'analyser les diverses modalités de reproduction asexuée chez les Angiospermes exclusivement.

I La nécessité de rapprochement des gamètes et le milieu

A/ Le rapprochement des gamètes en milieu aérien

1. Cas d'un organisme animal : exemple des Mammifères

a) Des gamètes mâles motiles

Motile : qui se déplace par lui-même ≠ mobile : qui peut être déplacé.

Voir TP pour l'observation de tubes séminifères dans des coupes de testicules, l'organisation du spermatozoïde, ainsi que la dissection de la souris pour l'organisation de son appareil reproducteur.

Les spermatozoïdes libérés par les tubes séminifères mesurent environ 60µm de long et sont constitués :

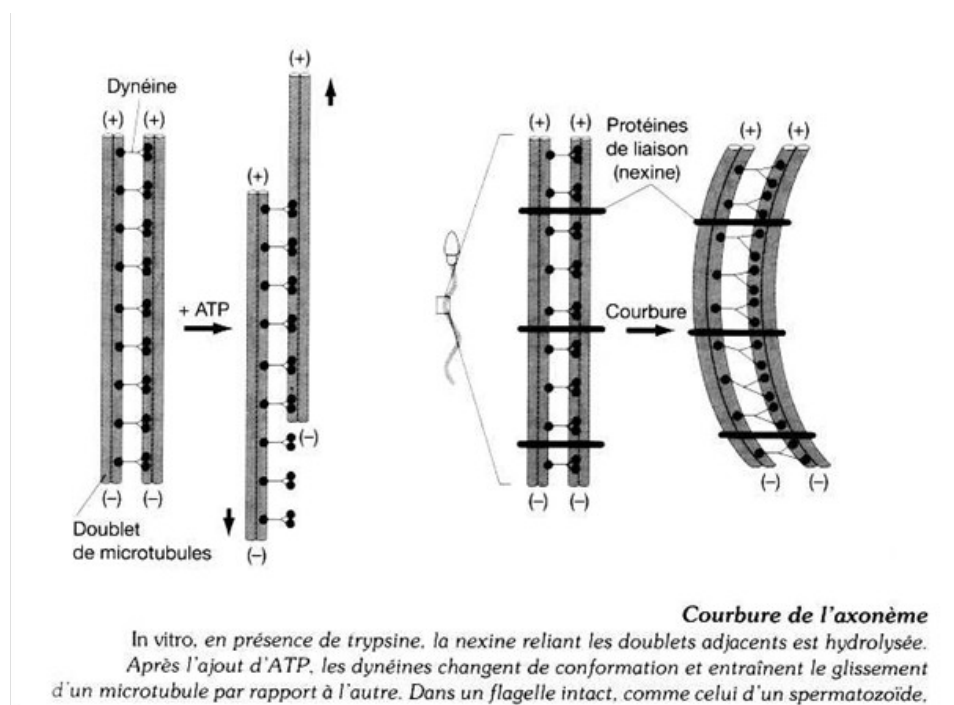
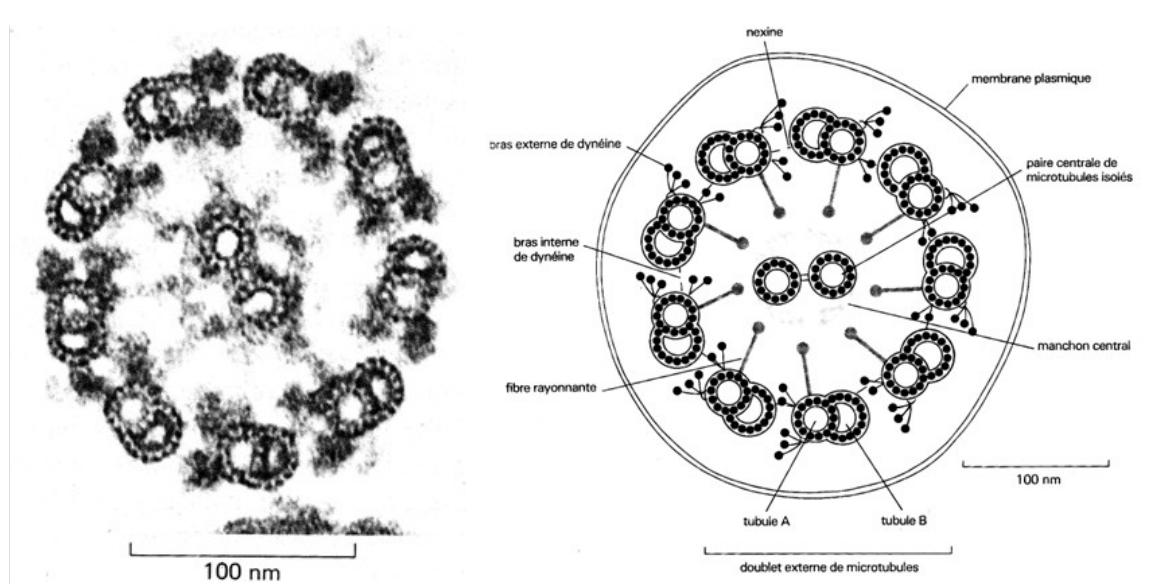
- d'une tête renfermant un noyau haploïde surmonté par l'acrosome et un cytoplasme très réduit ;
- d'une pièce intermédiaire où se situent les centrioles proximal et distal, la base de l'axonème du flagelle et un nombre important de mitochondries disposées de façon hélicoïdale ;
- et un flagelle, dans lequel se poursuit l'axonème, qui assure la motilité du gamète.

Ainsi, les spermatozoïdes mûrs sont des cellules spécialisées ne présentant que les éléments nécessaires à leur fonction de transfert du patrimoine génétique mâle et chez l'Homme d'un centriole (le centriole proximal) vers le gamète femelle

Les spermatozoïdes formés présentent un profilage hydrodynamique et une polarité fonctionnelle. En effet, l'information génétique et les dispositifs de reconnaissance et digestion des enveloppes

Les spermatozoïdes sont situés à l'avant alors que le dispositif propulseur est situé à l'arrière, permettant le déplacement orienté du spermatozoïde.

Les spermatozoïdes sont des cellules motiles (qui se déplacent seules) grâce au fonctionnement de leur flagelle. Celui-ci renferme un axonème constitué de 9 doublets de microtubules périphériques reliés les uns aux autres par des bras de dynéine (moteur moléculaire) et reliés à un doublet de microtubules centraux par d'autres protéines.



Organisation en CT d'un axonème et mécanisme moléculaire de torsion de doublets adjacents

A la sortie des testicules, les spermatozoïdes sont immatures, ils ne sont ni motiles ni féconds. Une maturation se déroule donc en dehors de la gonade, précisément dans l'épididyme.

L'épididyme remplit différents rôles :

- le transport des spermatozoïdes vers le système éjaculateur

- la réabsorption d'eau, d'ions et de protéines ce qui permet la concentration des spermatozoïdes
- la sécrétion d'enzymes, qui modifient le revêtement membranaire des spermatozoïdes et qui protègent les spermatozoïdes au cours de leur transit. Il s'agit de la mise en place du manteau des spermatozoïdes ou décapacitation. Différentes protéines sont ajoutées à la membrane plasmique du spermatozoïde : vers l'acrosome, des récepteurs à la zone pellucide de l'ovocyte ; dans la région post-acrosomique, des récepteurs à la membrane plasmique de l'ovocyte...
- des modifications morphologiques des spermatozoïdes (condensation accrue de la chromatine par remplacement des histones par des protamines...)
- l'acquisition de la motilité des spermatozoïdes

L'activité épидидymaire est contrôlée par des facteurs testiculaires, des facteurs épидидymaires et des hormones.

Ainsi, dans l'épидидyme, plusieurs modifications biochimiques touchent les spermatozoïdes ce qui les rend apte à reconnaître le gamète femelle et à le féconder (acquisition du pouvoir fécondant) mais ils doivent encore subir une étape de capacitation dans les voies génitales femelles.

Enfin, des glandes annexes sont associées aux canaux déférents, l'ensemble formant les voies génitales mâles. Ces glandes sécrètent 50 à 95% du volume du plasma séminal et leur activité sécrétoire est contrôlée par des hormones.

Le plasma séminal qui regroupe l'ensemble des sécrétions de ces glandes annexes apporte des substrats énergétiques aux spermatozoïdes et dilue les gamètes ce qui permet d'activer leur motilité. Le liquide permet aussi un meilleur transfert des spermatozoïdes dans le tractus génital femelle en neutralisant le pH acide des sécrétions vaginales.

b) Des gamètes femelles riches en réserves

La formation des gamètes femelles chez les mammifères se déroule dans les ovaires. Voir TP pour ovogénèse et folliculogénèse

L'ovocyte est émis dans les trompes au stade II, comportant un blocage en métaphase II tant qu'il n'y a pas d'activation de l'ovocyte par un spermatozoïde, c'est-à-dire tant qu'il n'y a pas fécondation.

L'ovocyte II libéré hors de l'ovaire lors de l'ovulation est au repos métabolique. Il est non motile, assez gros, haploïde et protégé par deux enveloppes : la zone pellucide et les cellules de la granulosa formant la corona radiata.

Le gamète femelle ainsi libéré contient des réserves métaboliques sous forme de vitellus et des réserves d'information, des ARN. Les granules corticaux situés à la périphérie sont formés à partir de vésicules golgiennes, ils contiennent en particulier des protéases et des glycosaminoglycanes qui joueront un rôle lors de la fécondation. Les mitochondries sont nombreuses ainsi que les ribosomes.

Finalement, le gamète femelle est une cellule hautement spécialisée subissant une longue différenciation. Il contient presque tous les éléments nécessaires au début du développement du zygote.

c) La libération des gamètes des Mammifères

Chez les Mammifères, la fécondation est interne : les gamètes mâles sont déposés dans le tractus génital femelle au moment du coït pour permettre la reproduction. Ceci nécessite une érection du pénis et une éjaculation. Dans l'espèce humaine, le sperme est éjaculé dans le vagin et sur le col de

l'utérus alors que dans l'espèce *Mus musculus*, le sperme est éjaculé dans le col ou directement dans l'utérus.

Les spermatozoïdes libérés sont motiles (motilité acquise dans l'épididyme) mais nécessitent une dernière phase d'activation pour être féconds. La capacitation se déroule directement dans les voies génitales femelles.

La durée de la fécondance des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles est de quelques heures à quelques jours dans l'espèce humaine.

Le complexe gamétique constitué par l'ovocyte II entouré de cellules folliculaires, expulsé par l'ovaire, est capté par le pavillon de l'oviducte, passant ainsi la discontinuité existant entre la gonade et les voies génitales. L'ovocyte est transporté passivement par des battements ciliaires et des contractions de l'oviducte jusqu'à l'ampoule où aura lieu la rencontre avec les gamètes mâles. La durée de fécondabilité de l'ovocyte est de quelques heures avec un maximum de 24 h. Une fois libéré de l'ovaire, l'ovocyte est alors capable de fusionner avec un seul spermatozoïde.

Le gamète femelle reste donc protégé dans l'appareil génital femelle situé dans la cavité abdominale de l'organisme. On observe ainsi une protection importante du gamète femelle des mammifères, gamète non libéré dans le milieu aérien environnant donc non exposé aux contraintes de ce milieu. Ainsi, chez les mammifères, la reproduction se fait par anisogamie, zoogamie et oogamie.

2. Cas d'un organisme végétal : exemple d'un Filicophyte, le polypode vulgaire

Voir TP 2 pour le cycle de vie du Polypode

Le gamète femelle est donc resté totalement immobile. La reproduction se fait donc là encore par anisogamie, zoogamie et oogamie. Les gamètes mâles sont libérés dans le milieu extérieur, pourtant desséchant, mais la fécondation est strictement dépendante de la présence d'eau (film présent entre deux prothalles). La protandrie, c'est-à-dire le fait que le prothalle soit d'abord mâle puis femelle (anthéridies mûres avant les archégones) limite l'autofécondation et favorise ainsi le brassage génétique.

La densité de prothalles doit être suffisante pour que la rencontre entre gamètes soit possible.

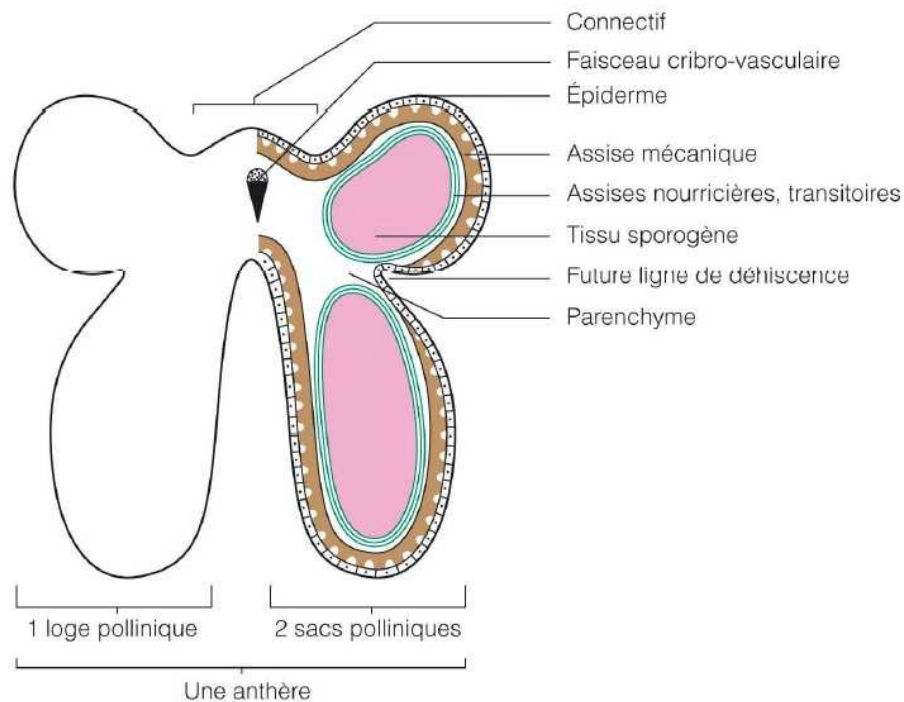
3. Cas d'un organisme végétal : exemple des Angiospermes

Voir TP 2, 3 et 4 pour le cycle de vie d'une Angiosperme, l'organisation florale et la pollinisation, les graines et les fruits

Étant donné l'immobilité des Angiospermes, leur reproduction nécessite le transfert des gamètes mâles d'une plante à une autre, via le milieu aérien. On observe une protection des gamètes mâles dans une structure particulièrement résistante, le grain de pollen. Les gamètes mâles ne sont ainsi jamais en contact direct avec le milieu extérieur aérien. Le matériel génétique haploïde est protégé au sein du grain de pollen. On peut mettre cela en relation avec la colonisation du milieu aérien dans lequel plusieurs paramètres peuvent dégrader le matériel génétique (par exemple, les rayons ultra-violet).

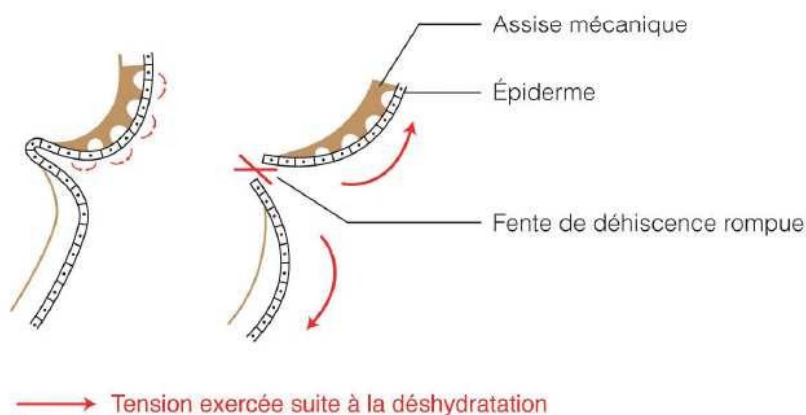
Le gamète femelle est protégé dans le sac embryonnaire, qui lui-même est entouré du nucelle de l'ovule et protégé par les deux téguments de l'ovule ; l'ovule étant lui-même protégé à l'intérieur de l'ovaire dans le gynécée de la fleur.

On observe donc une protection très importante du gamète femelle des angiospermes, gamète jamais libéré dans le milieu aérien environnant.



Structure d'ensemble d'un anthère

A maturité, les deux loges formant une anthère s'ouvrent au niveau de la fente de déhiscence. Cette déhiscence est permise précisément par la déshydratation des cellules de l'assise mécanique qui présentent un épaississement pariétal de lignine en forme de fer à cheval. La sortie d'eau du cytoplasme des cellules de l'assise mécanique provoque une diminution du volume de ces cellules. Or toute leur périphérie est lignifiée hormis leur face externe, c'est donc à ce niveau que la rétraction se réalise, provoquant des tensions de proche en proche.



Principe de fonctionnement d'une assise mécanique et déhiscence

Les grains de pollen sont alors libérés dans le milieu aérien environnant. La pollinisation comprend le transport du pollen de l'étamine d'une fleur sur les stigmates d'une fleur, la même ou une autre. La rigidité et l'imperméabilité de la paroi du grain de pollen lui confèrent une résistance importante aux contraintes du milieu aérien telle que la déshydratation. D'autre part, le grain de pollen est lui-même déshydraté ce qui augmente ses capacités de résistance. Toutefois, le pouvoir germinatif d'un grain de pollen est généralement perdu en moins de 24 heures donc la pollinisation doit être efficace et assez rapide pour conduire éventuellement à une fécondation. Les grains de pollen ont des

structures très diverses d'une espèce à une autre et on observe une relation importante entre cette structure et le type de pollinisation de l'espèce considérée.

a) Pollinisation par le vent

Certains grains de pollen présentent un rapport élevé surface/masse ce qui engendre une vitesse de chute faible. La pollinisation de ces espèces est assurée par le vent, il s'agit de l'anémogamie ou anémophilie. Les grains de pollen des espèces anémogames peuvent être transportés dans un rayon important (jusqu'à plusieurs dizaines de kilomètres).



Exemple de fleurs anémogames : les poacées

La dispersion étant aléatoire, ce type de pollinisation nécessite la production d'un très grand nombre de grains de pollen. A titre d'exemple, un pied de maïs produit 50 millions de grains de pollen alors que 1000 suffisent à féconder tous les ovules d'un pied de maïs.

On note aussi des adaptations au niveau des pièces reproductrices femelles des espèces anémogames, également liées à l'aléa de la dispersion par le vent : les stigmates qui représentent les surfaces réceptrices du pistil sont bien souvent très développés ce qui augmente la probabilité de dépôt d'un grain de pollen sur les pièces fertiles femelle d'une autre fleur. On peut citer les stigmates plumeux des Poacées (ou Graminées) et les stigmates en pinceau des orties. On observe aussi la réduction de certaines pièces florales (sépalés ou pétales) au profit de celles plus adaptées à la capture du pollen, comme le stigmate.

Ces espèces anémophiles représentent environ 10 % des plantes à fleurs.

b) L'eau comme vecteur de pollinisation

= l'hydrogamie. Dans le cas des Angiospermes aquatiques, l'eau est le vecteur de pollinisation mais le milieu est alors le milieu aquatique et non le milieu aérien, ce qui sort du cadre de l'étude réalisée dans ce paragraphe.

L'hydrogamie est rare. On l'observe chez des Monocotylédones marines que sont les Zostères et les Posidonies. Le pollen est libéré dans l'eau et se déplace au gré des courants. Sa forme allongée augmente la probabilité de rencontre du stigmate qui est de grande dimension.

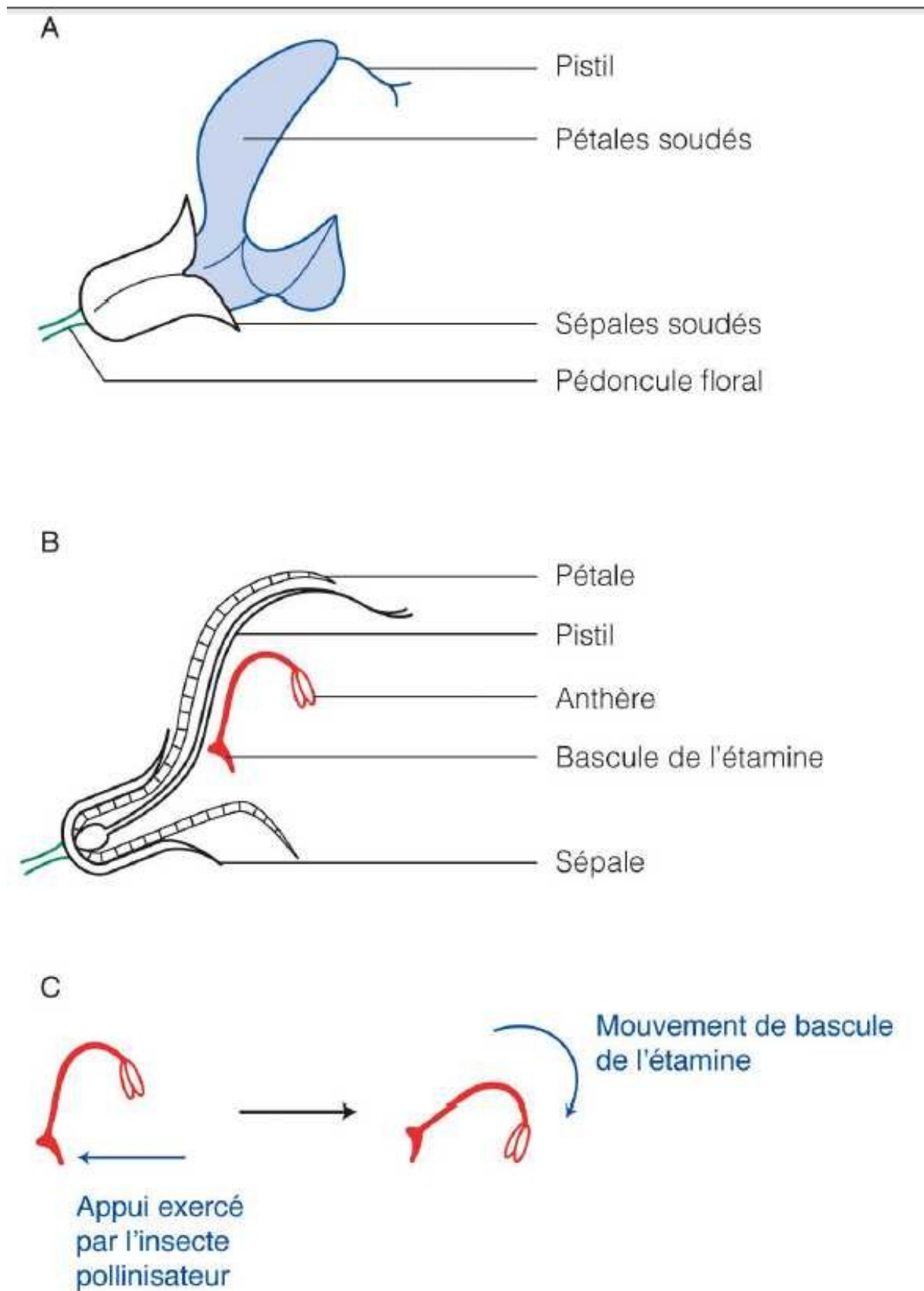
L'hydrogamie est aussi rencontrée en eau douce, dans le cas de la Vallisnérie qui est une espèce dioïque immergée. Les anthères matures sont libérées du plant et étant donné leur faible densité, elles rejoignent la surface de l'eau où elles flottent jusqu'à rencontrer une fleur femelle.

c) Pollinisation par les animaux

La zoogamie est le mode de pollinisation retrouvé le plus fréquemment au sein des espèces d'Angiospermes. Sous nos latitudes, ce sont les Insectes qui réalisent le transport, plus ou moins aléatoire, du pollen sur des papilles stigmatiques, on parle alors d'entomogamie ou entomophilie. Les insectes venant récupérer du nectar (source de glucides) et/ou du pollen (source de protéines, de sucres, de lipides et de sels minéraux), se chargent en pollen (sur leur abdomen, sur leurs pattes...) et le transfèrent ensuite sur le stigmate d'une autre fleur.

Les insectes pollinisateurs appartiennent aux ordres des Coléoptères (ex. la cétoine), des Lépidoptères (les papillons), des Diptères (ex. les syrphes) et principalement, des Hyménoptères (ex. les abeilles, les bourdons). Les abeilles présentent des soies branchues sur le corps qui permettent la fixation de dizaines de milliers de grains de pollen. Elles se nourrissent exclusivement de nectar et de pollen et butinent de façon assez spécifique une espèce à un temps donné, représentant un vecteur de pollinisation très efficace.





Tous les Insectes pollinisateurs exploitent de façon monospécifique leur environnement à un temps donné en butinant des fleurs d'une même espèce plusieurs jours de suite. Ainsi, les Insectes

pollinisateurs permettent le brassage des grains de pollen entre individus et parfois entre individus d'espèces différentes, ce qui contribue à l'évolution des espèces végétales en favorisant des transferts horizontaux de gènes.

En Europe, la production de 84% des espèces cultivées dépend directement de la pollinisation par les Insectes et particulièrement par les abeilles. Les espèces végétales entomogames présentent différents caractères :

- des dispositifs qui favorisent l'approche et la visite des insectes pollinisateurs : un périanthe souvent organisé de façon zygomorphe, vivement coloré, qui joue le rôle de stimulant optique pour les insectes et/ou un périanthe qui dégage une odeur différente de celle de l'appareil végétatif, ce qui joue le rôle de stimulant chimique pour les Insectes.
- des caractéristiques florales qui favorisent le transport du pollen : pollen assez gros, de 100 à 300µm de diamètre en moyenne ; une exine très ornementée et un pollen gluant ce qui favorise l'accrochage aux soies des Insectes ; un stigmate réduit mais présentant de nombreuses papilles sécrétant un liquide visqueux qui retient les grains de pollen.
- des nectaires disposés directement dans la fleur alors que souvent, ils sont situés sur le pétiole, la tige ou les feuilles. Les nectaires sont les lieux de synthèse du nectar, ils attirent donc les Insectes pollinisateurs. Aussi, on note une synchronisation entre la production de nectar et la maturité de la fleur. En effet, la sécrétion de nectar est maximale quand l'ovaire est mature, c'est-à-dire prêt à être pollinisé.



Abeille chargée de pollinies sur une orchidée

Le nectar récompense de nombreux pollinisateurs, influençant leur comportement en augmentant la fréquence des visites, le nombre de fleurs butinées... Ainsi, les fleurs qui sécrètent le plus de nectar sont davantage pollinisées et un taux élevé de nectar peut être un moyen d'augmenter la

reproduction croisée. A l'heure actuelle toutefois, peu de données sont disponibles sur le contrôle physiologique de la sécrétion de nectar par les plantes.

d) L'autopollinisation

Simple transfert par gravité ou par contact direct entre les anthères et les stigmates de la même fleur (cas des Poacées cultivées: blé, soja, orge, avoine... et de certaines Fabacées : pois, haricot...). Ce type de pollinisation est obligatoire chez les espèces cléistogames qui gardent leurs fleurs fermées à la maturité sexuelle (Violette...).

Ainsi, on observe souvent une relation entre la structure florale et le mode de pollinisation de l'espèce. L'étude précise des espèces entomogames montre une coévolution entre ces Angiospermes et les Insectes pollinisateurs

e) Phénomènes favorisant le brassage génétique entre Angiospermes.

Certains phénomènes favorisent l'allopollinisation (pollen d'une fleur déposé sur les parties femelles d'une autre fleur) :

- des barrières temporelles (des maturités sexuelles décalées dans le temps) : on distingue la protandrie, maturité sexuelle des organes mâles en premier (œillet, carotte) et la protogynie, maturité sexuelle des organes femelles en premier (lis)
- des barrières spatiales : obstacles physiques comme chez les Orchidées avec une excroissance séparant le stigmate des pollinies (le rostellum) ou bien encore chez les Primevères avec l'hétérostylie (voir plus loin) : incompatibilités hétéromorphes.

Enfin, certains phénomènes rendent impossible l'autopollinisation ou autogamie, favorisant ainsi le brassage génétique :

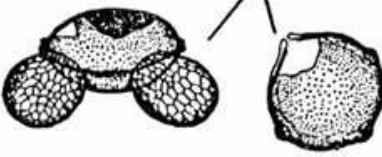
- l'existence de plantes dioïques (pieds avec uniquement des fleurs mâles et pieds avec uniquement des fleurs femelles) ; par exemple : la bryone dioïque, le kiwi...



- les incompatibilités homomorphes : incompatibilités sporophytique ou gamétophytique.

Nous détaillerons ces points dans les paragraphes suivants.

Comparaison des caractères floraux et polliniques pour les trois modes de pollinisation nécessitant un agent extérieur.

<u>Hydrogamie (surtout marine)</u>	<u>Anémogamie</u>	<u>Entomogamie</u>
flurs petites, souvent cachées dans la tige structure simple couleurs ternes inodores et sans nectar ovaire uniloculaire, uniovulaire surface stigmatique grande flurs unisexuées et espèces souvent dioïques	flurs discrètes, petites, souvent réunies en châtons ou épillets grande production de pollen (pertes dans le milieu) taille faible, en général grains lisses, non visqueux, parfois à expansions	flurs voyantes, très variables - les petites sont groupées en inflorescence compacte parfois forme complexe des corolles couleurs souvent vives parfums et nectar ovaire multiloculaire surface stigmatique réduite flurs hermaphrodites production moindre taille moyenne à forte grains ornementés, visqueux, se fixant sur l'insecte et pouvant rester groupés (pollinies, tétrades)
taille du pollen variable, parfois grande (3mm) grains sphériques lisses entourés de mucus très collant ou filiformes		
		
Zostera (3 mm)	Pinus (50 µm) Carpinus (20 µm)	Rosmarinus (80 µm) Taraxacum (40 µm)

Ainsi, tous les exemples traités dans les paragraphes précédents illustrent le fait que les modalités de rapprochement des gamètes sont dépendantes du milieu et du mode de vie de l'espèce considérée.

Organisme étudié	Milieu de vie des adultes	Mode de vie de l'espèce	Milieu de libération des gamètes	Milieu de rencontre des gamètes
Moule	aquatique	Vie fixée	Gamètes des deux sexes libérés dans le milieu aquatique	milieu aquatique
Fucus vésiculeux			Gamètes mâles libérés à l'intérieur de l'organisme femelle	environnement aqueux au sein de l'organisme femelle
Mammifère	aérien	Vie libre	Gamètes mâles libérés dans le milieu aérien	environnement aqueux au sein des parties reproductrices femelles de l'organisme
Polypode			Gamètes mâles contenus dans le spermatophore libérés dans le milieu aquatique	environnement aqueux au sein des parties reproductrices femelles de l'organisme
Angiosperme				
Triton	aérien et aquatique	Vie libre	Gamètes mâles libérés dans le milieu aquatique	environnement aqueux au sein des parties reproductrices femelles de l'organisme

Tableau récapitulatif des modalités de rapprochement des gamètes de différentes espèces : moule, fucus vésiculeux, mammifère, polypode, angiosperme.

C/ Le tri des gamètes

1. Par choix du partenaire sexuel chez les animaux

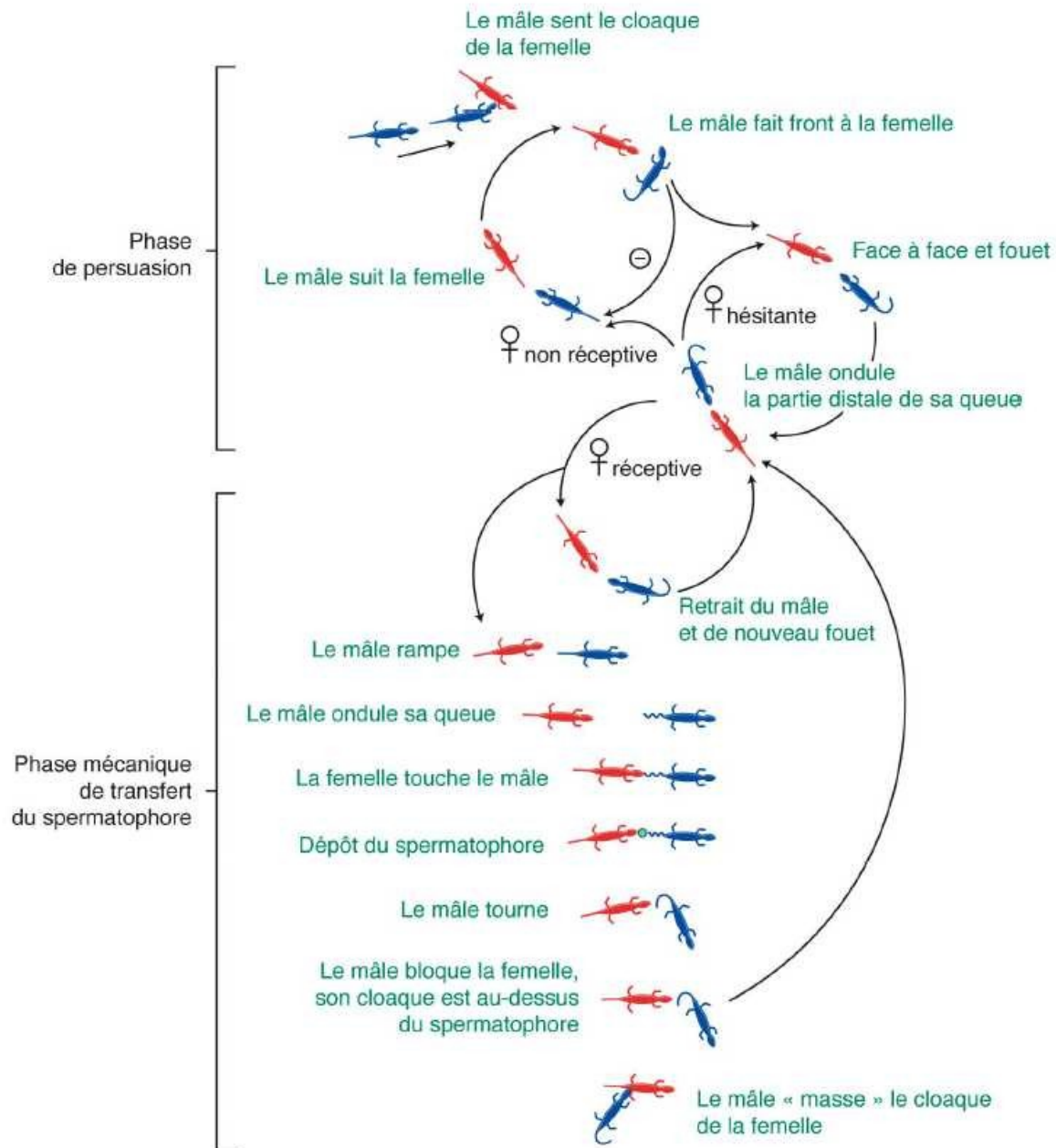
Chez le Triton palmé, comme chez de nombreux autres organismes animaux, le transfert de gamètes est précédé par un dialogue entre les deux partenaires sexuels permettant un choix du partenaire sexuel.

Chez cette espèce européenne d'Amphibiens urodèles, le dimorphisme sexuel est marqué : les mâles présentent des couleurs contrastées ainsi qu'un filament caudal en période de reproduction, durant les mois de mars et avril sous nos latitudes. Cette espèce hiberne sur terre durant les mois d'hiver et migre dans l'eau au mois de mars, profitant de pluies douces. La reproduction se fait donc en milieu aquatique.

Dans des eaux stagnantes, le comportement sexuel se manifeste à partir de 10 - 15°C et la parade nuptiale peut être décrite par l'enchaînement de plusieurs actes durant lesquels le contact entre les deux partenaires sexuels est minime. En milieu aquatique, les femelles sont plutôt sédentaires alors que les mâles se déplacent au fond des mares remontant à la surface pour respirer. Le mâle ne présentant pas d'organe de copulation, le sperme est transféré à la femelle via la formation d'un Spermatophore (sperme entouré de mucus) et la fécondation est interne. La parade nuptiale peut être divisée en deux grandes phases :

- une phase de dialogue durant laquelle le mâle attire la femelle qui répond positivement ou non à ses sollicitations
- une phase de transfert mécanique du spermatophore dans le cas où la femelle est réceptive et a fait le choix du mâle.

On observe ainsi qu'il existe un véritable échange entre les deux partenaires sexuels potentiels : le mâle ayant rencontré et repéré une femelle réceptive en sentant les odeurs émises au niveau de son cloaque, sécrète des phéromones via ses propres glandes cloacales et des glandes situées sur son flanc. Celles-ci sont entraînées vers la tête de la femelle par un mouvement adéquat du mâle créant ainsi un stimulus olfactif mais aussi vibrationnel. A ce stade, la femelle «choisit» : elle «refuse» les sollicitations du mâle (femelle non réceptive), elle «hésite» (femelle hésitante) ou elle «répond favorablement» au mâle (femelle réceptive). Un choix de partenaire sexuel est donc opéré. A l'issue de la parade nuptiale, la femelle réceptive a mis le sperme de son partenaire au niveau de sa spermathèque et la fécondation aura lieu au sein de l'organisme femelle lorsque les conditions seront favorables.



On peut évoquer le choix de partenaires chez plusieurs espèces d'oiseaux dans lesquelles le dimorphisme sexuel est marqué, en particulier la coloration du plumage, de la peau ou du bec.

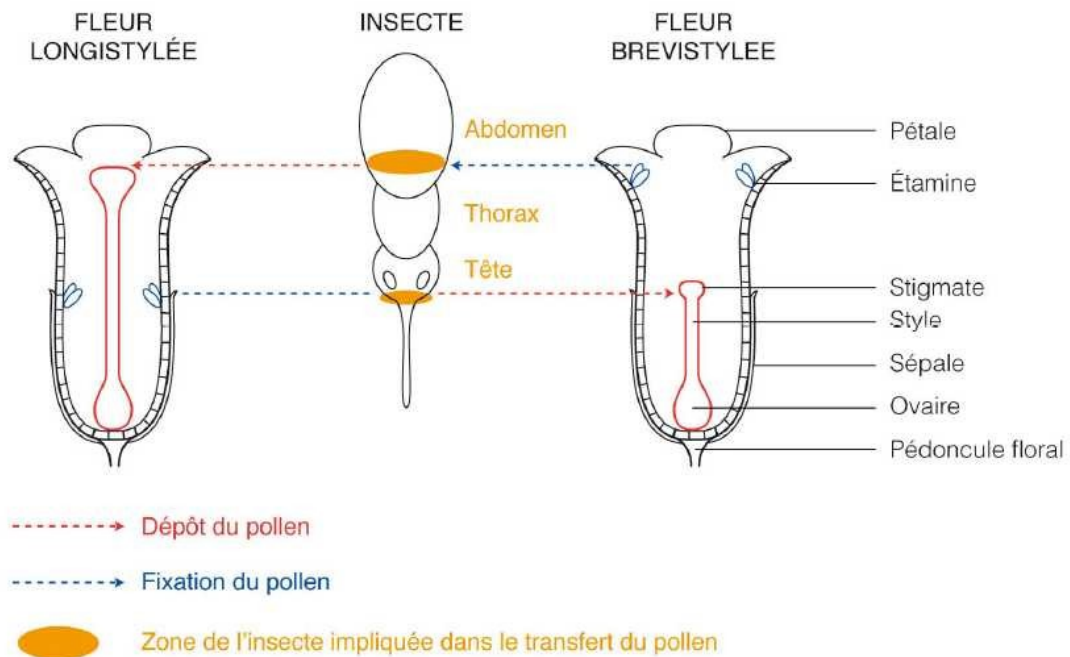
Contrairement à certains animaux, les végétaux sont immobiles et la pollinisation étant réalisée par différents vecteurs, les végétaux ne peuvent choisir leur partenaire sexuel. En revanche, différents systèmes sont observés et permettent de favoriser le brassage génétique entre individus.

2. Par incompatibilités chez les végétaux

a) Les incompatibilités hétéromorphes

Chez les Primevères, il existe deux morphologies florales : certaines fleurs ont un long style qui sort de la corolle et les étamines sont peu visibles sans dissection de la fleur, alors que d'autres fleurs ont un style court dont on ne distingue que le stigmate vu du dessus et pour lesquelles les étamines sont

facilement visibles, au centre de la corolle. Ainsi, les premières fleurs décrites sont longistylées et les secondes sont brévistylées.



Deux phénomènes expliquent l'impossibilité des fleurs brévistylées ou longistylées à s'autoféconder. Il s'agit d'un blocage morphologique (comme décrit dans la figure ci-après) et de phénomènes moléculaires.

Les fleurs longistylées présentent des grains de pollen assez petits et de larges papilles stigmatiques, à l'inverse, les fleurs brévistylées présentent de gros grains de pollen et de petites papilles stigmatiques. D'un point de vue strictement morphologique, on comprend donc que les fleurs brévistylées ne peuvent s'autopolliniser malgré la position des étamines au-dessus du stigmate car de gros grains de pollen ne peuvent être reconnus par de petites papilles stigmatiques. En revanche, on ne comprend pas aisément pourquoi les petits grains de pollen des fleurs longistylées qui se trouveraient en contact, lors de la sortie d'un Insecte par exemple, avec les larges papilles stigmatiques de la fleur ne peuvent pas les polliniser. Des hétérosides ont été découverts et expliquent cette impossibilité par incompatibilité moléculaire et non morphologique.

b) Les incompatibilités homomorphes

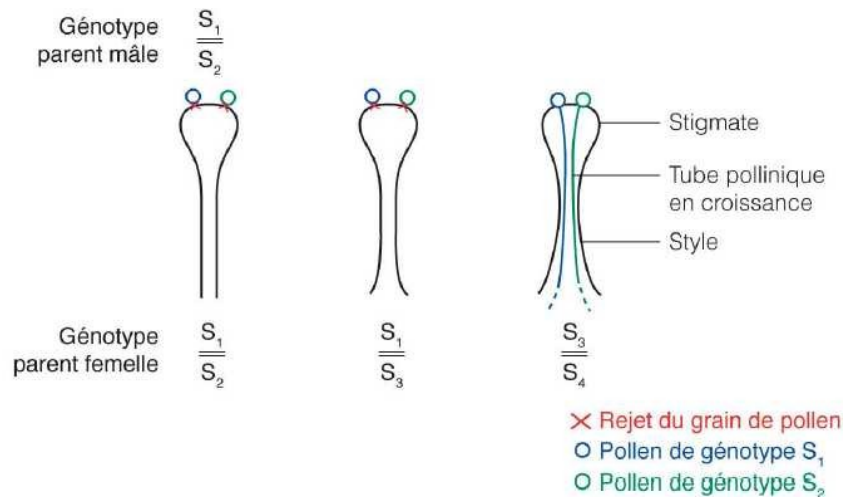
Un même pistil de fleur d'Angiosperme reçoit un grand nombre de grains de pollen issus de différentes fleurs de la même espèce ou non. Le mécanisme précis permettant le rejet des pollens issu d'espèces différentes reste aujourd'hui à préciser.

En outre, fréquemment, le stigmate d'une fleur reçoit des grains de pollen de cette même fleur car plus de 90% des Angiospermes possèdent les deux sexes sur un même plant : 75 % de ces angiospermes ont des fleurs hermaphrodites et 25 % sont monoïques.

Pourtant, on observe dans la nature que des fleurs présentant la même morphologie au sein d'une espèce ne sont pas compatibles. Un contrôle génétique élaboré permet donc aux fleurs d'accepter ou de rejeter le pollen reçu, suivant son origine.

- L'incompatibilité sporophytique

Ainsi, deux types d'incompatibilités homomorphes existent et selon la nature du contrôle génétique de l'interaction pollen-pistil, on distingue l'incompatibilité sporophytique et l'incompatibilité gamétophytique. Ces incompatibilités sont déterminées par différents gènes, tous très polymorphes, situés au niveau d'un même locus multi-allélique, appelé locus S



Au sein des Brassicacées comme le chou par exemple, on constate que seuls des grains de pollen d'une plante présentant deux allèles S différents de la plante femelle germent et permettront ainsi la reproduction.

Cette incompatibilité montre que le grain de pollen porte des protéines ayant pour origine le génome diploïde de la plante productrice du pollen. Le rejet du pollen se déroule au contact de la papille stigmatique, donc à un niveau où seule la paroi du grain de pollen interagit avec le stigmate. Nous avons vu précédemment que l'exine du grain de pollen et le manteau pollinique ont pour origine, au moins en partie, les cellules nourricières du tapis. Or, ces cellules, appartenant au sporophyte, sont diploïdes et expriment les deux allèles S de la plante mère. Ainsi, la paroi du grain de pollen porte des déterminants d'origine diploïde, celle du pied parent, appelé sporophyte. On parle donc d'incompatibilité sporophytique

Ce type d'incompatibilité est décrit chez d'autres familles dont les Astéracées, les Dianthacées...

- L'incompatibilité gamétophytique

Dans ce cas, si l'allèle porté par le grain de pollen (haploïde) est le même que l'un des deux portés par le pistil (diploïde), la germination ne peut avoir lieu. Le phénotype germinatif du pollen est donc déterminé par le génome haploïde du grain de pollen, appelé gamétophyte. On parle donc d'incompatibilité gamétophytique.

Ce type d'incompatibilité est le plus commun, on l'observe dans plus de 60 familles (Poacées, Rosacées, Scrofulariacées...)

Ces incompatibilités réduisent l'autopollinisation et donc l'autofécondation qui conduirait à un appauvrissement de la variabilité génétique des descendants en diminuant le brassage génétique entre individus.

Les autoincompatibilités homomorphes sont présentes chez plus de 50 % des Angiospermes. Plusieurs systèmes d'incompatibilités seraient apparus indépendamment au cours de l'évolution et auraient ainsi permis le rapide succès évolutif des plantes à fleurs qui colonisent aujourd'hui tous les milieux terrestres.

3. Par les caractéristiques intrinsèques aux gamètes

Tous les gamètes mâles étudiés dans ce chapitre, hormis les cellules spermatiques des Angiospermes, sont flagellés et donc motiles. Cette faculté à se mouvoir seuls les rend apte à rejoindre les gamètes femelles, que ce soit dans le milieu extérieur, aquatique, ou directement dans le milieu intérieur de l'organisme femelle (environnement aqueux aussi). Quelle que soit l'espèce considérée, un défaut de cette motilité réduit les chances de rencontre entre gamètes. Un tri s'effectue donc naturellement défavorisant les gamètes anormaux.

Chez les Mammifères, différentes anomalies des gamètes existent, en particulier au sein des gamètes mâles. On peut distinguer trois types d'anomalies des spermatozoïdes :

- les anomalies du flagelle. Les spermatozoïdes formés sont alors moins motiles et ont donc des difficultés à atteindre le gamète femelle et à traverser la zone pellucide s'ils arrivent jusqu'à l'ovocyte. Dans ce cas, les flagelles peuvent être courts, enroulés, dupliqués, voire totalement absents. Parfois, seule une partie du flagelle est anormale : mauvaise implantation de la pièce connective sur la tête du spermatozoïde allant parfois même jusqu'à la séparation de la tête et du flagelle du spermatozoïde ; axonème anormal par absence de dynéine, absence de doublets de microtubules...
- les anomalies de l'acrosome : si l'acrosome est absent, le noyau du gamète mâle est alors petit, sphérique, avec de la chromatine mal condensée.
- les anomalies nucléaires : elles se manifestent par des modifications majeures de la forme et de la taille de la tête du spermatozoïde ou la chromatine contient des vacuoles ou elle est mal condensée. Or il existe une relation positive existant entre l'état de condensation de la chromatine du noyau et la fertilité mâle.

B/ Conséquences de l'anisogamie

Tous les exemples de reproduction étudiés dans les paragraphes précédents mettent en jeu des gamètes anisogames. Ainsi, l'individu femelle a la charge, en plus de l'apport génétique, de l'apport nutritionnel nécessaire à la production des descendants et l'individu mâle fournit uniquement le matériel véhiculant son information génétique et le ou les deux centrioles.

Le mâle produit des millions de petits gamètes motiles qui s'affranchissent de la densité du milieu liquide grâce à leur flagelle. En parallèle, la production de grosses cellules chez les femelles est réduite. Pour un investissement égal, un organisme mâle pourra donc produire plus de gamètes. Les chloroplastes et les mitochondries sont essentiellement hérités du gamète femelle lors de la fécondation (sauf Fucus). On observe en milieu aérien une protection accrue des gamètes qui restent au sein de l'organisme femelle. En outre, les gamètes femelles sont immobiles de par la forte accumulation de réserves. La rencontre des gamètes se fait donc à l'intérieur de l'individu mère.

Les modalités de rapprochement des gamètes dépendent à la fois du milieu et du mode de vie des espèces. En milieu aquatique, les gamètes des deux sexes sont généralement libérés dans l'environnement et plusieurs mécanismes favorisent leur rencontre. En milieu aérien, les gamètes sont davantage protégés et les gamètes mâles sont bien souvent les seuls à être libérés dans le milieu. Le choix du partenaire sexuel chez certains animaux, les incompatibilités sexuelles chez les végétaux, etc... sont des mécanismes favorisant le brassage génétique entre génomes d'individus

différents. Chez les végétaux, des transferts de gènes entre espèces peuvent se produire créant ainsi des hybrides

II La reproduction sexuée aboutit à la formation d'un zygote par fécondation

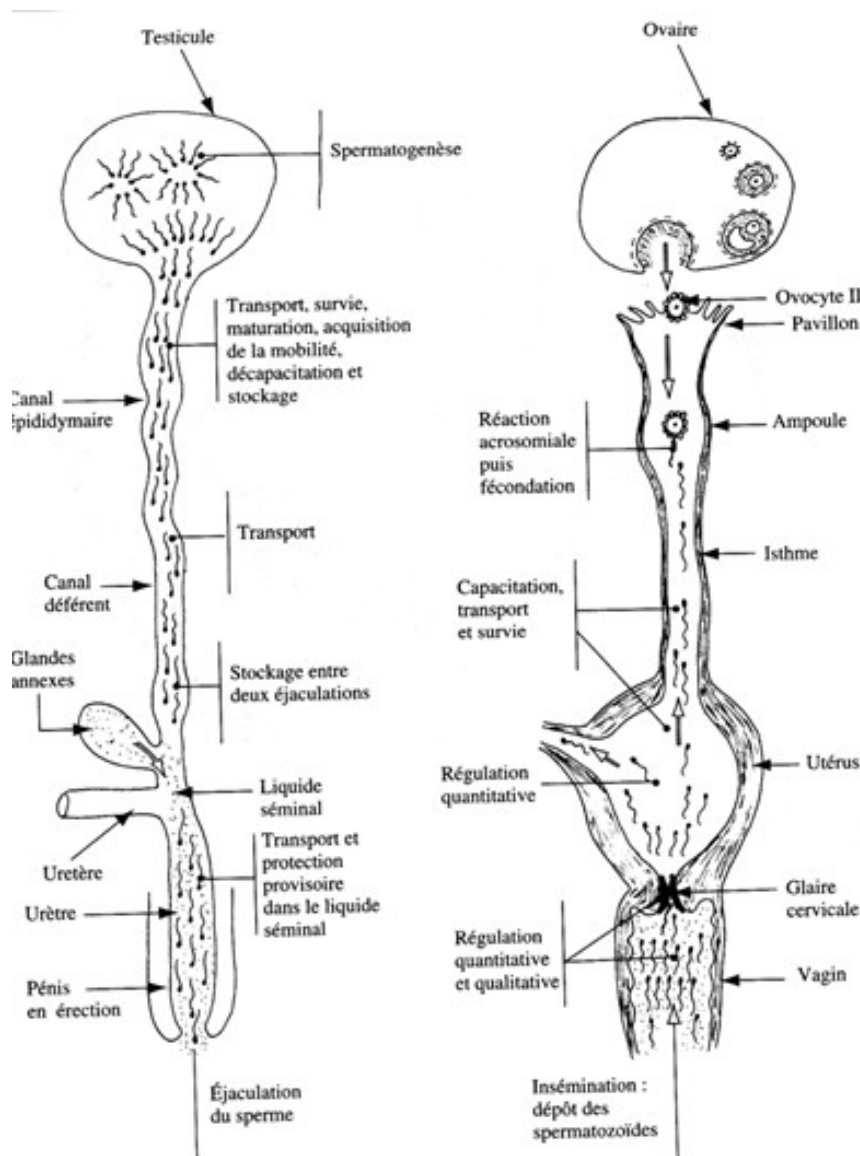
Une fois les gamètes libérés et leur rapprochement opéré, la fécondation a lieu. La fécondation correspond à la rencontre, facilitée ou non, de deux cellules à noyau haploïde, aboutissant à leur fusion.

Nous nous limiterons aux exemples des Mammifères et des Angiospermes dans ce paragraphe.

A/ Simple fécondation des Mammifères

On prend l'exemple de l'espèce humaine, largement étudiée à l'échelle cellulaire et moléculaire depuis les années 1950, notamment en vue de l'amélioration des techniques de FIV (Fécondation In Vitro).

1. Localisation de la fécondation



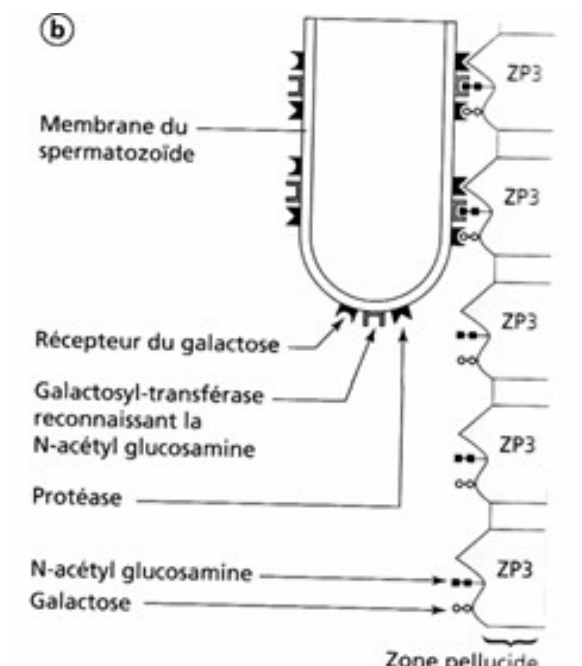
La fécondation a lieu dans le tiers supérieur de la trompe utérine, où se trouve l'ovocyte II émis par l'ovaire. Les quelques 200 spermatozoïdes qui parviennent à l'ovocyte II ont subi, au cours du trajet dans les voies génitales femelles, le phénomène de capacitation qui les a rendus aptes à fusionner avec l'ovule. Il s'agit surtout de modifications membranaires, qui ont plusieurs conséquences. Tout d'abord, la motilité du spermatozoïde est modifiée : il devient hyperactif, c'est-à-dire que les mouvements flagellaires sont amplifiés et le spermatozoïde se déplace rapidement en zigzag. De plus, les protéines nécessaires à la reconnaissance avec l'ovocyte II deviennent accessibles, rendant la future réaction acrosomique possible. Enfin, une partie du cholestérol membranaire est perdue, ce qui augmente la fluidité de la membrane plasmique et permettra la plasmogamie (fusion des membranes plasmiques).

2. De la reconnaissance intraspécifique à la plasmogamie

a) Reconnaissance et fixation à la zone pellucide

Le spermatozoïde capacité s'insinue entre les cellules folliculaires qui entourent l'ovocyte II. Il arrive alors au contact de la zone pellucide de l'ovocyte. Cette couche comporte trois types de glycoprotéines : ZP1, ZP2 et ZP3 (ZP pour Zona Pellucida), dans un gel de glycosaminoglycanes.

Des spermatozoïdes préincubés avec ZP3 deviennent incapables de se lier à la zone pellucide, ce qui prouve que ZP3 est indispensable à leur fixation. En effet, des protéines de la membrane plasmique du spermatozoïde reconnaissent des groupements glucidiques portés par ZP3. Cette reconnaissance est spécifique de l'espèce et permet l'adhérence du spermatozoïde à la zone pellucide.

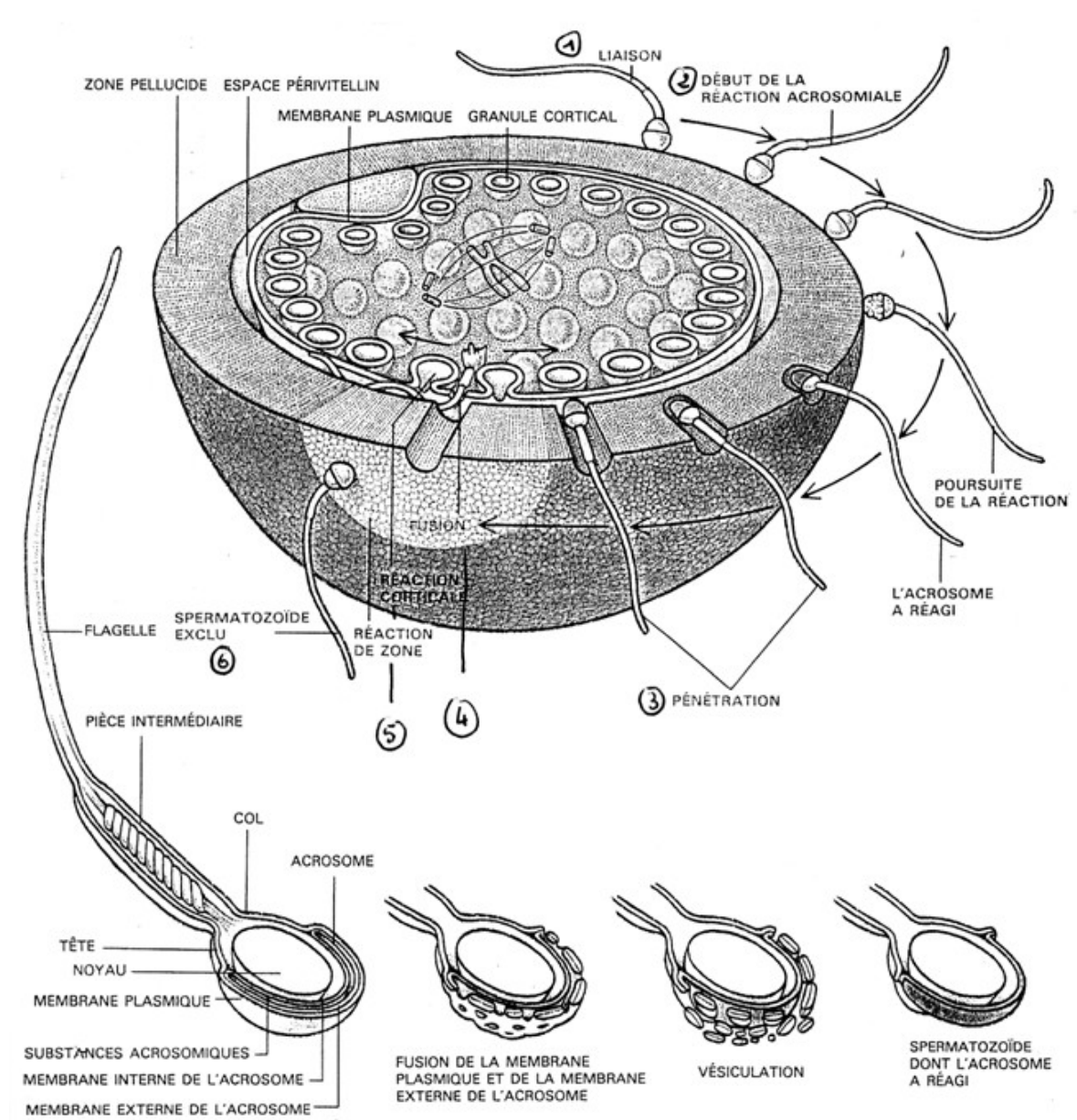


b) Réaction acrosomique et traversée de la zone pellucide

La fixation de ZP3 à ses récepteurs situés à la surface du spermatozoïde induit l'agrégation de ces récepteurs ce qui déclenche, via un influx de calcium, la fusion de la membrane plasmique avec la membrane limitante de l'acrosome. C'est la réaction acrosomique, qui libère les enzymes hydrolytiques de l'acrosome dans le milieu extracellulaire.

Les hydrolases digèrent les glycosaminoglycanes et permettent au spermatozoïde de progresser obliquement dans la zone pellucide, toujours aidé par les mouvements de son flagelle. Durant sa progression, dont les moteurs sont donc à la fois mécanique et enzymatique, le spermatozoïde reste

adhérent (peut-être par l'intermédiaire de ZP2), ce qui l'empêche de reculer. Il faut noter que plusieurs spermatozoïdes effectuent en même temps la réaction acrosomiale : la digestion de la zone pellucide est donc favorisée par cette coopération cellulaire.



c) Fixation à l'ovocyte II et fusion membranaire

La tête du spermatozoïde se positionne latéralement contre la membrane plasmique de l'ovocyte II. La fixation est nécessaire à la fusion qui a lieu juste après : les mouvements flagellaires cessent; la fusion débute dans la zone équatoriale ; le spermatozoïde entier est progressivement incorporé à l'ovocyte II.

Fixation et fusion nécessitent l'intervention de PH-30. Il s'agit d'une protéine transmembranaire de la zone équatoriale de la tête du spermatozoïde, qui possède un domaine d'interaction spécifique avec les intégrines portées par l'ovocyte.

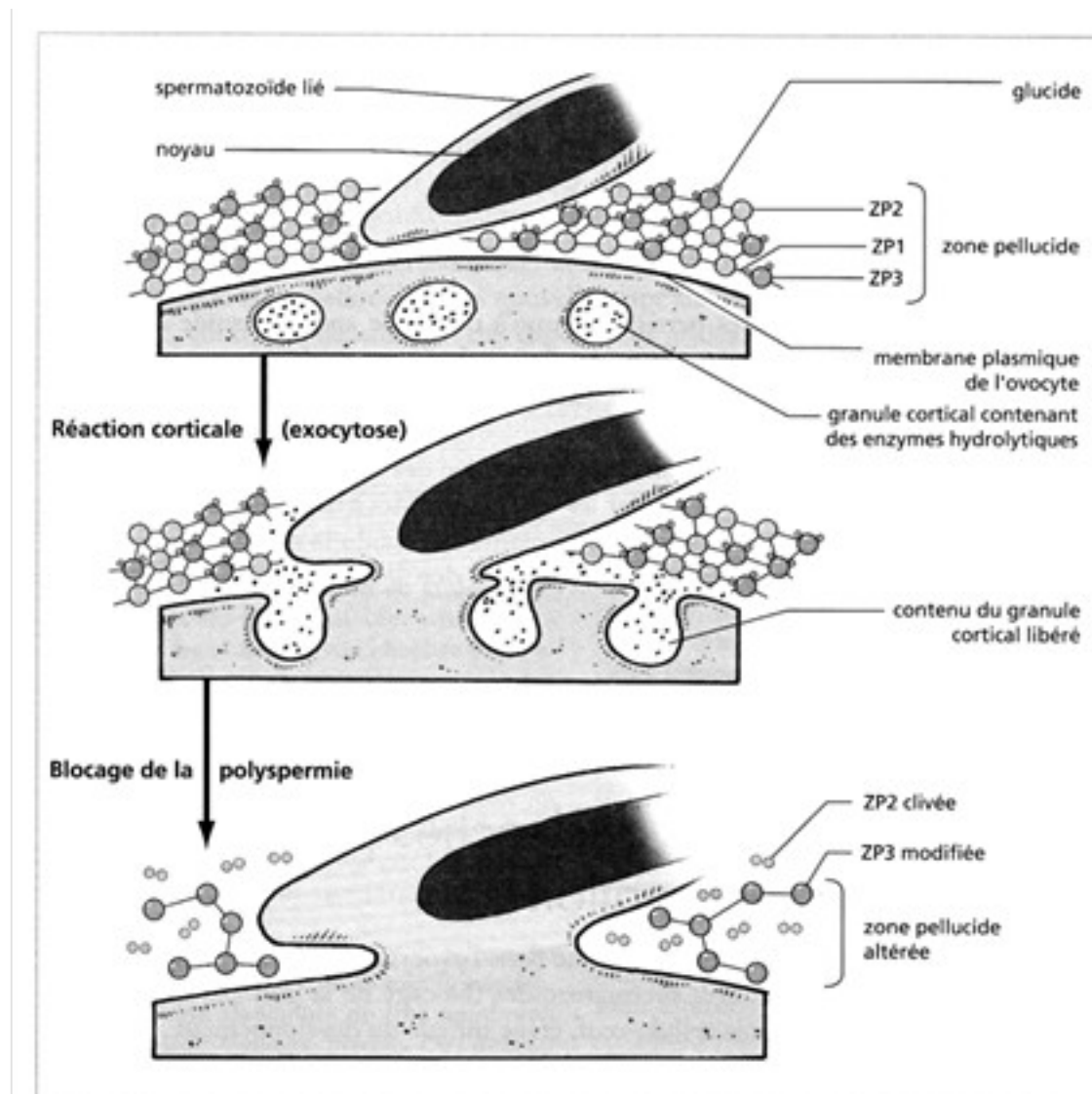
Des spermatozoïdes d'une espèce de Vertébré ayant subi la réaction acrosomique peuvent fusionner avec un ovocyte dépellucidé d'une autre espèce de vertébré : la plasmogamie n'est donc pas spécifique.

3. Conséquences de la plasmogamie

a) Blocage de la polyspermie par réaction corticale

On a remarqué que la pénétration accidentelle de plusieurs spermatozoïdes (polyspermie) aboutit à une cellule-œuf non viable. Il existe un mécanisme interdisant à tout autre spermatozoïde de pénétrer dans un ovocyte II déjà fécondé. Il n'y a pas de blocage instantané de la polyspermie chez les mammifères. Le phénomène prend quelques minutes. La plasmogamie déclenche l'activation d'une phospholipase qui hydrolyse le PIP₂, un lipide membranaire, en IP₃ et DAG, des seconds messagers. L'IP₃ entraîne alors l'ouverture des canaux calciques du réticulum.

Le taux de calcium augmente brutalement dans le cytosol de l'ovocyte II, entraînant l'exocytose des granules corticaux présents juste sous la membrane plasmique : c'est la réaction corticale



Réaction corticale et blocage de la polyspermie

Les enzymes libérées détachent les oligosides de ZP3 et modifient également ZP2 : aucun autre spermatozoïde ne peut se fixer et pénétrer dans l'ovocyte II.

4. Reprise de l'activité de l'ovocyte

a) De la plasmogamie à la première mitose

La membrane de fécondation n'est pas représentée. La plasmogamie déclenche une série d'oscillations de la teneur du cytosol en ions calcium, libérés à partir du REL. Ces vagues calciques sont responsables de la reprise du catabolisme énergétique et des synthèses protéiques à partir des ARNm synthétisés pendant l'ovogénèse. En effet, si on injecte un chélatant du calcium (l'EDTA par exemple) dans un ovocyte, la plasmogamie n'entraîne plus la réactivation de l'ovocyte II. Dans le même temps, le calcium inactive des facteurs cytosoliques ovocytaires qui bloquaient la deuxième division de méiose.

N.B. : Un chélatant est un ligand capable de former un complexe stable avec un cation, en établissant avec lui au minimum deux liaisons de coordination.

b) Formation de l'ovotide puis de l'ovule

Le fuseau de division devient radial, les chromatides de chaque chromosome se séparent. La cytotéière, très inégale, isole un deuxième globule polaire, haploïde. L'ovocyte est devenu un ovotide, c'est-à-dire le véritable gamète femelle. Remarquons que celui-ci n'apparaît, sensu stricto, qu'après la plasmogamie, alors que la cellule contient déjà deux noyaux. L'ovotide n'a donc pas d'existence propre.

c) Obtention de la cellule-œuf par amphimixie

Une enveloppe nucléaire se forme autour du lot haploïde de chromosomes de l'ovotide, formant le pronoyau (pronucleus) femelle. La chromatine du noyau spermatique subit une importante décondensation par élimination des protamines et remplacement par des histones: on obtient le pronoyau mâle.

Les pronoyaux migrent vers la région centrale pendant que leur ADN subit la réplication nécessaire à la première division. Alors que les chromosomes se condensent à nouveau, un fuseau de division s'organise à partir des centrioles apportés par le spermatozoïde. Les centrioles maternels sont, eux, perdus lors de la maturation finale de l'ovocyte II. Les enveloppes nucléaires s'accrochent puis se désorganisent

Les chromosomes se disposent immédiatement, sans se mélanger, en plaque équatoriale, débutant ainsi la première mitose de la segmentation. La segmentation correspond à la première étape du développement du zygote en embryon. Ces mécanismes sont étudiés chez les Amphibiens au chapitre suivant.

On ne parle pas de caryogamie (fusion des noyaux) mais d'amphimixie, car il n'y a jamais de véritable noyau diploïde dans la cellule-œuf.

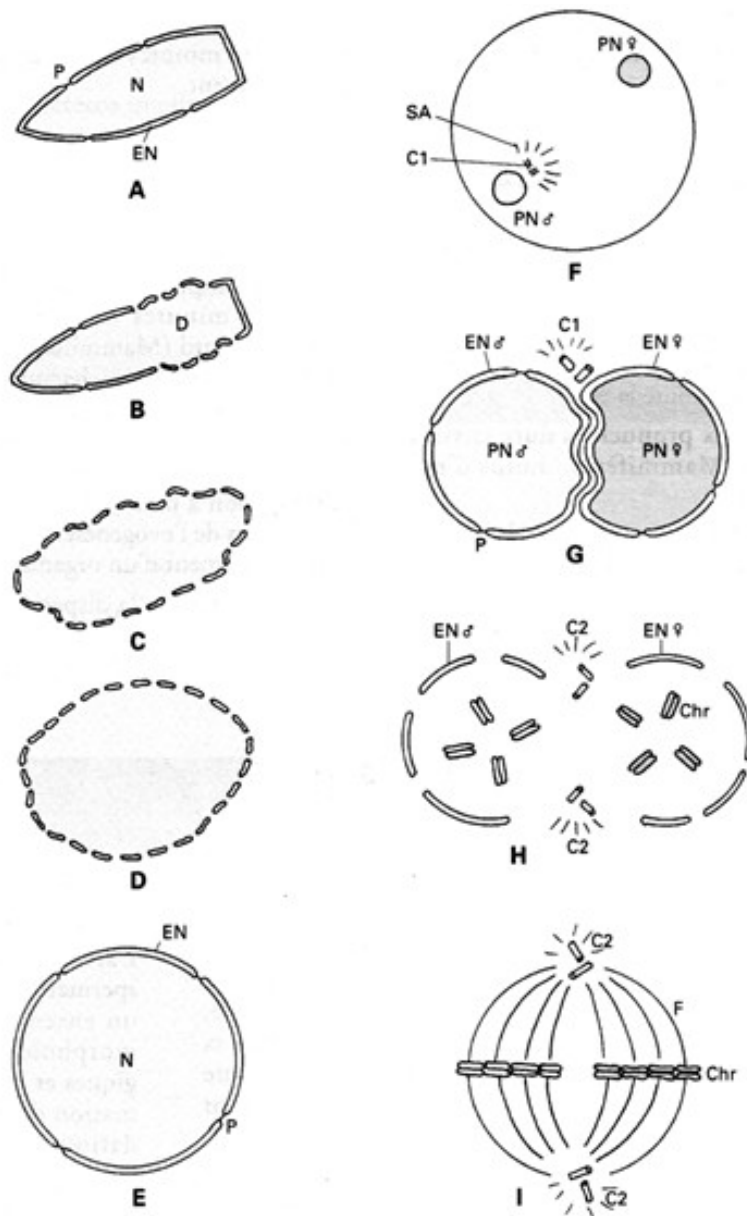


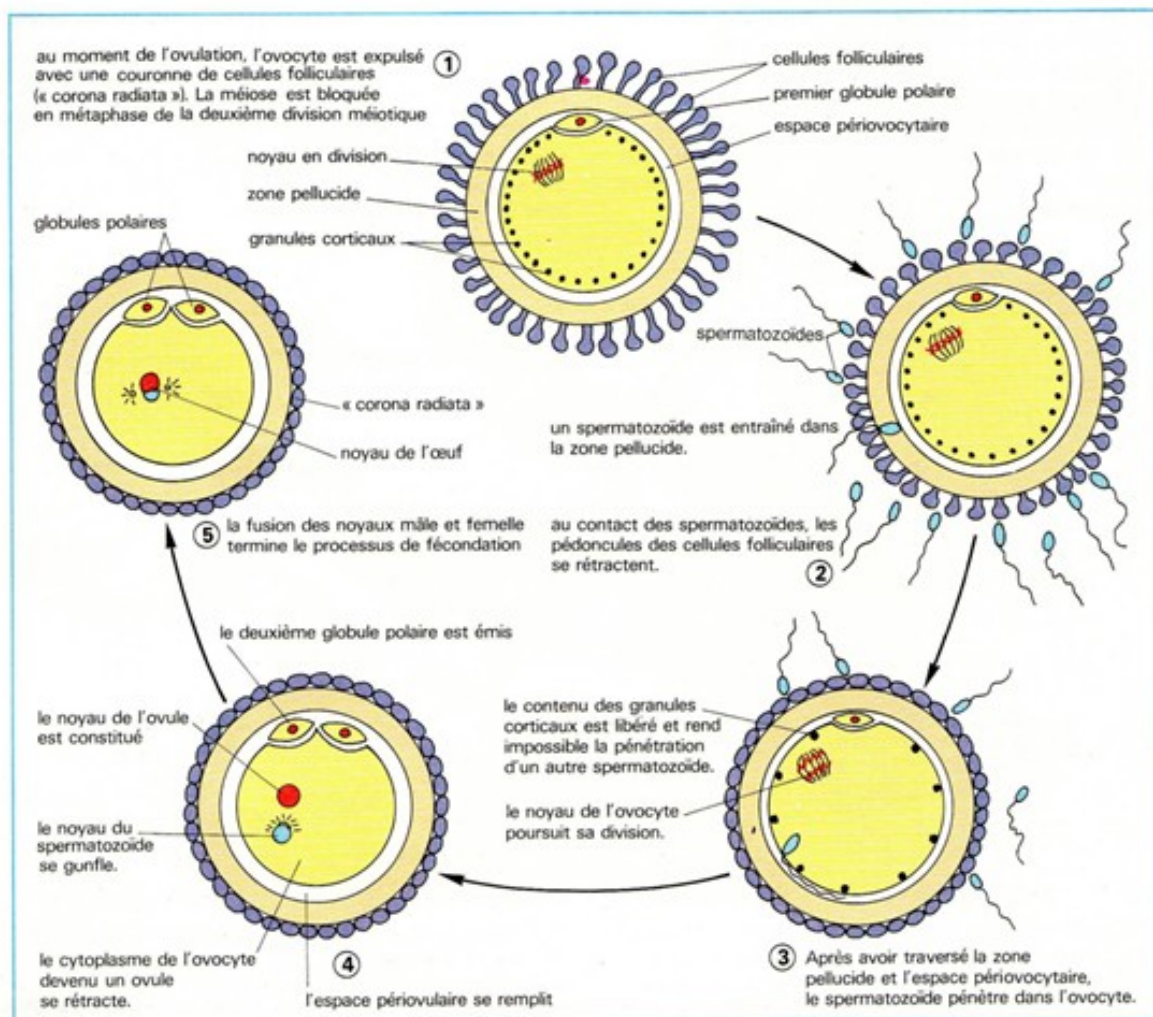
Figure 12.4

Phénomènes nucléaires (Souris)

A-F: décondensation du noyau du spermatozoïde et formation du pronucléus mâle et femelle (d'après Szöllösi, 1994).

Chr: chromosomes; C1: centrosome du spermatozoïde et ses deux centrioles; C2: les deux centrosomes issus de la division du centrosome du spermatozoïde; D: début de décondensation du noyau du spermatozoïde; EN: enveloppe nucléaire; F: fuseau; N: noyau du spermatozoïde; P: pore nucléaire; PN: pronucléus; SA: spermastere.

Déroulement de l'amphimixie



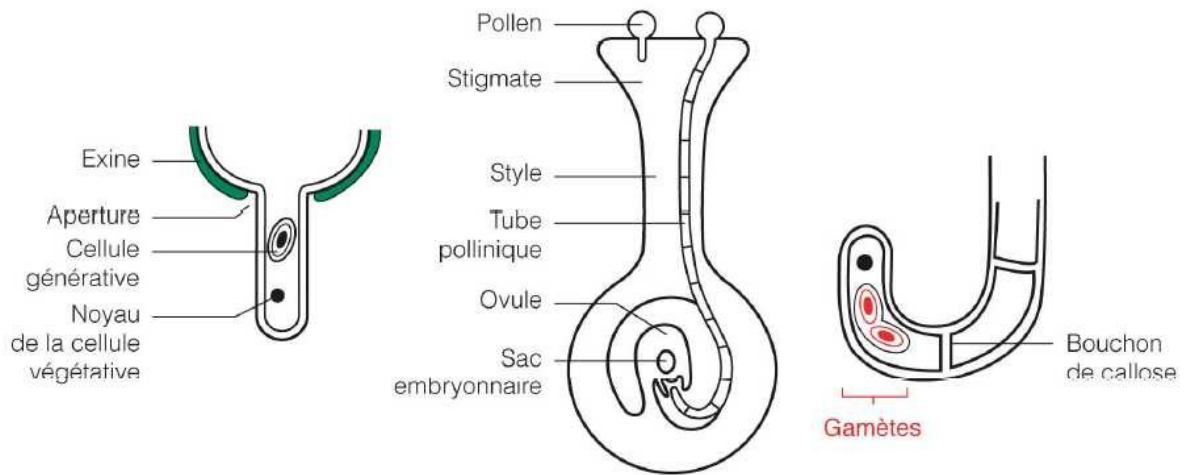
7. Ces schémas résument les étapes de la fécondation chez un Mammifère.

B/ La double fécondation des Angiospermes

1. Germination et croissance du tube pollinique

Un grain de pollen déposé sur un stigmate génétiquement compatible se réhydrate rapidement grâce au gel hydrophile qui recouvre le stigmate. La cellule végétative devient turgescente et une excroissance apparaît au niveau d'une ouverture : c'est l'émergence du futur tube pollinique.

La réhydratation du grain de pollen permet également la reprise de son métabolisme. Celui-ci devient très intense, ce qui permet d'accompagner la croissance rapide du tube pollinique (quelques mm par heure) dans le tissu du style, vers l'ovule

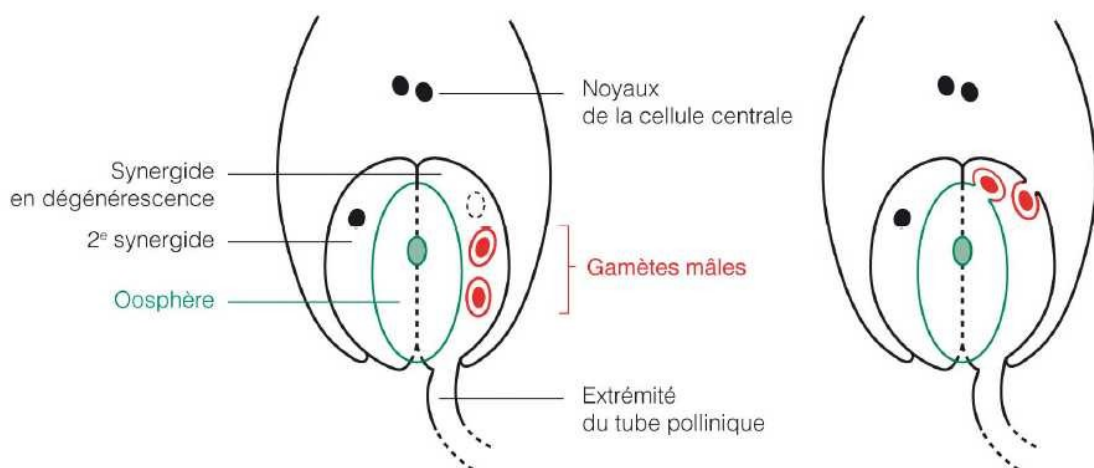


Entre autres, on note de très nombreuses synthèses (composants pariétaux et hydrolases sécrétées...). Le tube pollinique puise donc dans le style les glucides indispensables à son métabolisme, de même que l'eau nécessaire à sa turgescence. La croissance du tube pollinique est dirigée par des interactions entre des protéines du tube pollinique et du style. Régulièrement, des bouchons de callose (macromolécule glucidique proche de la cellulose) se forment : ceci isole les régions les plus anciennes, qui dégénèrent au fur et à mesure.

2. Décharge des gamètes mâles et siphonogamie

L'extrémité du tube pollinique atteint le sac embryonnaire logé dans l'ovule, puis il pénètre dans l'une des synergides. On rappelle que le grain de pollen, entièrement haploïde, est au final constitué d'une cellule de grande taille, la cellule végétative, qui englobe deux cellules spermatiques (ou gamètes) issues de la mitose d'une cellule générative.

L'extrémité du tube pollinique libère les deux cellules spermatiques dans la synergide en dégénérescence. Les gamètes mâles, de petite taille et dont la chromatine est condensée, ne sont pas mobiles et jamais au contact du milieu extérieur. Ils sont apportés par le tube pollinique jusqu'au sac embryonnaire : ce mécanisme de fécondation est appelé siphonogamie.



Déroulement de la fécondation. Seule la portion inférieure du sac embryonnaire est représentée.

3. Obtention de deux zygotes par double fécondation

L'une des cellules spermatiques fusionne avec l'oosphère, gamète femelle, pour former le zygote principal, qui se développera en embryon. La deuxième cellule spermatique fusionne avec la cellule centrale, donnant naissance à un zygote accessoire, triploïde, qui évoluera en albumen. On retrouve deux points communs avec ce qui se passe chez les animaux : la fécondation et le déclenchement du développement sont dépendants du calcium ; la polyspermie est empêchée, cette fois par mise en place rapide d'une paroi autour du zygote.

4. De l'ovule à la graine et de la fleur au fruit

Après la double fécondation, l'ovule évolue en graine. Les téguments s'épaississent et protègent l'embryon. Leur structure est très variable d'une espèce à l'autre. Chez *Arabidopsis thaliana*, le tégument externe est constitué d'un épiderme et d'un parenchyme palissadique lignifié ; le tégument interne contient trois couches de cellules et est pigmenté.

Arabidopsis thaliana est une Brassicacée largement utilisée comme plante modèle, notamment pour les études physiologiques et génétiques.

Dans tous les cas, le tégument, rigide et imperméable, protège l'embryon. Des réserves s'accumulent, selon les cas, dans le nucelle, l'albumen ou les cotylédons de la graine. Celle-ci se déshydrate, ce qui ralentit considérablement son métabolisme : elle finit par entrer en vie ralentie. Dans le même temps, l'ovaire évolue en fruit, surtout par épaississement et différenciation de sa paroi, qui devient un péricarpe. Ce dernier évolue différemment selon le type de fruit.

Le fruit peut participer directement à la dispersion des graines, ou bien simplement les libérer, les graines étant alors elles-mêmes disséminées. Fruits et graines sont, l'un et/ou l'autre des semences, c'est-à-dire des formes de dispersion de l'espèce, à partir du moment où ces structures contiennent au moins un embryon capable de redonner un pied feuillé.

La fécondation est la fusion de deux gamètes haploïdes pour former un zygote. Les mécanismes cellulaires et moléculaires des mammifères et des angiospermes présentent des différences importantes. Ce phénomène fait intervenir un système de contrôle strict de la fusion.
--