Document téléchargeable sur le site
https://www.svt-tanguy-jean.com/

Lycée Valentine LABBÉ
41 rue Paul DOUMER – BP 20226
59563 LA MADELEINE CEDEX
CLASSE PRÉPARATOIRE TB
(Technologie & Biologie)

ENSEIGNEMENT DE SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE (SVT)
°° SCIENCES DE LA VIE °°

Partie 3. Reproduction des individus et pérennité des populations
>> Cours <<

Chapitre 13

La reproduction sexuée des Métazoaires

Une étude en partie centrée sur l'exemple des Mammifères

Objectifs : extraits du programme

Connaissances clefs à construire	Commentaires, capacités exigibles
3.1 Reproduction des animaux et Végétaux	
La reproduction sexuée des organismes s'inscrit dans un cycle de développement	- décrire le cycle de développement d'un Métazoaire - placer les phases haploïde et diploïde sur ce cycle - identifier les étapes de changement de phase (méiose et fécondation) sur ce cycle - positionner les étapes de formation des gamètes à la fois dans l'organisme et dans le cycle de développement
Reproduction sexuée des Métazoaires Chez les animaux, les gamètes peuvent être libérés dans le milieu de vie pour une fécondation externe, ou se rencontrer dans les voies génitales femelles suite à un accouplement en une fécondation interne. La fusion des gamètes et de leurs matériels génétiques dépend de mécanismes cellulaires et moléculaires.	- montrer que les modalités de rapprochement des gamètes animaux sont liées au milieu et au mode de vie des animaux - exposer deux exemples (une espèce aquatique à vie fixée et une espèce réalisant une parade nuptiale permettant un choix de partenaire) - décrire l'organisation des gamètes mâle et femelle ainsi que les modalités cellulaires de la fécondation à partir d'un exemple (à choisir parmi un des deux exemples ci-dessus) - montrer que les gamètes sont des cellules spécialisées et complémentaires **Limite** : La gamétogenèse n'est pas au programme *[Mais elle est au programme de TP ! Comment la comprendre sans quelques notions théoriques minimales associées ?* *De surcroît, le jury pose parfois des questions dessus **à l'oral** dans les faits donc **prudence**…].*

Introduction

La **reproduction** désigne ***l'ensemble des processus qui permettent la production de nouveaux individus à partir d'individus pré-existants***.

La **reproduction sexuée** est ***caractérisée par la production de gamètes haploïdes, impliquant en amont une méiose, et d'une fécondation qui réunit le patrimoine génétique de ces gamètes et assure le retour à la diploïdie***. La **reproduction sans fécondation** existe toutefois chez certains Animaux.

La **plupart** des Animaux sont **gonochoriques** (comme les Mammifères) ; le **gonochorisme** est le ***fait, pour les Animaux, que les deux sexes (mâle et femelle) soient séparés et portés par des individus différents***.

Évitez absolument le terme « **dioécie** » qui est utilisée en **botanique seulement** !

Le contraire est l'**hermaphrodisme**, situation où ***un organisme possède les deux sexes et peut produire à la fois des gamètes mâles et des gamètes femelles***.

La **reproduction** est **souvent sexuée** chez les Animaux et, en raison du **gonochorisme**, la **fécondation** est forcément **croisée** (= ***les deux gamètes subissant la fécondation sont forcément issus de deux individus parentaux différents***) – par opposition à l'~~**autofécondation**~~ (où ***des gamètes issus d'un même individu subiraient la fécondation*** – très rare : quelques Mollusques, quelques 'poissons', les Annélides…).

On appellera **gamétogenèse** la ***production de gamètes mâles (spermatogenèse) ou femelles (ovogenèse)*** ; lors de ce processus, intervient la **méiose** qui est une ***division cellulaire où une cellule-mère diploïde produit des cellules-filles haploïdes*** (typiquement 4, même si c'est en réalité plus compliqué chez les femelles).

La **méiose** assure un **brassage génétique** qui ***produit des combinaisons d'allèles originales*** et la **fécondation** ***réunit aux hasard deux combinaisons*** : la reproduction sexuée permet ainsi une **conservation relative du nombre de gènes** et surtout du ***nombre de chromosomes*** ou **caryotype** (= **caractères de l'espèce**) mais tout de même une **genèse de variabilité**. La reproduction est donc à situer **entre conservation et innovation**.

Les **aspects génétiques** de la **reproduction**, et particulièrement la **méiose**, sont traités dans le **chapitre 16** (Aspects génétiques et chromosomiques de la reproduction).

Comment les Métazoaires se reproduisent-ils ?

I. Panorama des modalités de la reproduction animale

- Dans ce paragraphe, on propose une **vue d'ensemble** de la **reproduction animale** et de **quelques aspects** de ses **modalités**.

Capacités exigibles	✓ **Décrire** le cycle de développement d'un Métazoaire. ✓ **Placer** les phases haploïde et diploïde sur ce cycle ✓ **Identifier** les étapes de changement de phase (méiose et fécondation) sur ce cycle ✓ **Positionner** les étapes de formation des gamètes à la fois dans l'organisme et dans le cycle de développement ✓ **Montrer** que les modalités de rapprochement des gamètes animaux sont liées au milieu et au mode de vie des animaux ✓ **Exposer** deux exemples (une espèce aquatique à vie fixée et une espèce réalisant une parade nuptiale permettant un choix de partenaire)

A. Une reproduction sexuée qui s'inscrit dans un cycle de développement diphasique monogénétique diplophasique

- Le **cycle de vie** (= **cycle vital** = **cycle biologique** = **cycle de développement** = **cycle de reproduction**…) est la ***représentation cyclique du déroulement de la vie d'une espèce donnée incluant une reproduction sexuée avec méiose et fécondation***.
- Chaque cycle de vie inclut **deux phases** qui sont des ***épisodes chromosomiques associés à un état haploïde (haplophase) ou un état diploïde (diplophase)***.

> - On rappelle qu'une **cellule** est **diploïde** lorsqu'elle possède ses ***chromosomes en doubles exemplaires*** ; on note alors **2*n* = nombre de chromosomes** (par exemple, chez l'Homme : 2*n* = 46).
> - Une **cellule** est **haploïde** lorsqu'elle possède ses ***chromosomes en simples exemplaires*** ; on note alors ***n* = nombre de chromosomes** (par exemple, chez l'Homme : *n* = 23 pour les gamètes).

- Le **cycle de vie typique des Métazoaires** (figures 1-2) est :
  - **Diphasique** : ***il comprend bien une haplophase*** (représentée ici par les seuls **gamètes**) ***et une diplophase*** (tout le **reste du cycle**), soit ***deux phases***.
  - **Monogénétique** : ***il ne comprend qu'une seule génération***. On appelle **génération** une ***étape du cycle vital caractérisée par un développement végétatif, c'est-à-dire au moins une mitose*** [Très important].

> *Chez les Mammifères, il y a bien **deux phases** (la **phase diploïde** et la **phase haploïde**) mais **une seule génération**, à savoir une **génération diploïde** (figures 1-2). En effet, la **méiose** produit directement des **gamètes** qui ne subissent aucune mitose et subissent immédiatement la fécondation : la **phase haploïde** existe donc bel et bien mais il n'y a **pas de ~~génération haploïde~~**.*

  - **Diplophasique** : ***l'unique génération en présence est ici diploïde (= représentée par la diplophase)***.

> ✓ La **méiose** permet le ***passage de la diploïdie à l'haploïdie*** (2*n* > *n*).
> ✓ La **fécondation** ***rétablit la diploïdie à partir de deux cellules haploïdes nommées gamètes*** (*n* > 2*n*).
> ✓ Les **deux phénomènes** participent au **brassage génétique** et à la genèse d'**individus génétiquement originaux** (voir chapitre 16 sur les aspects génétiques de la reproduction).

> ***Une dernière remarque : la notion de cellules somatiques ou germinales***
> - Une **cellule somatique** est une ***cellule diploïde qui ne subit pas la méiose***. Cela correspond à **l'essentiel des cellules de l'organisme**.
> - Une **cellule germinale** est une ***cellule diploïde qui peut subir la méiose et donner des gamètes***. Ce sont les ***cellules-mères des gamètes***. On appelle **spermatogonies** les ***cellules germinales mâles*** et **ovogonies** les ***cellules germinales femelles***.
>
> *NB Notons que les **mutations conservées** touchant les **cellules germinales** sont **susceptibles de se transmettre à la descendance**, contrairement aux **mutations** touchant les **cellules somatiques** qui **ne peuvent pas être transmises**.*

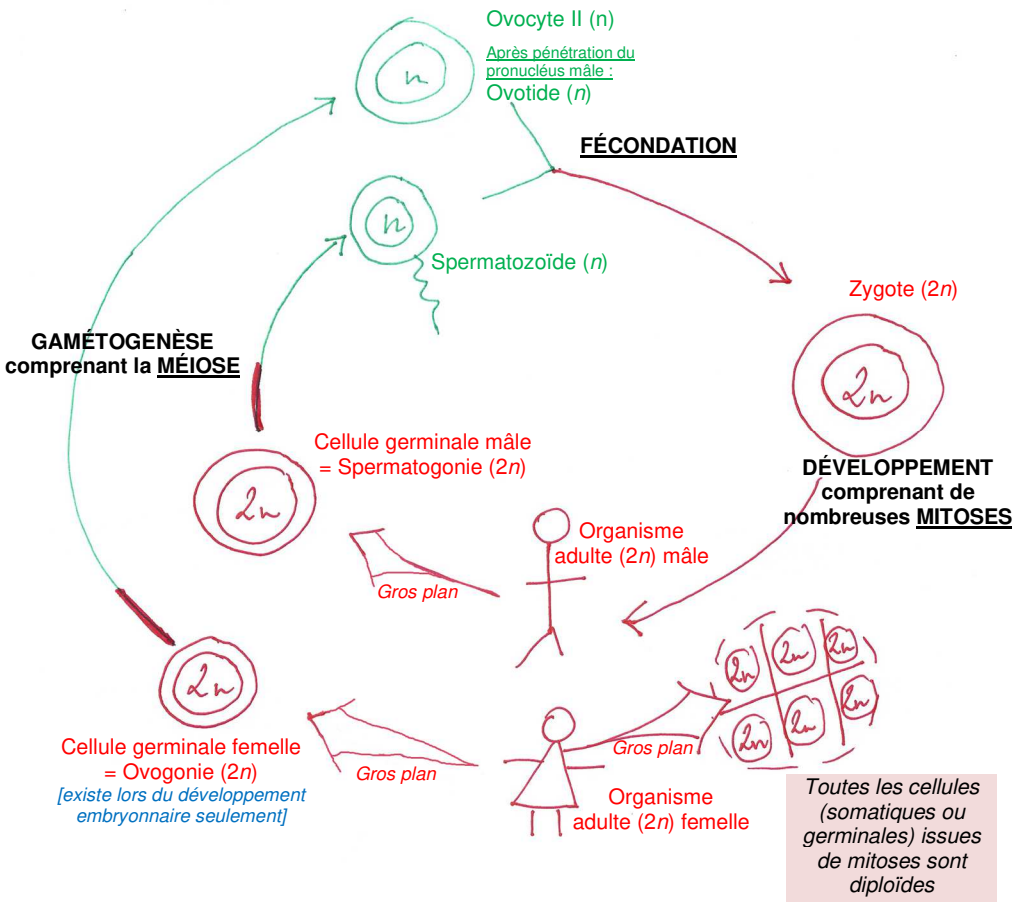


FIGURE 1. Cycle de vie des Mammifères (un exemple de Métazoaires).
Schéma original.

La phase diploïde (2n) est en rouge et la phase haploïde (n) est vert, conformément aux conventions.
*En gras : les **grands phénomènes du cycle** (avec les **processus génétiques** soulignés).*

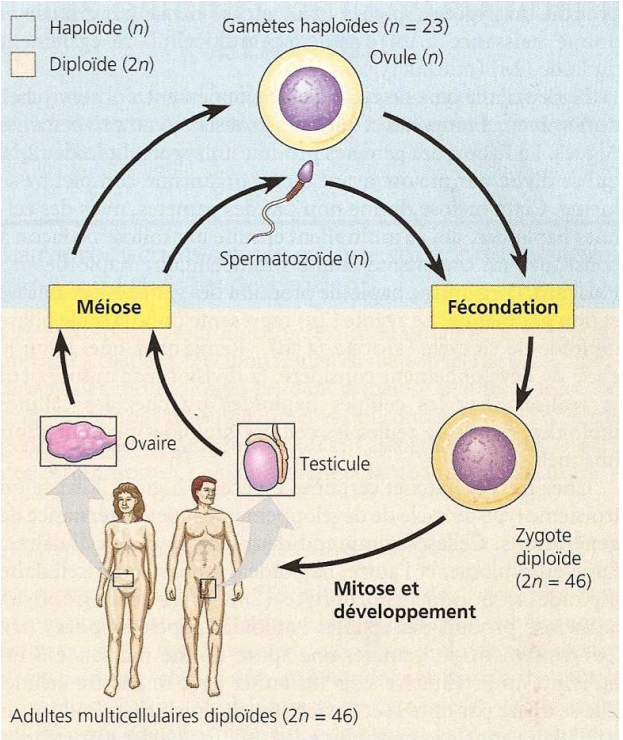


FIGURE 2. Une autre représentation d'un cycle de Mammifères.
*Cas de l'homme. Cellules diploïdes : **2n = 46** chromosomes.*
*Cellules haploïdes : **n = 23** chromosomes.*
Le terme « d'ovule » est discutable chez les Mammifères (voir plus loin).
D'après CAMPBELL & REECE (2004).

B. Une rencontre des gamètes interne ou externe souvent en lien avec le milieu et le mode de vie

1. Vie fixée, mobilité, motilité : éléments de vocabulaire

- On peut appeler **vie fixée** ***l'état d'un organisme qui est ancré localement et durablement sur un substrat pendant une longue partie de son cycle de vie et qui y réalise alors ses fonctions***.
- Un **organisme** (ou une structure) est doué(e) de **mobilité** lorsqu'il (elle) ***capable d'un déplacement dans son environnement***, qu'il soit **subi** ou **généré activement** par l'organisme lui-même.
- Un **organisme** (ou une structure) est doué(e) de **motilité** (cas particulier de **mobilité**) lorsqu'il (elle) ***capable d'un déplacement actif (= par ses propres mouvements) dans son environnement***.

2. Le milieu aquatique : un milieu dense et porteur où la fécondation est souvent externe (= dans le milieu de vie)

- L'eau est un **milieu dense et porteur** favorisant la **mise en suspension** de fin(e)s particules / cellules / organismes, comme le sont les **gamètes** (qui sont des **cellules**).
- Aussi, dans l'eau, ***la fécondation se déroule généralement dans le milieu de vie*** : on parle de **fécondation externe**.

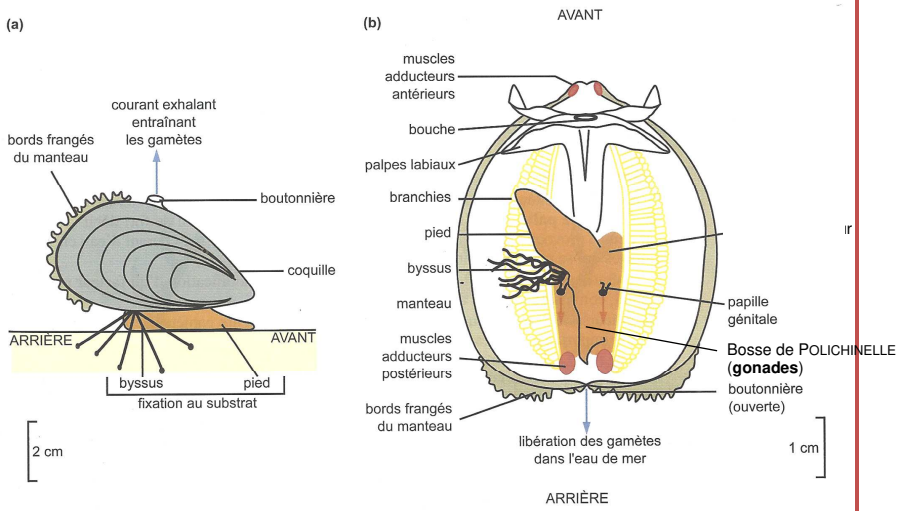
a. Cas de la vie fixée : un rapprochement des gamètes par le milieu où se déroule une fécondation plus ou moins aléatoire (exemple : la Moule)

L'exemple de l'**Oursin** (Échinodermes), parfois retenu ici par quelques collègues, me semble **inopportunément choisi** par rapport au programme car il y est question de **vie fixée**… or **l'Oursin se déplace** (parfois rapidement) dans son environnement, même s'il **peut stationner** temporairement et localement.

- De nombreux **organismes aquatiques ancrés** (ex. Mollusques à coquilles par exemple…) produisent des **gamètes** dans des **gonades** puis les libèrent dans le **milieu de vie**.

Exemple : la Moule

Qu'est-ce qu'une Moule ? La **Moule** (figure 3) est un **Mollusque Bivalve** vivant sur des **rochers** de la **zone intertidale** (***zone de balancement des marées***) et dont les **adultes** – mâles et femelles – sont **fixés** sur le **substrat**. Les individus **s'alimentent** et respirent grâce à une **ouverture des valves** de la **coquille** lors de **l'immersion** et une **activité ralentie** lors de **l'émersion** où la Moule **ferme ses valves** et survit avec de l'**eau de mer emprisonnée** en son sein jusqu'au retour de la haute mer suivante.



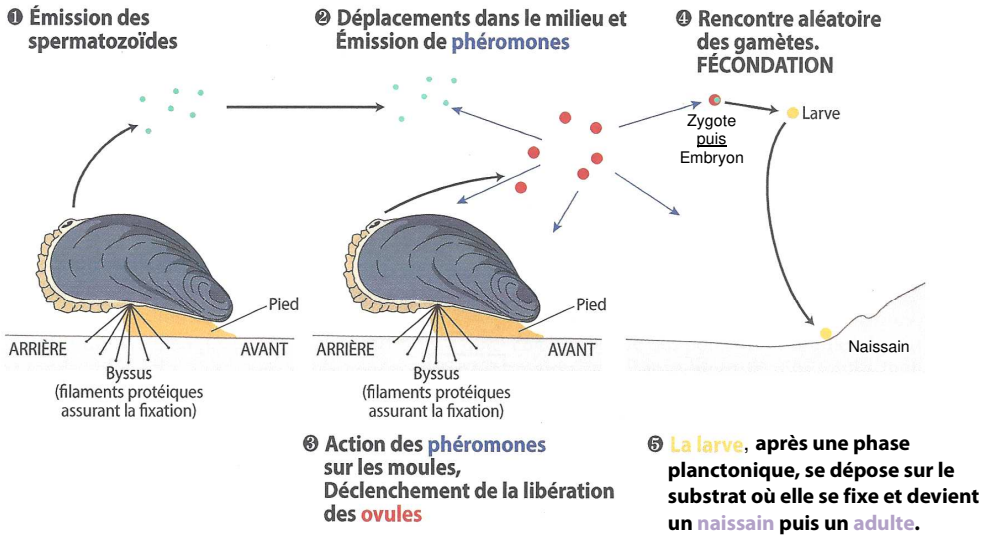
(a) Moule liée à un rocher,
et **(b)** cavité palléale ouverte montrant l'emplacement des gonades.

FIGURE 3. Morphologie et anatomie d'une Moule (Mollusques : Bivalves).
[**Pour information**]. D'après PEYCRU *et al.* (2017), corrigé.

Comment la Moule se reproduit-elle ? (figure 4)

- Les deux **sexes** sont **séparés** (**gonochorisme**).
- Les individus émettent des **gamètes** dans **l'eau de mer** après les avoir produits au sein de deux **gonades** situées dans la **bosse de POLICHINELLE**.
- Ces gamètes sont émis **à l'émersion** et lors d'une **période de reproduction** généralement du **début du printemps** sous nos **latitudes** (vers l'équinoxe) jusqu'à la **fin du printemps** (juin).
- L'**augmentation** de la disponibilité des **ressources alimentaires** (**plancton**) de la **Moule** à cette période, elle-même due à l'**augmentation de température**, semble être à l'origine d'une **augmentation de l'activité des gonades**, associée à une augmentation de **sécrétions neurohormonales** (figure 8 – page 7).
- Les **gamètes** sont des **spermatozoïdes** (***gamètes animaux mâles***) et de véritables **ovules** (***gamètes animaux femelles qui ont terminé leur méiose avant la fécondation***).
- La **rencontre** des **gamètes**, **aléatoire** dans le **milieu**, est favorisée par :
  - ° Le **grand nombre** de **gamètes produits** ;
  - ° La **co-libération**, avec les **spermatozoïdes**, d'une **phéromone*** – la **diantline** – qui est **captée** par les **Moules femelles** et **induit**, dans le **quart d'heure**, la **ponte** des **ovules**.
- La **fécondation** est suivie d'un **développement embryonnaire rapide** qui aboutit à la formation d'une **larve planctonique**, dotée d'une **faible motilité** ; celle-ci qui subit un **développement post-embryonnaire** (sous différents stades : trochophore, larve D, véligère, pédivéligère) **à l'état planctonique** avant une **métamorphose** donnant naissance à un ***jeune*** (nommé **naissain**) qui se **fixe sur le substrat** où il **demeurera** et subira une **croissance** et une **maturation sexuelle** (jusqu'à la mort).

* Une **phéromone** est une ***molécule de communication qui permet à un individu émetteur de communiquer avec un autre individu récepteur appartenant à la même espèce***.



Le rapprochement des gamètes chez un animal aquatique fixé : la Moule (un mollusque Bivalve).

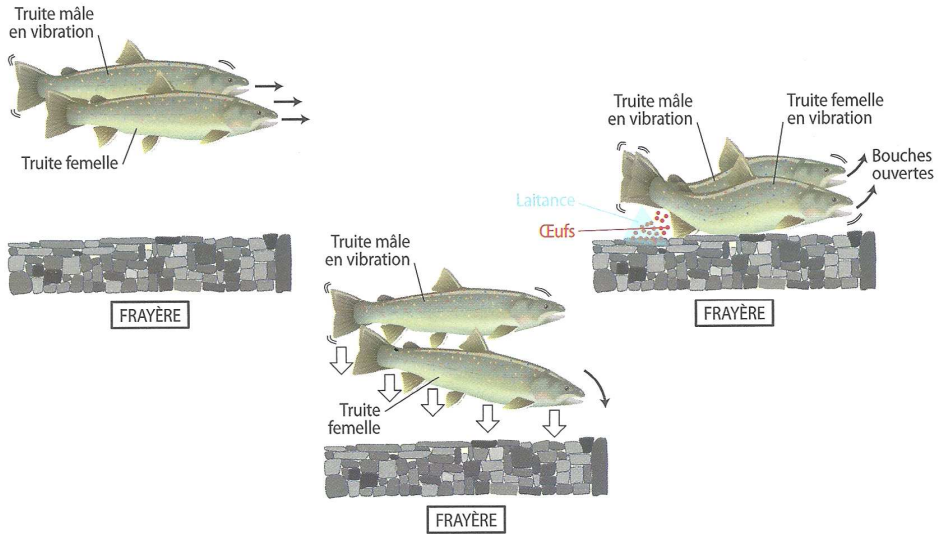
FIGURE 4. La reproduction chez la Moule, un Métazoaire fixé.
D'après DAUTEL *et al.* (2017), modifié.

GÉNÉRALISATION

Malgré le caractère **aléatoire** de la **rencontre des gamètes**, **l'absence de motilité de l'adulte** et la **faible probabilité de rencontre des gamètes** sont compensées par :

- Une **forte production** de **gamètes** en **nombre** (**stratégie *r***) ;
- La motilité du ***gamète mâle*** qui est un **spermatozoïde** ;
- Une **synchronisation** des émissions de **gamètes mâles** et **femelles** (parfois contrôlée par **l'environnement** ou, comme chez la **Moule**, par une **phéromone**) ;
- Un **chimiotactisme positif** (= ***attraction par des substances chimiques d'une cellule par une autre***) souvent exercé par **l'ovule** sur les **spermatozoïdes motiles** qui, ainsi, **s'en rapprochent**. C'est le cas **chez l'Oursin** (mais pas chez la Moule !).

b. Cas de la vie motile : la possibilité d'un rapprochement des partenaires sexuels (grégarisme, reconnaissance sensorielle, parade nuptiale…) pouvant aboutir à un accouplement



Le rapprochement des gamètes chez un animal aquatique libre : la Truite (un poisson Téléostéen).

FIGURE 5. L'accouplement chez la Truite.
D'après DAUTEL *et al.* (2017).

Une **frayère** est un ***lieu de ponte chez les 'poissons'***.
Frayer est un verbe qui signifie ***se reproduire (ponte des œufs chez la femelle + dépôt de sperme du mâle) chez les 'poissons'***.

- Certains **partenaires sexuels** d'**organismes aquatiques motiles**, comme les **'poissons' Téléostéens**, peuvent être **rapprochés** par :
  - Une **vie grégaire** (= ***tendance des individus d'une même espèce à se regrouper en sociétés***) où certaines espèces vivent en bancs ;

- Une **reconnaissance entre partenaires** (reconnaissance **visuelle**, émission de **phéromones**…) ;
- Parfois une **parade nuptiale**, c'est-à-dire un ***comportement actif ayant pour fonction d'attirer un partenaire sexuel***.

C'est le cas chez **l'Épinoche** où le **mâle**, après avoir construit une sorte de **nid**, y **attire** une **femelle** en **paradant** devant elle et en lui **mordillant la queue**. La **femelle** y pond ses **œufs** (ovules) puis le **mâle** y dépose son **sperme** (**laitance**).

- La **reconnaissance** entre **partenaires sexuels** peut aboutir à un **véritable accouplement** (figure 5) comme chez la Truite, c'est-à-dire une ***mise en contact physique des partenaires sexuels jusqu'à leurs parties génitales***, ce qui favorise encore la **rencontre des gamètes** – bien que la **fécondation** demeure **externe** !

c. Des exceptions : la possibilité d'une fécondation interne chez certains organismes aquatiques (Chondrichtyens, Mammifères marins…)

- Il arrive que **certains organismes** vivant en **milieu aquatique** pratiquent une **fécondation interne**, c'est-à-dire une ***fécondation qui a lieu dans les voies génitales de la femelle***, après un **accouplement** où les **pièces génitales mâles** pénètrent dans les **voies génitales femelles** et y émettent leur **sperme**.
- C'est le cas par exemple chez :
  - Les **Chondrichtyens** (Requins, Raies…) **mâles** qui possèdent ***deux appendices au niveau de leur nageoire pelvienne qui servent à pénétrer la femelle et qui émettent le sperme*** que l'on nomme **ptérygopodes** (***l'ensemble des deux ptérygopodes formant un organe copulatoire*** nommé **clasper**).
  - Les **Mammifères aquatiques** (Cétacés…) qui, en réalité, sont des **animaux « aériens »** vivant en **milieu aquatique** se reproduisent donc par **accouplement** et **fécondation interne** comme les autres **Mammifères**.

Une anecdote : l'Hippocampe

Chez les **Hippocampes** (Téléostéens), la **femelle** pond ses **œufs (ovocytes II)** directement dans une **poche ventrale du mâle** où les **œufs** sont **fécondés** et… y subissent une partie de leur **développement** avant d'être « **accouchés** ».

3. Le milieu aérien : un milieu peu dense, peu porteur et surtout desséchant qui impose une fréquente fécondation interne et des stratégies limitant la dessication des embryons

- L'eau est un **milieu dense et porteur** favorisant la **mise en suspension** de fin(e)s particules / cellules / organismes, comme le sont les **gamètes** (qui sont des **cellules**).
- Aussi, dans l'air, ***la fécondation se déroule généralement dans les voies génitales de la femelle*** : on parle de **fécondation interne**.

a. Une vie fixée plutôt rare en milieu aérien chez les Animaux qui suppose une phase motile permettant l'accouplement ou des stratégies de rencontre intégrées dans un cycle parasitaire

- La **vie fixée** en **milieu aérien** est plutôt **rare** et **presque toujours transitoire** :
  - Des **espèces phytophages** peuvent être **fixées** sur des **végétaux** mais elles sont généralement aussi **capables de déplacement** et ainsi de **s'accoupler** (ex. Pucerons).
  - Des **espèces hématophages** (souvent appelées « **ectoparasites** ») peuvent là encore **se déplacer** à certains moments de leur **cycle de vie** et **s'accoupler** (ex. Tiques).

- On peut toutefois citer le cas un peu particulier du **parasitisme** (plus précisément de **l'endoparasitisme**) que l'on peut définir comme une ***interaction durable où un organisme (parasite) exploite et se nourrit de l'autre partenaire (hôte) sans que l'interaction n'entraîne la mort de l'hôte ou, du moins, pas à court terme***.

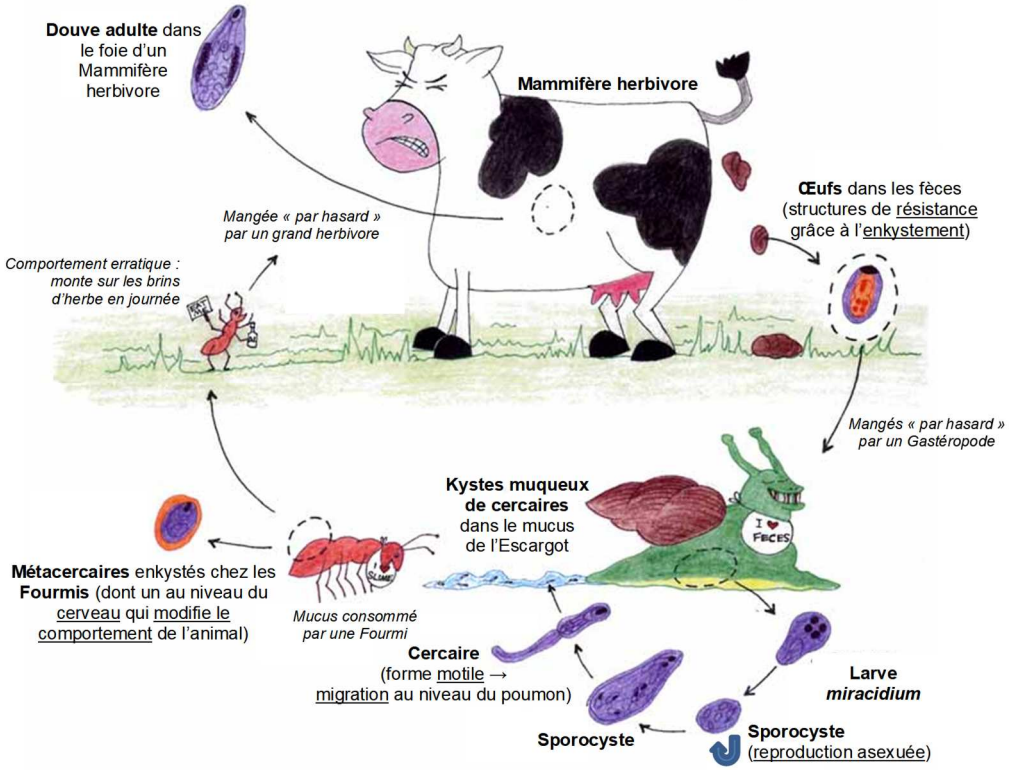


FIGURE 6. Vision humoristique du cycle parasitaire de la Petite Douve du foie *Dicrocoelium dentricium*. Pour une vision plus « sérieuse » : voir figure 22 du TP 4.1.

https://wasmuthlab.wordpress.com/teaching/discovery-days/dicrocoelium-dendriticum/ (consultation avril 2018), modifié / traduit

- Cas de la **Petite Douve** (figure 6) : le **cycle parasitaire** est expliqué dans le TP 4.1. Notons seulement ici :
  - Des **formes de résistance** : **œufs enkystés**, **cercaires** dans les **kystes muqueux**
  - Des **stratégies** de **favorisation de rencontre** :
    - **stratégie *r*** des **parasites** (**œufs** très **nombreux**),
    - **mucus** où se trouvent les **cercaires** très apprécié des **Fourmis**,
    - **comportement des Fourmis modifié** par les **métacercaires** : **grimpent** sur les **brins d'herbe** en journée (peuvent ainsi être mangées par inadvertance par un Mammifère) et **retournent à leurs activités** en-dessous d'une **certaine température**, ce qui assure leur **survie** (et la survie des métacercaires !).

- Cette **efficacité de l'infection** augmente les **chances** que les **adultes** se retrouvent dans **l'hôte final** et **s'y fécondent** ; notons que les **individus** sont **hermaphrodites** mais doivent **s'interféconder** (il n'y a **pas d'autofécondation**).

b. Une vie motile très fréquente permettant le rapprochement des partenaires sexuels (signaux visuels voire sonores, phéromones, parade nuptiale…) et un accouplement à l'origine d'une fécondation interne

- La **plupart du temps**, pour ne pas dire **quasiment tout le temps**, les **Métazoaires** aériens sont des **organismes motiles** de sorte qu'ils sont capables de **se déplacer**. Il s'ensuit que les **partenaires sexuels se déplacent l'un vers l'autre** et, ainsi, peuvent réaliser un véritable **accouplement**, c'est-à-dire une ***mise en contact physique des partenaires sexuels jusqu'à leurs parties génitales***.
- Dans ce cas, il y a alors presque toujours **pénétration des voies génitales femelles** par l'**organe copulateur mâle** et donc **fécondation interne** (***fécondation dans les voies génitales de la femelle***) (figure 7).

- Le **rapprochement préalable** des **partenaires sexuels** suppose en amont **différents processus possibles** :
  - Une **reconnaissance mutuelle** par des signaux variables :
    - **Signaux visuels** (couleur du pelage, de la carapace, du plumage…) ;
    - **Signaux olfactifs**, notamment **phéromones** émises par un sexe pour attirer l'autre.

Chez beaucoup de **Vertébrés aériens** (comme les **Mammifères**), il existe une ***période de fécondité de la femelle où le comportement est souvent modifié, manifestant une réceptivité aux partenaires sexuels,*** que l'on nomme **œstrus** [masc.] (ou encore « **chaleurs** » au pluriel).
On parle de **rut** pour désigner la ***période de fécondité et de modification du comportement sexuel des mâles en faveur de la recherche (souvent active) de partenaires sexuelles***.

    - **Signaux sonores** (chants des Oiseaux, brâme du Cerf…)
    - ***Comportements actifs et plus ou moins élaborés ayant pour fonction d'attirer un partenaire sexuel*** : ce qu'on appelle une **parade nuptiale** (Ex. **Paon** qui fait la Roue pour montrer les couleurs de sa queue et appelle les femelles dans la jungle…)

Exemple : le Cerf et la Biche

Qu'est-ce qu'un Cerf ou une Biche ? Le **Cerf** (**mâle**) est un **Mammifère Cétartiodactyle Ruminant** qui vit notamment dans les **forêts eurasiennes** : la **femelle** s'appelle **Biche** et le **jeune faon**. C'est un animal **herbivore**.

Comment le Cerf se reproduit-il ?
- Les deux **sexes** sont **séparés** (**gonochorisme**).
- Le **nombre de descendants** produits est **faible** (un faon par biche par an) mais la **descendance** est **veillée** par la **femelle** jusqu'à **deux ans** ; il y a donc ici une **stratégie K**.
- La **plupart du temps**, les **sexes** vivent en **hardes séparées** (**hardes mâles**, **hardes femelles**). Dans les **hardes femelles**, on trouve les **jeunes faons** dont les **mâles** finissent par être **chassés** au bout de **deux ans**.
- À la **fin de l'été**, les **mâles** deviennent **agressifs** entre eux et se **battent**, en venant à **se séparer**. Chaque **mâle** défend alors un **territoire** sur lequel peut venir s'installer une **harde de femelles** dont le **mâle** sera alors le « **pacha** », c'est-à-dire le **reproducteur**. Lors de cette période, le mâle émet un **chant puissant** qui semble avoir pour double fonction d'**avertir les autres mâles** et d'**attirer les femelles** : le fameux **brâme**.
- Une **parade nuptiale** est alors **exécutée par le mâle** qui veut **féconder une femelle** : outre le **brâme**, on observe une sorte de **course-poursuite de la femelle** par le **mâle**, attiré par les **phéromones** émises par la **vulve** de sa **partenaire ovulante**. Puis le **mâle** monte la **femelle** et la **pénètre** par son **pénis** dans son **vagin** où, suite à un accouplement bref, il **émet** son **sperme**.
- Le **faon de l'année précédente** assiste souvent à la scène, parfois **écarté** par le mâle.
- Les **spermatozoïdes** parcourent les **voies génitales femelles** jusqu'aux **oviductes** où a lieu la **fécondation** (figure 7). La **glaire cervicale** laisse **passer les spermatozoïdes** en **période ovulatoire** et environ **10 000 spermatozoïdes** arrivent aux **oviductes**.
- Une **compétition entre mâles** (permise au moyen de ses bois et parfois très violente) pour **l'accès à un territoire reproducteur** et à un **harem** est fréquente ; il s'agit d'un cas de **sélection intra-sexuelle**, c'est-à-dire un cas où ***c'est la compétition entre individus d'un même sexe (souvent les mâles) qui assure et filtre l'accès à l'autre sexe (souvent les femelles)***.

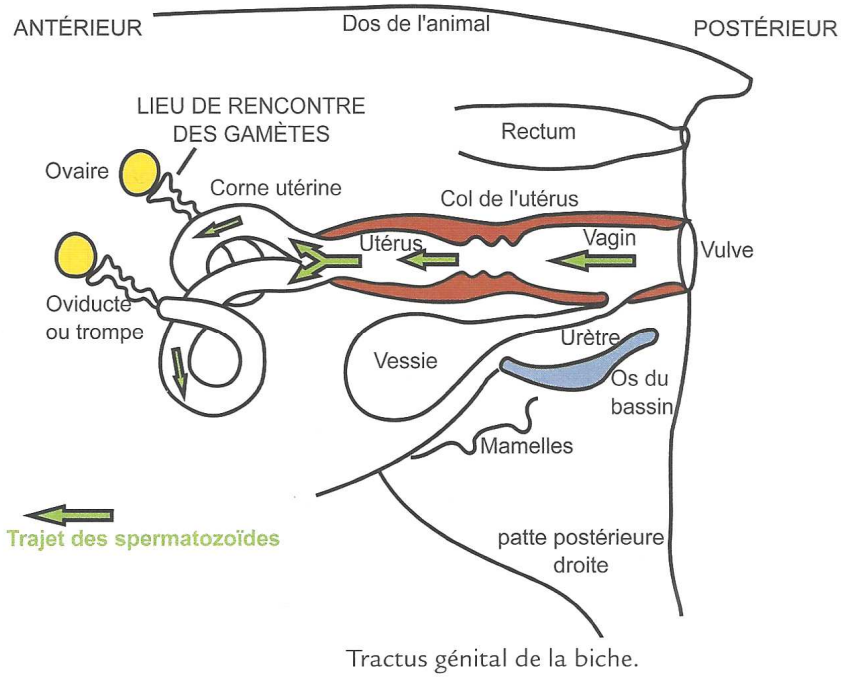


FIGURE 7. Appareil reproducteur de la Biche et trajet des spermatozoïdes.
D'après PEYCRU *et al.* (2017).

c. Après la fécondation : une protection des œufs fécondés de la dessication en cas d'oviparité, ou une protection du développement dans l'organisme maternel (viviparité, ovoviviparité)

- Le **développement embryonnaire des Animaux** peut s'opérer selon **trois modalités** :
  - L'**oviparité** : il s'agit d'un ***développement embryonnaire au sein d'un œuf fécondé qui est pondu dans le milieu de vie de l'organisme*** (ex. Oiseaux).
  - L'**ovo-viviparité** : il s'agit d'un ***développement embryonnaire au sein d'un œuf fécondé qui demeure dans une cavité interne d'un (ou sur un) organisme parental, le plus souvent maternel, où il incube et souvent éclot*** (ex. certaines Blattes) ;

- La **viviparité** : il s'agit d'un ***développement embryonnaire au sein d'une cavité interne maternelle où l'embryon s'alimente à partir directement de l'organisme maternel* via *un placenta*** (ex. Mammifères Placentaires).

Adaptations à la vie en milieu desséchant (vie aérienne) :

- Dans le cas de la **viviparité** ou de l'**ovoviparité**, la **protection de l'embryon** de la **dessication** est permise par le **corps parental** où se déroule le développement.
- Dans le cas de l'**oviparité**, plusieurs **adaptations** liées à **l'œuf pondu** ou à la **ponte** peuvent être souvent observées :
  - **Paroi de l'œuf** assurant les **échanges gazeux respiratoires** (dioxygène, dioxyde de carbone) mais **empêchant** ou **limitant drastiquement** les **flux hydriques**.
  - **Ponte de l'œuf** dans un **endroit humide** (enfouissement de l'œuf, site humide, évitement de la saison sèche…).

C. Une saisonnalité ou une cyclicité de la reproduction contrôlée par des facteurs environnementaux et/ou internes

- La **périodicité de la reproduction** peut être déterminée par des **facteurs endogènes** et/ou **exogènes**.

1. Un double contrôle environnemental et endogène : le cas de la Moule et du Cerf ou du Bouc

a. Un contrôle saisonnier (puis endogène) lié à la disponibilité en nourriture : le cas de la Moule

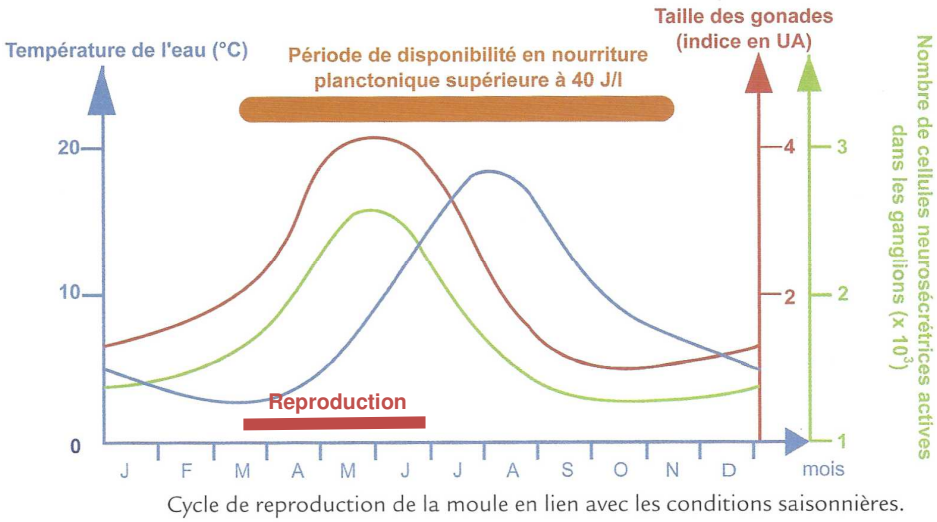


FIGURE 8. Contrôle environnemental et endogène de la reproduction chez les Moules.
D'après PEYCRU *et al.* (2017).

- Nous l'avons dit plus haut, chez la **Moule**, les **gamètes** sont émis **à l'émersion** (**pleine mer**) et lors d'une **période de reproduction** généralement du **début du printemps** sous nos latitudes (vers l'équinoxe) jusqu'à la **fin du printemps** (juin).
- L'**augmentation de la disponibilité** des **ressources alimentaires** (**plancton**) de la Moule à cette période, elle-même due à l'**augmentation de température**, semble être à l'origine d'une **augmentation de l'activité des gonades**, associée à une augmentation de **sécrétions neurohormonales** (figure 8).

b. Un contrôle saisonnier (puis endogène) lié à la photopériode : le cas de certains Mammifères (Cerf, Bouc…)

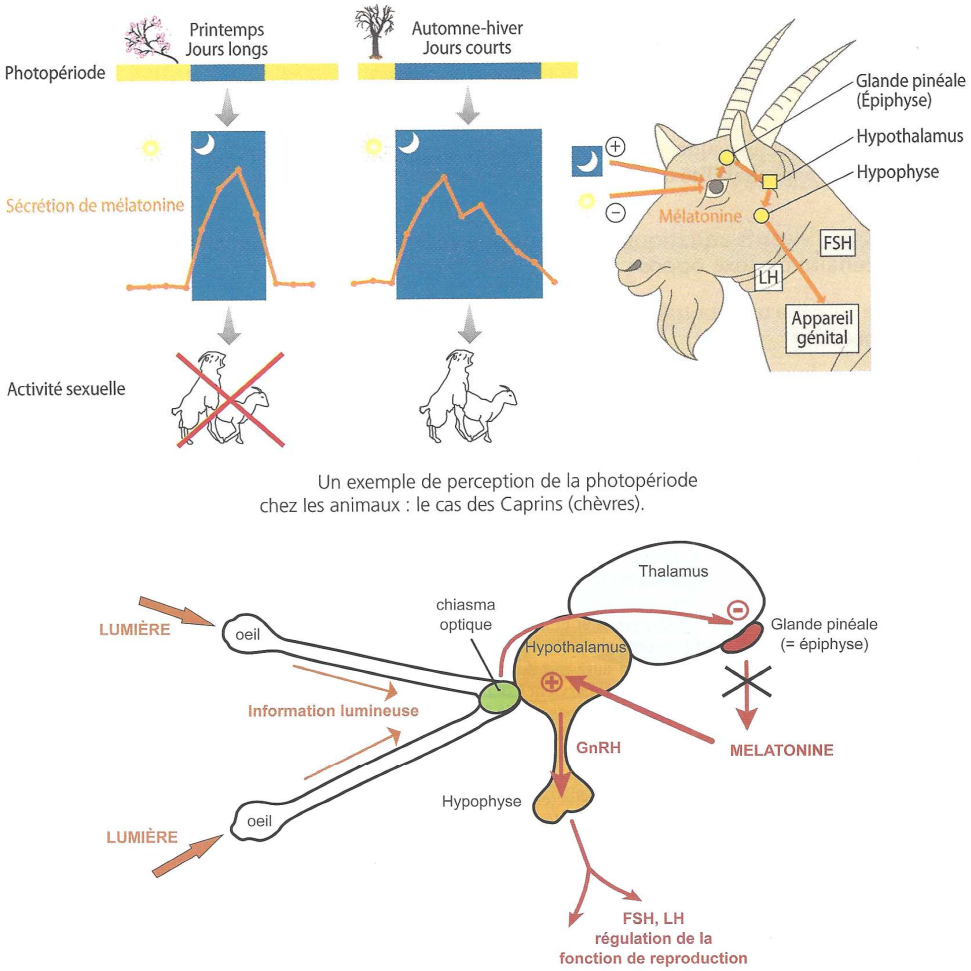


FIGURE 9. Contrôle photopériodique de la reproduction chez les Caprins.
D'après DAUTEL *et al.* (2017) et PEYCRU *et al.* (2017).

- Chez certains **Mammifères** (Cerf, Bouc), le signal déclenchant le **rut** ou l'**œstrus** provient d'une **diminution** ou au contraire d'une **augmentation** de la **photopériode**.
- Chez le **Bouc** ou le **Cerf** par exemple, le **raccourcissement de la photopériode** à la **fin de l'été** et en **automne** déclenche les **comportements reproducteurs** (figure 9) en lien avec une **augmentation drastique** des concentrations sanguines en **hormones sexuelles** (**testostérone** ou **œstrogènes**).
- Le **ratio durée du jour** / **durée** de la nuit est **estimé** par le **cerveau** au moyen d'une perception de la **durée d'ensoleillement** au **niveau oculaire**. On note l'intervention d'un système complexe (figure 9) :
  - La **perception de l'information lumineuse** au niveau de l'**œil** ;
  - Cette information **inhibe la sécrétion** de **mélatonine** par la **glande pinéale** (de sorte que, plus la **période d'obscurité** est **longue**, plus il y a de **mélatonine produite**) ;
  - La **mélatonine en forte quantité stimule l'axe hypothalamo-hypophysaire** et donc la **production de GnRH** (une **neurohormone** libérée par l'**hypothalamus**) et de **LH** et **FSH** (des **hormones hypothalamiques**).
  - **LH** et **FSH** stimulent enfin **l'appareil reproducteur** et la production d'**hormones sexuelles** (testostérone ou œstrogènes) qui stimulent elles-mêmes l'**activité sexuelle** et les **comportements reproducteurs**.

2. Une cyclicité d'origine purement endogène : le cas de certains Mammifères (Homme, Vache…)

- Chez la **Femme** ou chez la **Vache**, il y a **ovulation** (= ***libération d'un ovocyte II par l'ovaire dans le pavillon de l'oviducte***) de manière **régulière** : environ tous les **21 jours** chez la **Vache** et tous les **28 jours** chez la **Femme** (ce sont des moyennes !) (encadré A).
- Chez les **mâles** (Homme, Taureau), la **production des spermatozoïdes** est **continue**, sous contrôle de la **testostérone**, elle-même sous contrôle de **l'axe hypothalamo-hypophysaire** (encadré A). Le **comportement reproducteur** du **Taureau** est stimulé par la perception de **phéromone exsudées** au niveau **vulvaire** par la **femelle ovulante**. Le **comportement sexuel humain** est plus **complexe**.

Encadré A Le contrôle de la fonction de reproduction chez l'Homme

Pas au programme

➢ *Principe général*

Le fonctionnement de l'**axe gonadotrope** (= ***ensemble des organes impliqués dans le contrôle de la fonction de reproduction – l'axe hypothalamus / hypophyse / gonades***) repose sur **trois niveaux** (figure a) :

- Un **contrôle par l'hypothalamus** qui produit une **neuro-hormone** stimulant l'**adénohypophyse**. Il s'agit, chez les deux sexes, de la **gonadolibérine** ou **GnRH** (*Gonadotrophin Releasing Hormone*), une ***hormone peptidique***. On parle de **neuro-hormone** car ***il s'agit d'une hormone libérée au niveau d'un capillaire sanguin par une terminaison axonale de neurone***. Elle est libérée dans le **système porte hypophysaire**.
- Un **contrôle par l'hypophyse**, plus précisément **l'adéno-hypophyse**, qui produit en **réponse à la GnRH**, deux ***hormones hypophysaires de nature peptidique*** nommées **gonadostimulines**, **gonadotrophines** ou **hormones gonadotropes** : l'**hormone folliculo-stimulante** ou **FSH** (*Follicle Stimulating Hormone*) et l'**hormone lutéinisante** ou **LH** (*Luteising Hormone*).

  Le **nom de ces hormones** est dû à leur **action chez la femme**, mais elles sont aussi **présentes chez l'homme** !
- Un **contrôle par les hormones sexuelles**, principalement la **testostérone** chez **l'homme**, et les **œstrogènes** et la **progestérone** chez la **femme**. Celles-ci sont produites en **réponse aux hormones hypophysaires**. Il s'agit d'**hormones stéroïdiennes** (= ***dérivées du cholestérol***) qui ***agissent sur les organes de l'appareil reproducteur*** (stimulant notamment la **gamétogenèse**) mais aussi ***exercent un rétro-contrôle négatif sur l'axe hypothalamo-hypophysaire***, ce qui permet l'**auto-régulation** du **système**.
- Les gonades produisent en outre de l'**inhibine**, ***hormone peptidique inhibant l'hypophyse***.

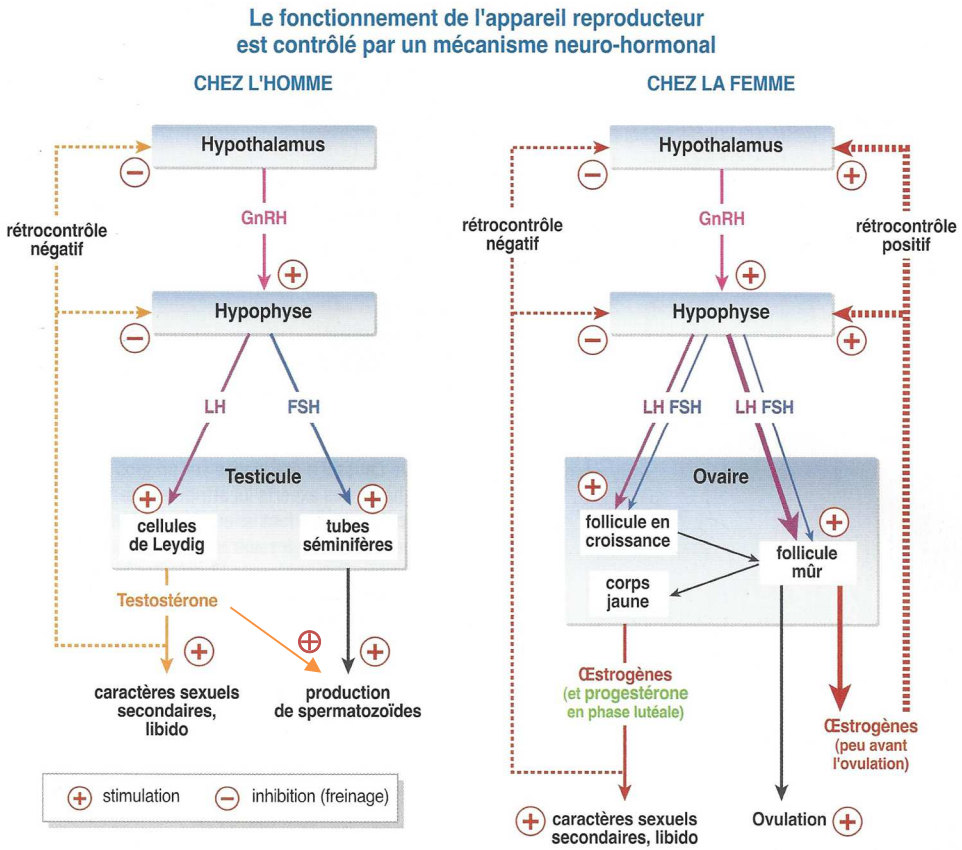


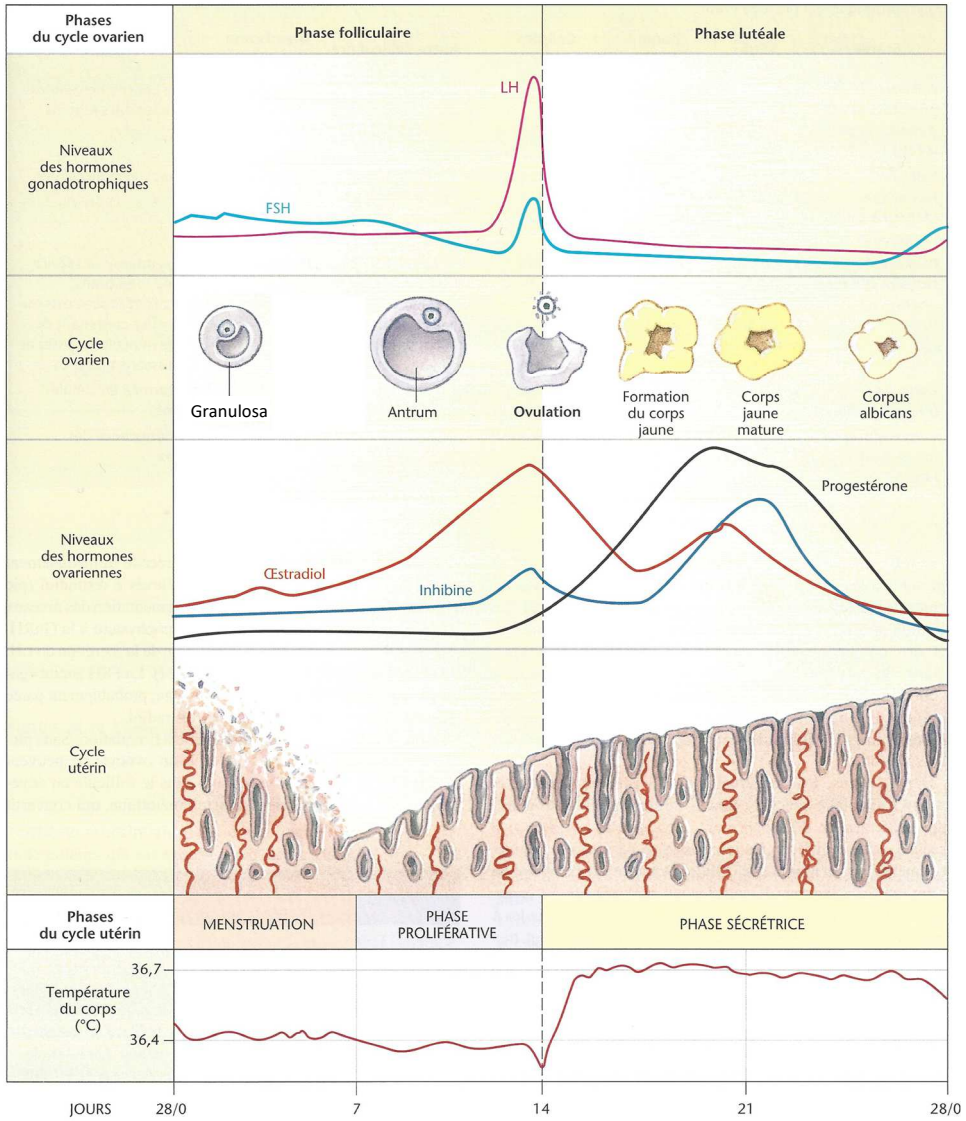
FIGURE a. Le contrôle de la fonction de reproduction : vision simplifiée.
Les inhibines ne sont pas figurées.
D'après LIZEAUX, BAUDE *et al.* (2008).

➢ *Chez l'homme (Homme de sexe masculin)*

Le **principe général** énoncé ci-dessus (figure a) est applicable :

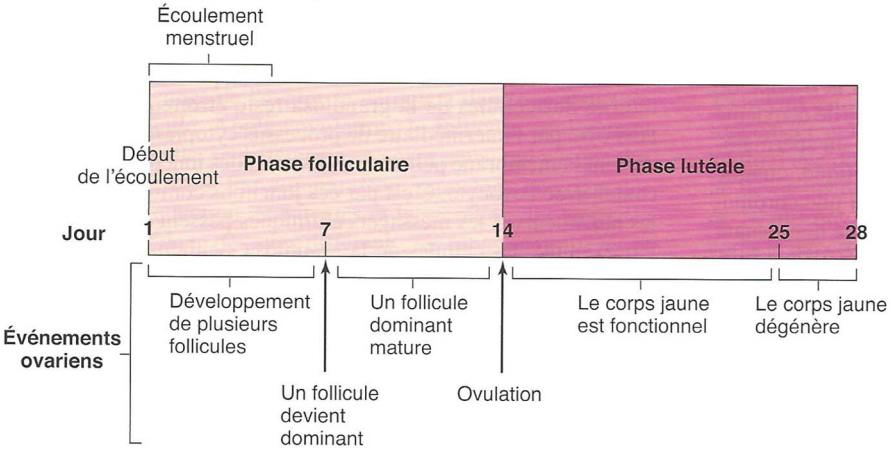
- **Production de GnRH** par l'**hypothalamus** qui stimule l'**adénohypophyse** ;
- **Production** de **LH** et **FSH** par l'**adénophypophyse** qui stimule les **cellules de LEYDIG** (= **cellules interstitielles**) et les **cellules de SERTOLI** (= **cellules interstitielles**) dans le testicule ;
- Production de testostérone par les cellules de Leydig (et de diverses substances par les cellules Sertoli), ce qui :
  - **Stimule l'activité spermatogénétique** et divers processus ;
  - Exerce un **rétrocontrôle négatif** sur **l'axe hypothalamo-hypophysaire**, permettant de maintenir **toutes ces hormones** autour de **valeurs de consigne** ; la sécrétion de toutes les hormones ici mobilisées est alors **pulsatile**.

➢ *Chez la femme (Homme de sexe féminin)*



⮝ **FIGURE b. <u>Variations cycliques de concentrations hormonales (LH, FSH, hormones sexuelles féminines, inhibine) chez la femme en lien avec le cycle menstruel</u>.**
Les concentrations en valeurs absolues peuvent notoirement varier, c'est pourquoi les graphes ne présentent pas d'ordonnée chiffrée. D'après SILVERTHORN *et al.* (2007), corrigé.

<u>Organisation du cycle ovarien</u> (figures b-c) :



⮝ **FIGURE c. <u>Cycle ovarien chez la femme dans le cas d'un cycle de 28 jours à phases équivalentes</u> (règles signalées).** D'après VANDER *et al.* (2013).

- Le **cycle ovarien** peut se **décomposer en trois phases** :
  Attention, la **durée d'un cycle** peut **varier** notoirement d'une femme à l'autre (**21 à 35 jours**).
  - La **phase folliculaire** où ***un follicule cavitaire (follicule tertiaire= antral) se développe en follicule de DE GRAAF*** (durée moyenne : 14 jours) ;
    En réalité, il existe **15-20 follicules cavitaires en début de cycle** mais **un seul** (le **<u>follicule dominant</u>**) **termine** la **gamétogenèse** alors que les ***autres follicules dégénèrent*** (on dit qu'ils subissent une **<u>atrésie</u>**).
  - L'**ovulation** où ***le follicule de DE GRAAF est rompu et libère dans le pavillon de la trompe son ovocyte II*** (en moyenne : 14e jour du cycle) ;
  - La **phase lutéale** où ***le reste du follicule se transforme en corps jaune qui croît puis régresse*** (durée moyenne : 14 jours) ;
- En **<u>amont</u>** <u>du cycle ovarien</u>, pendant **environ 3 cycles** (en moyenne **84 jours**), une **phase pré-antrale** se caractérise par le ***recrutement et le développement d'un certain nombre de follicules primordiaux aboutissant à la formation des 15-20 follicules antraux présents en début de phase folliculaire***.
  C'est donc bien des **follicules antraux** qui **débutent chaque cycle** et **non des ~~follicules primordiaux~~** (contrairement à ce qu'on peut parfois lire ici ou là…)
- On note que, parallèlement, un **cycle utérin** se met en place et **se superpose** au **cycle ovarien**. Les **menstruations** ont lieu lors des **premiers jours du cycle**.
- Ces phases sont gouvernées par **l'axe gonadotrope** qui fonctionne de manière un peu plus **complexe** chez la **femme** que l'homme.

<u>Phase folliculaire</u> (figures a-b) :
- Un **faible taux d'œstrogènes** (produites par la granulosa) induit un **rétrocontrôle négatif** sur **l'axe hypothalamo-hyophysaire**, d'où de **faibles taux de GnRH**, et de **LH** et **FSH** produites.
- À mesure que la **granulosa** se **développe**, la **quantité d'oestrogènes libérés** croît également.

<u>Juste avant l'ovulation</u> (figures a-b) :
- Un **fort taux d'œstrogènes** amène au **passage d'un seuil de concentration** où le **rétrocontrôle devient** alors **<u>positif</u>** sur **l'axe hypothalamo-hyophysaire**, d'où un **pic de GnRH**, et de **LH** et **FSH** ; le **pic de LH / FSH** déclenche l'**ovulation**.

Phase lutéale (figures a-b) :

- La **transformation** du **follicule rompu** en **corps jaune** induit la **transformation des cellules de la granulosa** en **cellules lutéales** qui ne produisent **plus les mêmes hormones** : on note alors une **chute de la production d'œstrogènes** et une **production de progestérone** qui croît avec le **développement** du **corps jaune**.
- Ces **hormones sexuelles** induisent à nouveau un **rétrocontrôle négatif** sur **l'axe hypothalamo-hypophysaire** (d'où de **faibles taux** de **GnRH**, et **LH** / **FSH**).
- En fin de **phase lutéale**, la **production de progestérone chute** en lien avec la **régression** du **corps jaune** en ***corpus albicans*** qui finit par **dégénérer**. Cette **chute du taux de progestérone** déclenche entre autres les **règles** en **début de cycle suivant**.

D. Une reproduction sexuée avec allofécondation dominante malgré l'existence d'autres modalités dans le règne animal

- Terminons par un **tour d'horizon** ultra-rapide de la **diversité des modalités** de **reproduction animale** s'écartant du **modèle de base**.

1. Le cas général dans la reproduction animale : gonochorisme, reproduction sexuée complète (méiose + fécondation), cycle monogénétique diplophasique, allofécondation

- Fondamentalement, la **reproduction de la majorité des Métazoaires** est :
  - a) Fondée sur le gonochorisme, c'est-à-dire la ***séparation des sexes mâle et femelles dans des individus différents*** ;
  - b) Une reproduction sexuée complète (avec ***méiose et fécondation***) insérée dans un **cycle monogénétique** (= ***1 seule génération***) **diplophasique** (= ***la génération unique est la phase diploïde***) ;
  - c) Caractérisée par une allofécondation (= fécondation croisée), c'est-à-dire une ***fécondation entre gamètes provenant d'individus différents*** évidemment favorisée par le **gonochorisme** ;
  - d) **Exclusive**, le plus souvent, de toute **autre modalité**.

2. La possibilité de variations à ce modèle dans le monde animal

a. La possibilité d'un hermaphrodisme, permanent ou modifiable, chez quelques taxons

- Il existe des **taxons hermaphrodites**, c'est-à-dire ***possédant les deux sexes (mâles et femelles) et produisant à la fois des gamètes mâles et femelles***.
- Deux solutions sont alors possibles :
  - Cet **état** est **permanent**, comme chez les **Escargots** et les **Lombrics**. On retrouve aussi cet état chez de nombreux **endoparasites** (exemple : **Petite Douve**). Le plus souvent, il y a tout de même **accouplement** et **allofécondation** (les deux **partenaires sexuels s'interfécondent**).
  - Cet **état** est **changeant** (avec le plus souvent une **succession établie** dans le **temps** en lien avec l'âge) comme chez **l'Huître**, **mâle** dans sa **jeunesse**, puis **femelle** lorsqu'elle est **plus âgée**.
    Chez les **Mérous**, l'ordre est **inversé** : les **jeunes Mérous (5-12 ans)** sont **femelles** alors qu'**au-delà**, ils sont **mâles**.

b. La possibilité d'une autofécondation (rare) chez quelques taxons

- L'**autofécondation** (= ***fécondation entre gamètes mâles et femelles d'un même individu hermaphrodite***) est **rare** chez les **Animaux**.
- **Quelques espèces** peuvent **s'autoféconder** (parasites, Mollusques…), notamment en **l'absence de partenaire sexuel**.

c. La possibilité d'une multiplication asexuée chez quelques taxons

- La **multiplication asexuée** ou **végétative** (= ***production de nouveaux individus à partir d'un individu parental unique, sans méiose ni fécondation***) existe chez **quelques taxons** : **parasites** (comme la **Petite Douve**, avec le stade **sporocyste**), **espèces** capables de **scission** avec **repousse d'individus complets** à partir d'un **fragment** (certains 'vers' comme les Planaires ou les Néréis, certains Échinodermes…).
- Aux erreurs de réplication près, les **individus** ainsi **produits** ont le **même patrimoine génétique** que **l'individu parental**.

d. La possibilité d'une parthénogenèse chez quelques taxons

- On appelle **parthénogenèse** (u gr. *parthenos*, vierge, et *genesis*, naissance) la ***production d'un nouvel individu à partir d'un gamète femelle non fécondé***. Ce n'est donc **pas une reproduction sexuée complète**, car elle est **uniparentale** et sans fécondation, mais il y a quand même **production d'un gamète** et donc **brassage génétique**.
- L'**individu** produit est souvent **haploïde**.
- La parthénogenèse **coexiste** souvent avec une **reproduction sexuée**.
- On distingue **trois types de parthénogenèse** en fonction du **sexe** des **individus** ainsi **produits** :
  - La **parthénogenèse thélytoque** (du gr. *thêlu*, relatif à la femme) où ***les individus produits par parthénogenèse sont des femelles***. Les individus peuvent être **diploïdes** chez **certaines espèces**.
    Ex. Pucerons
    *(!) Parfois, les **mâles** sont très **rares** voire **inconnus** !*
  - La **parthénogenèse arrhénotoque** (du gr. *arrês*, mâle) où ***les individus produits par parthénogenèse sont des mâles (haploïdes)***. Les **œufs fécondés** donnent alors des **femelles (diploïdes)**.
    Ex. Hyménoptères Aculéates (Fourmis, Abeilles, Guêpes…)
  - La **parthénogenèse deutérotoque** où ***les individus produits par parthénogenèse sont des mâles et des femelles***.
    Ex. certains 'crustacés', certains Amphibiens, les Rotifères…

Bilan (adapté du programme)	✓ La **reproduction sexuée** des organismes s'inscrit dans un **cycle de développement**. ✓ Chez les **animaux**, les **gamètes** peuvent être libérés dans le **milieu de vie** pour une **fécondation externe**, ou se rencontrer dans les **voies génitales femelles** suite à un **accouplement** en une **fécondation interne**.

II. Les gamètes animaux, des cellules haploïdes spécialisées produites par gamétogenèse (exemple des Mammifères)

- On appelle **gamètes** les ***cellules haploïdes, produites par un processus nommé gamétogenèse, qui subissent la fécondation***.

Capacité exigible	✓ **Décrire** l'organisation des gamètes mâle et femelle ainsi que les modalités cellulaires de la fécondation à partir d'un exemple (à choisir parmi un des deux exemples ci-dessus) ✓ **Montrer** que les gamètes sont des cellules spécialisées et complémentaires

A. Les Animaux, des organismes anisogames et oogames : les gamètes animaux

- Les **Animaux** sont caractérisés par leur **anisogamie**, c'est-à-dire le fait que ***les gamètes mâles et femelles sont de taille et d'organisation différentes***.
- Comme ***le gamète femelle est plus volumineux que le gamète mâle***, on parle d'**oogamie**.
- On s'intéresse à l'exemple des **Mammifères**.

1. Le spermatozoïde des Mammifères, gamète mâle : une cellule haploïde profilée et motile

- Le **spermatozoïde** (figures 10-12) est un ***gamète mâle motile composé d'une tête avec du matériel génétique, d'une pièce intermédiaire et d'un long flagelle assurant sa propulsion***.
- La **tête** comprend notamment :
  - un **noyau** porteur d'un **génome haploïde** hautement **condensé**
  - un **acrosome** (***vésicule remplie d'enzymes capables de digérer les enveloppes protectrices de l'ovocyte, notamment l'enveloppe vitelline***).
- La **pièce intermédiaire** comprend :
  - à la base, un **centrosome** sur lequel se fixe l'**axonème** (***structure cytosquelettique à l'origine de la motilité du flagelle*** : cf. encadré B + figure 11)
  - de nombreuses **mitochondries** permettant la production d'**ATP** (présence de **fructose** dans le sperme).
- Le **flagelle** est une ***expansion propulsive essentiellement constituée de l'axonème*** dont le fonctionnement doit être **compris** et **connu** par les étudiants (y compris l'origine de la **flexion du flagelle**) (encadré B).

  [Pour information] La **gaine fibreuse** est une ***gaine de filaments intermédiaires (kératines…) constituant une armature rigide limitant les mouvements de cette zone***.

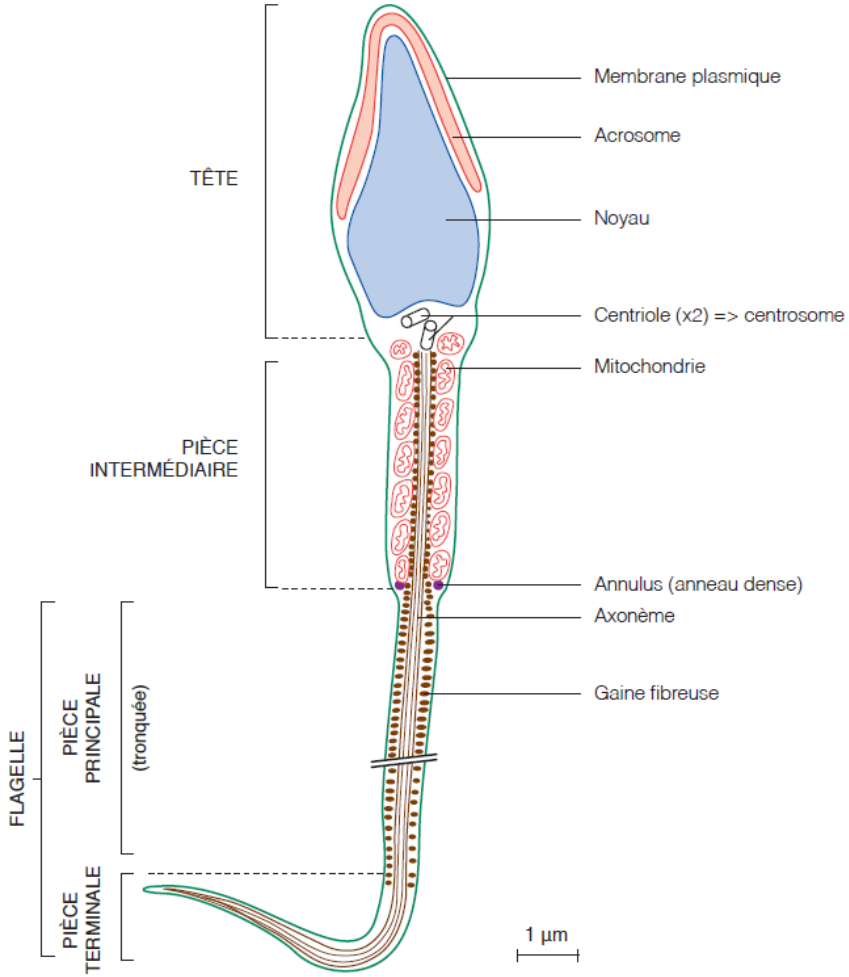
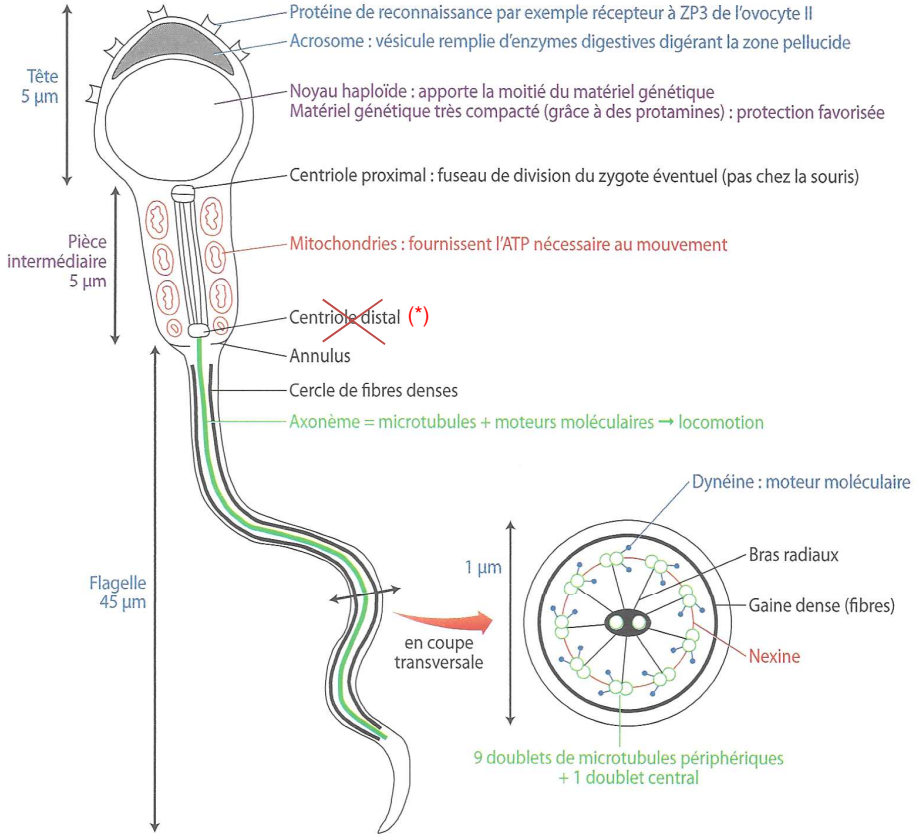


FIGURE 10. Spermatozoïde de Mammifère (flagelle écourté).
D'après SEGARRA *et al.* (2014).



L'organisation fonctionnelle d'un spermatozoïde humain.

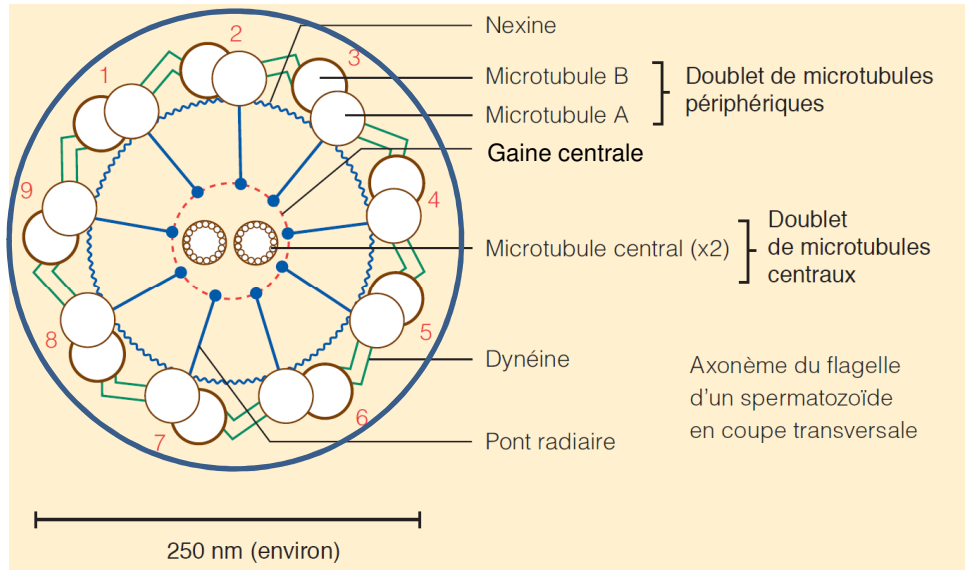
FIGURE 11. Spermatozoïde de Mammifère (flagelle écourté) + axonème.
D'après DAUTEL *et al.* (2014), modifié. (*) Information douteuse : je ne trouve aucune source documentant un centriole distal à la base de la pièce intermédiaire…

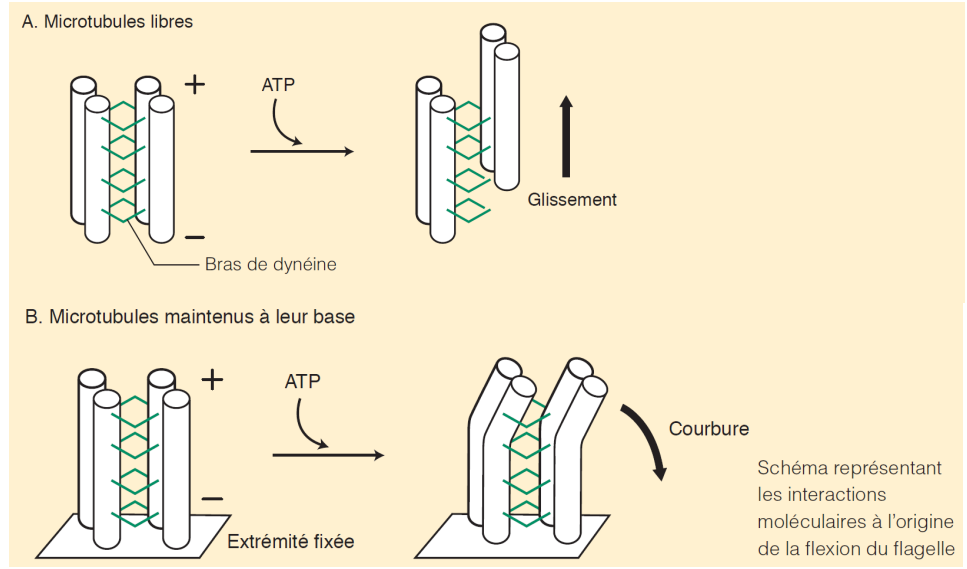
Encadré B Cytosquelette et mobilité du spermatozoïde

D'après SEGARRA et al. (2014) – rappels du chapitre 13

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.

L'hydrolyse de l'ATP permet « la marche » des bras de dynéine sur les microtubules ; or comme ceux-ci sont fixés à leur base (ponts de nexine), ces mouvements entraînent la flexion du flagelle. Les mouvements répétés de flexion du flagelle permettent la propulsion du spermatozoïde.





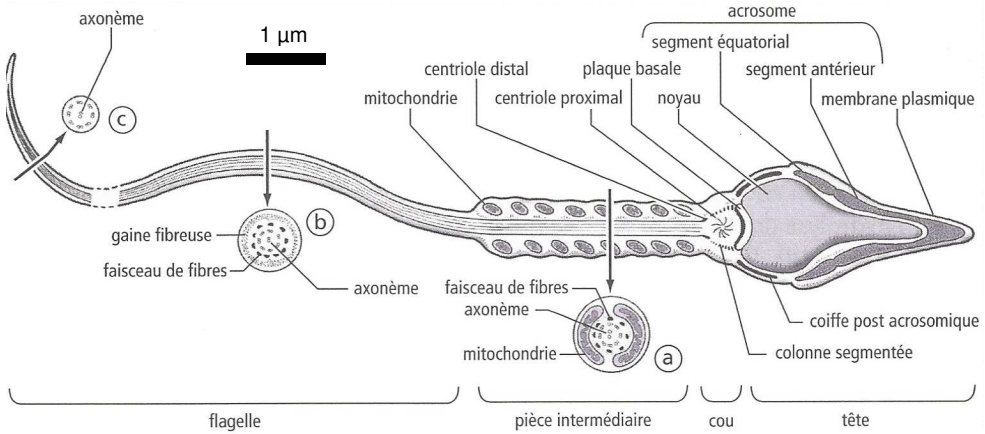


FIGURE 12. Spermatozoïde de Mammifère (pièce terminale écourtée).
D'après SALGUEIRO & REYSS (2002).

2. L'ovocyte II des Mammifères, gamète femelle : une cellule haploïde non motile, polarisée, volumineuse, contenant quelques réserves

- Le ***gamète femelle*** s'appelle **ovocyte II** ; il s'agit d'une ***cellule qui n'a pas totalement terminée sa méiose*** (d'où le fait qu'on évite le terme « ~~ovule~~ » parfois employé).

> Ce ***gamète*** est aussi souvent appelé « **œuf** » mais attention, ce terme désigne aussi la ***structure après fécondation jusqu'à l'éclosion***, c'est donc un terme peu précis.

a. Un ovocyte secondaire bloqué en métaphase II et non motile

- Le **gamète libéré par la femelle** lors de **l'ovulation** est un **ovocyte II** (= **ovocyte secondaire** = **ovocyte de deuxième ordre**) d'une taille comprise entre **1,5 et 2 mm** (figures 13) :
  - Un **ovocyte** est une ***cellule germinale femelle engagée dans la méiose***. Les ***cellules germinales femelles à l'origine des ovocytes*** s'appellent des **ovogonies**. Lorsqu'une ovogonie ***s'engage dans la première division de méiose (division réductionnelle)***, elle devient un **ovocyte I (ovocyte primaire)**. Après la première division, il y a **obtention d'un ovocyte II (ovocyte secondaire)** et d'un **premier globule polaire** (*noyau et très peu de cytoplasme, appelé à dégénérer*). L'ovocyte II **s'engage alors dans la deuxième division de méiose (division équationnelle)**.
  - Cet **ovocyte II** est **bloqué en métaphase II** (*la fin de la méiose n'interviendra que lors de la fécondation*).
- Cette cellule est **sans motilité propre**.

b. Un gamète entouré d'une zone pellucide

- L'**ovocyte** est entouré d'une **matrice extracellulaire** (figure 13), l'**enveloppe vitelline** ou **zone pellucide** (évitez le terme « membrane vitelline ») : il s'agit d'un ***feutrage filamenteux de protéines et glycoprotéines adhérant à la membrane plasmique (4-7 nm)***.

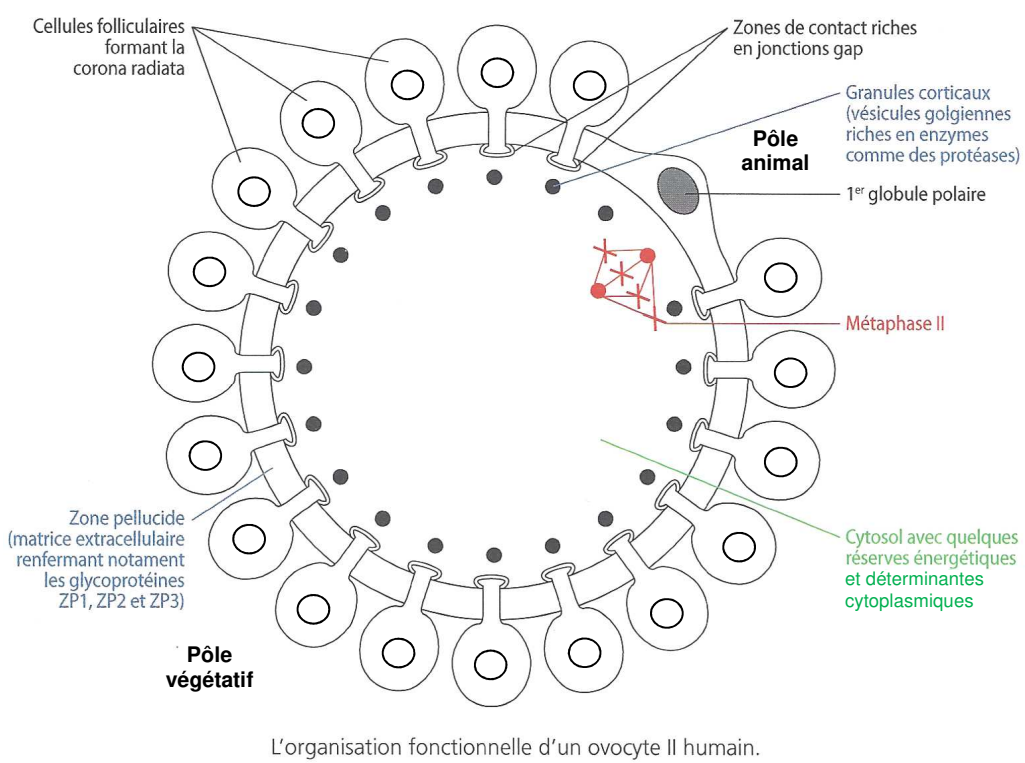


FIGURE 13. L'ovocyte II de Mammifère [1,5-2 mm].
D'après DAUTEL *et al.* (2017), modifié.

> On notera que la **cellule** est **polarisée** : un pôle animal comprend le 1er globule polaire et l'information génétique, alors qu'on définira à l'opposé un pôle végétatif, plus riche en réserves vitellines.

- Chez les **Mammifères**, on y trouve notamment les **glycoprotéines ZP** (**ZP1**, **ZP2**, **ZP3** – ainsi nommées pour « zone pellucide ») qui ***participent à la reconnaissance entre de l'ovocyte par le spermatozoïde***.

c. Un ovocyte entouré d'une *corona radiata*

- On appelle ***corona radiata*** les ***cellules folliculaires situées autour de l'ovocyte II et généralement expulsées par l'ovocyte lors de l'ovulation*** (figure 13).
- Ces cellules présentent des ***prolongements très fins*** (**filopodes**) qui plongent dans la **zone pellucide** et atteignent la **membrane plasmique de l'ovocyte II** riche en **microvillosités**. Là, des **jonctions *gap*** permettent aux **cellules de la *corona radiata*** de **contrôler la croissance** de **l'ovocyte** (via des **seconds messagers** : AMPc, Ca^{2+}…).

d. Un gamète comprenant quelques réserves vitellines et ribonucléoprotéiques selon une répartition polarisée (gradients)

- Même si ce n'est pas chez les **Mammifères** que l'on en trouve le plus, on peut noter **deux formes de réserves** présentes dans l'**ovocyte II** :
  - Des **plaquettes vitellines**, ***réserves énergétiques protéiques et lipidiques, réparties selon un gradient vitellin*** (abondance plus importante au pôle végétatif) ;
  - Des **ARN** et **protéines** répartis selon un **gradient ribonucléoprotéique** (abondance plus importante au pôle animal).

e. Une présence corticale de mitochondries et de granules corticaux

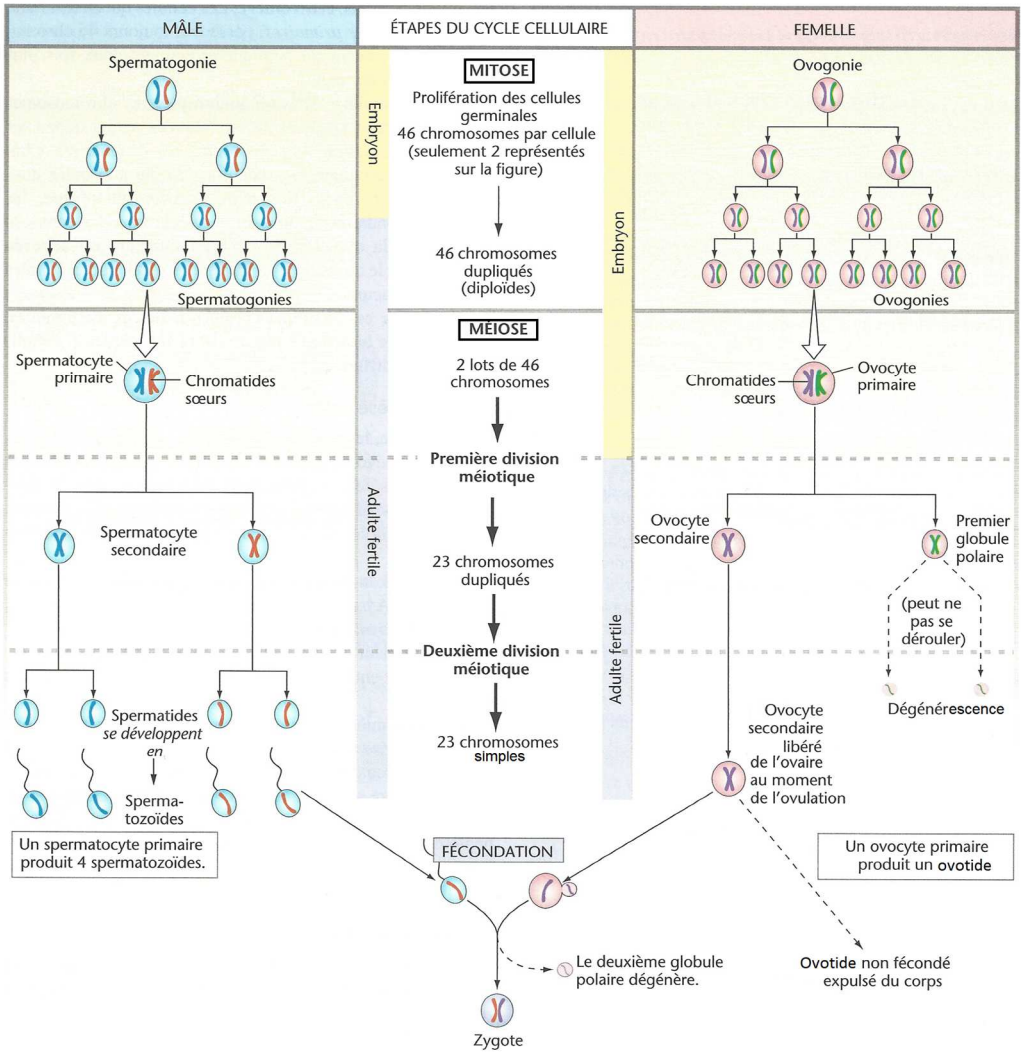
- En **périphérie** du **cytoplasme**, on note la présence :
  - De **nombreuses mitochondries** ;
  - Des **granules corticaux**, ***vésicules d'exocytose libérées lors de la fécondation***.

B. Des gamètes produits par gamétogenèse : le cas des Mammifères [limite programme, mais utile pour les TP]

- La **gamétogenèse** désigne ***l'ensemble des processus qui permettent, à partir des cellules germinales, de produire des gamètes***.
- Chez les **Métazoaires**, on parle de **spermatogenèse** dans le cas de la ***production de gamètes mâles*** et d'**ovogenèse** dans le cas de la ***production de gamètes femelles***.

1. La gamétogenèse, une étape qui comprend une prolifération mitotique des cellules germinales, leur accroissement et une maturation avec méiose

- Qu'il s'agisse des **gamètes mâles** ou des **gamètes femelles**, la **gamétogenèse** comprend **trois ou quatre étapes principales** au cours desquelles se déroulent les **deux types de divisions cellulaires** (figures 14-16) :
  - 1/ Une phase de **multiplication des cellules germinales (spermatogonies ou ovogonies) par mitoses** (figure 14). Des **différences** sont à noter entre **mâles** et **femelles** :
    - Cette multiplication mitotique intervient ***de la puberté jusqu'à la mort chez les Mammifères mâles, de manière continue***.
    - Cette multiplication mitotique intervient ***lors du développement embryonnaire chez les femelles puis la méiose est amorcée dans le fœtus*** : une **jeune femelle** naît ainsi, *non pas avec des ovogonies*, mais avec un stock d'**ovocytes I**.
  - 2/ Une phase d'**accroissement des cellules germinales** précédant la **méiose**.
    - Cette étape (qui a lieu en **interphase pré-méiotique**) est **peu importante** dans la **spermatogenèse**.
    - Cette étape est plus **importante dans l'ovogenèse** ; on assiste au **grossissement de l'ovogonie** qui accumule des **réserves** (surtout protéines et ARN – ***il y a peu de réserves vitellines chez les Mammifères*** dont l'ovocyte est qualifié d'**alécithe**).
  - 3/ La **maturation** au cours de laquelle se déroule la **méiose** qui ***permet de produire des cellules haploïdes à partir des cellules germinales***. Dans le cas de l'**ovocyte**, on assiste à son **grandissement** et l'**accumulation importante de réserves**.
    - ***Chez les mâles, la méiose donne quatre cellules-filles haploïdes*** qu'on appelle **spermatides**.



Gamétogenèse. Par simplicité, la figure représente seulement une paire des 22 paires autosomales. Dans la mitose, tous les chromosomes se répliquent et se retrouvent dans de nouvelles cellules. Dans la méiose, les chromosomes se répliquent par eux-mêmes, mais chacun reste lié à sa copie en formant des chromatides sœurs.

FIGURE 14. Les divisions cellulaires dans la gamétogenèse.
D'après SILVERTHORN *et al.* (2007), modifié.

- ***Chez les femelles, la méiose produit seulement un gamète femelle*** qu'on appelle **ovocyte II**. À chaque **division de méiose**, un **globule polaire** est émis : il s'agit d'une ***petite***

cellule éjectée lors d'une division de méiose femelle qui dégénère ensuite (figure 15).

Certains auteurs affirment toutefois que **le premier globule polaire peut subir une division mitotique** et que les cellules issues de cette mitose dégénérèrent ensuite.

- Une ***cellule germinale qui s'engage dans la première division de méiose*** s'appelle un « **cyte I** », plus précisément un **spermatocyte I (= spermatocyte primaire = spermatocyte de 1er ordre)** si l'on est chez un **mâle** et s'appelle un **ovocyte I (= ovocyte primaire = ovocyte de 1er ordre)** si l'on est chez une **femelle**.
- Une ***cellule animale issue d'une première division de méiose et qui s'engage ensuite dans la deuxième division de méiose*** s'appelle un « **cyte II** », plus précisément un **spermatocyte II (= spermatocyte secondaire = spermatocyte de 2e ordre)** si l'on est chez un **mâle** et s'appelle un **ovocyte II (= ovocyte secondaire = ovocyte de 1er ordre)** si l'on est chez une **femelle**.

- 4/ Dans le cas des **gamètes mâles** : une ***différenciation des spermatides (cellules rondes) en spermatozoïdes fonctionnels*** qu'on appelle **spermiogenèse** (figure 15).

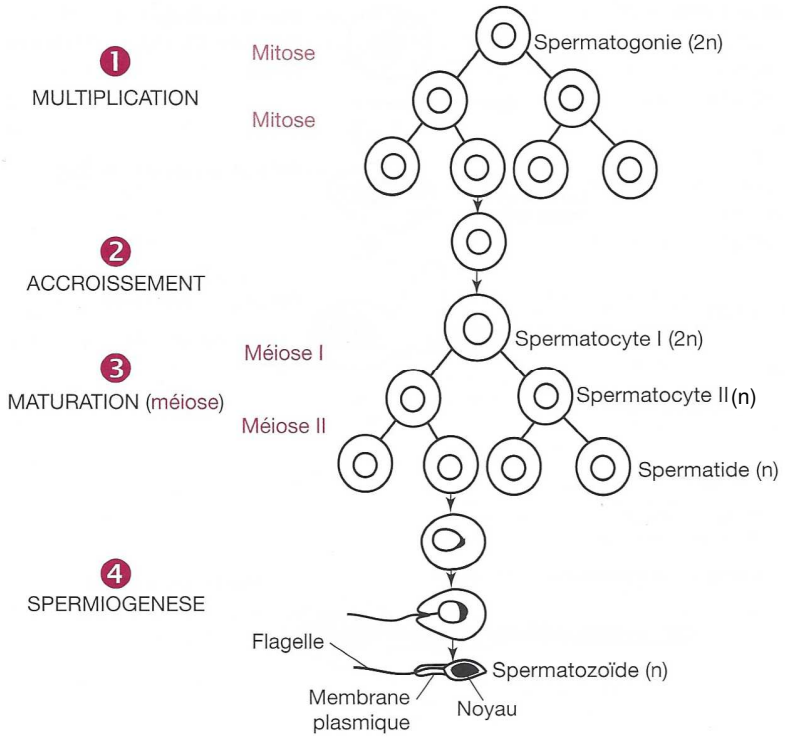


FIGURE 15. Les grandes étapes de la spermatogenèse.
D'après DENŒUD *et al.* (2011), corrigé.

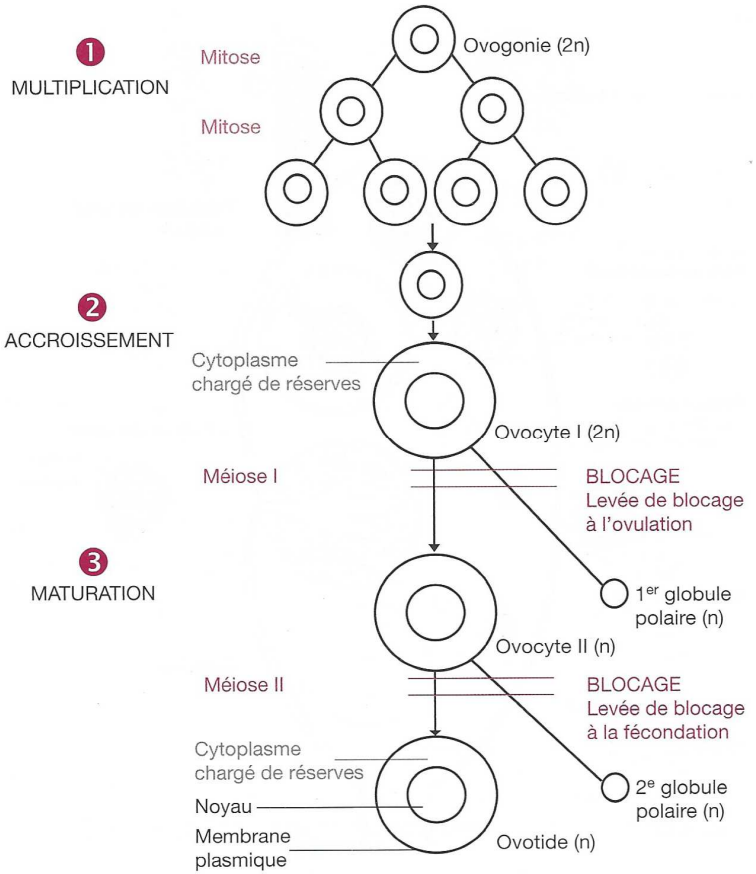


FIGURE 16. Les grandes étapes de l'ovogenèse.
D'après DENŒUD *et al.* (2011).

2. Les modalités de la spermatogenèse

a. Un processus qui se déroule dans les tubes séminifères

- Les **testicules** sont essentiellement constitués de **tubes séminifères** qui sont des ***tubes dans la paroi desquels s'opère la spermatogenèse*** (figure 17).
- La **paroi des tubes séminifères** est un **épithélium** qui s'ancre sur une **lame basale** (figure 17). Elle comprend :
  - Des **cellules de SERTOLI** (= cellules de soutien, cellules nourricières) : ce sont de ***grosses cellules massives qui assurent des rôles variés, notamment la nutrition des cellules de la lignée germinale***. Elles **sécrètent** aussi **divers composés** (voir plus loin).
  - Des **cellules de la lignée germinale** : ***ensemble des cellules germinales mâles (spermatogonies) et des cellules qui subissent la méiose puis deviennent des spermatozoïdes***.

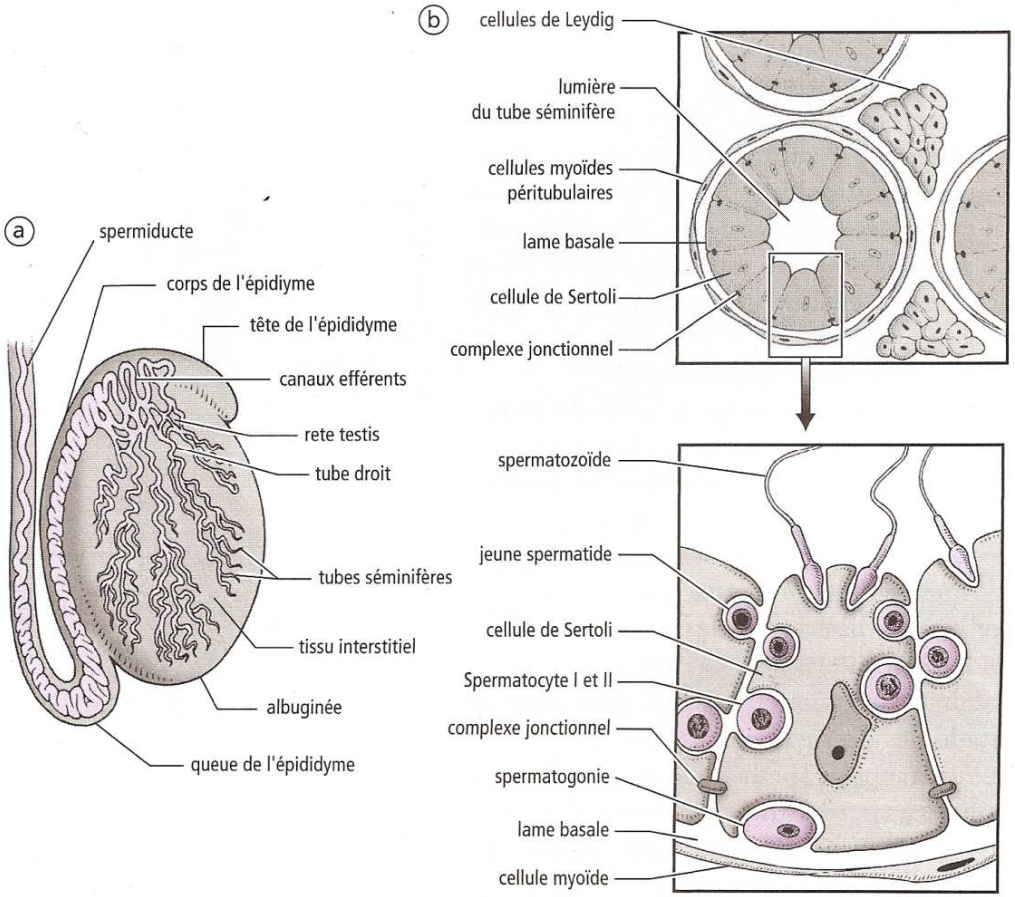


FIGURE 17. Structure simplifiée du testicule (a) et d'un tube séminifère (b).
D'après SALGUEIRO & REYSS (2002).

- ***Les spermatogonies non engagées dans la spermatogenèse se situent près de la lame basale alors que les spermatogonies qui s'y engagent puis les cellules qui en dérivent se rapprochent peu à peu de la lumière du tube*** : la **spermatogenèse** est donc **centripète**.
- Entre les **tubes séminifères**, on trouve :
  - Des **vaisseaux sanguins**.
  - Du **tissu conjonctif** comprenant des **fibroblastes** – que certains auteurs appellent **fibromyocytes**, **cellules myoïdes** ou encore **cellules péritubulaires** ; elles semblent avoir une **fonction contractile**, en plus de la **fonction de sécrétion** de **matrice extracellulaire**.
  - Du ***tissu glandulaire interstitiel qui sécrète des androgènes (surtout de la testostérone)*** et qu'on peut appeler **glande interstitielle** ; les cellules qui le composent sont des **cellules interstitielles** ou **cellules de LEYDIG**.

On peut **diviser verticalement l'épithélium séminifère** en **deux compartiments** : le **compartiment basal** est ***celui situé près de la lame basale*** et le **compartiment central** est ***celui situé près de la lumière***.
La **limite entre les deux** est la **zone où se trouvent les jonctions serrées** (notées « complexe jonctionnel » sur la figure 43) qui sont à l'origine de la **barrière hémo-testiculaire**, une ***limite entravant le transport intercellulaire des substances plasmatiques présentes dans le liquide interstitiel vers la lumière des tubes séminifères et les cellules germinales en cours de spermatogenèse***. Cette barrière s'établit à la **puberté**, alors que la **spermatogenèse** se met en place.
Ce point a une **grande importance fonctionnelle** :
- Les **cellules germinales** dans le **compartiment basal** sont **au contact direct du liquide interstitiel** dont la **composition** est immédiatement **dépendante** de celle du **plasma**.
- Les **cellules en cours de spermatogenèse** dans le **compartiment central** ne sont **pas au contact du liquide interstitiel**, ce qui implique que leur **nutrition** est **assurée par les cellules de SERTOLI**.

b. Un processus testostérone-dépendant et continu qui se déroule de la puberté à la mort

- La **spermatogenèse**, **contrôlée** et **stimulée** par la **testostérone** produite par les **cellules de LEYDIG**, se met en place à la **puberté** sous l'effet d'une **hausse de la concentation plasmatique de testostérone** qui induit la mise en place en place des **caractères sexuels secondaires** et la **mise en fonctionnement** des **testicules**.
- Le processus est **continu** jusqu'à la mort.

c. Un processus en plusieurs étapes

- Nous l'avons vu plus haut, la **spermatogenèse** comprend **plusieurs étapes** (fondamentalement **quatre** : figure 15) qu'il convient de **décrire** un peu plus **précisément** (figure 18-19).

α. La multiplication mitotique des spermatogonies, un processus qui entretient le stock de cellules germinales

- Les ***cellules germinales indifférenciées présentes dans tube séminifère*** sont appelées **spermatogonies souches (ou spermatogonies A0)** ; elles sont **plaquées contre la lame basale** .
- En microscopie, elles possèdent un **noyau ovale** d'**aspect légèrement poussiéreux**, c'est-à-dire à **chromatine finement dispersée** (voir le TP 3.1.).
- Ces cellules subissent **régulièrement de nombreuses mitoses**, ce qui permet d'assurer le maintien d'un **stock de cellules germinales** au sein du **tube séminifère**.

Un **éjaculat** contenant ***plusieurs dizaines à plusieurs centaines de millions de spermatozoïdes***, cette **multiplication** est **indispensable**.

Remarque : les **spermatogonies A initiales** se forment lors du **développement embryonnaire précoce** à partir de **gonocytes primordiaux**.

- De temps à autres, quelques **spermatogonies souches** commencent à se rapprocher de la lumière, même si elles demeurent dans le **compartiment basal**. Ces cellules ***subissent plusieurs mitoses successives*** : on les appelle **spermatogonies A (A1 à A4)**.

Il existe aussi des **spermatogonies** dites **intermédiaires**… mais aucune importance à notre niveau.

β. L'accroissement et la maturation des cellules : l'engagement dans la méiose et la réalisation de la méiose produisant des spermatides

Accroissement

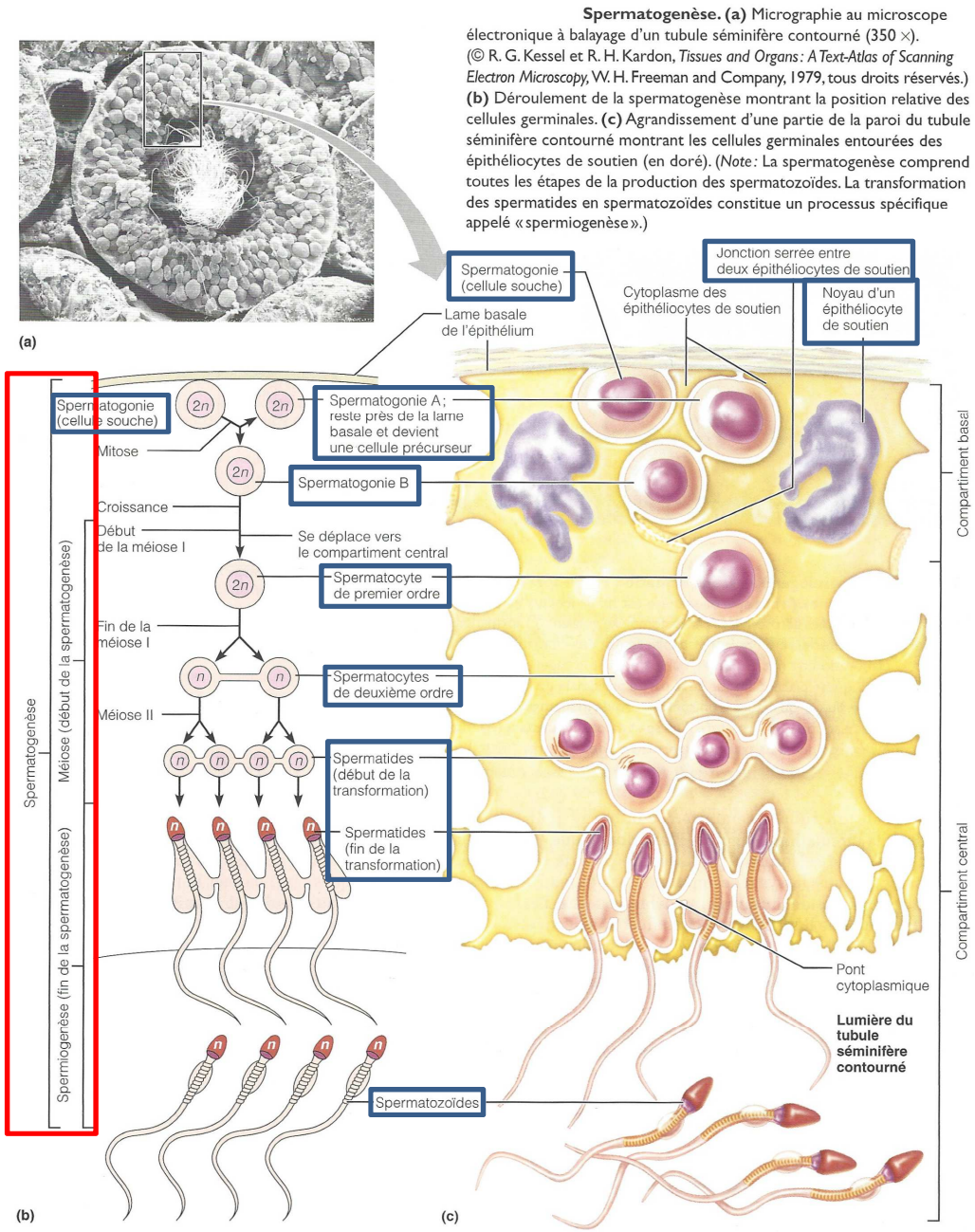
- Les ***spermatogonies qui s'apprêtent à s'engager dans la méiose et subissent un léger accroissement*** s'appellent des **spermatogonies B** dites aussi **croûtelleuses** : leur **noyau** est **plus arrondi** avec une **chromatine tassée** en **périphérie** du noyau.

Maturation (méiose)

- Cette étape se déroule dans le **compartiment central** ; les **cellules de la lignée germinale** sont ainsi **protégées des fluctuations sanguines** par la **barrière hémato-testiculaire**.
- On peut retenir schématiquement les **étapes** suivantes :
  - ***1. Les spermatogonies s'engagent dans la méiose en prophase I***, devenant des **spermatocytes I**. La **prophase I** est l'étape **la plus longue de la méiose**.

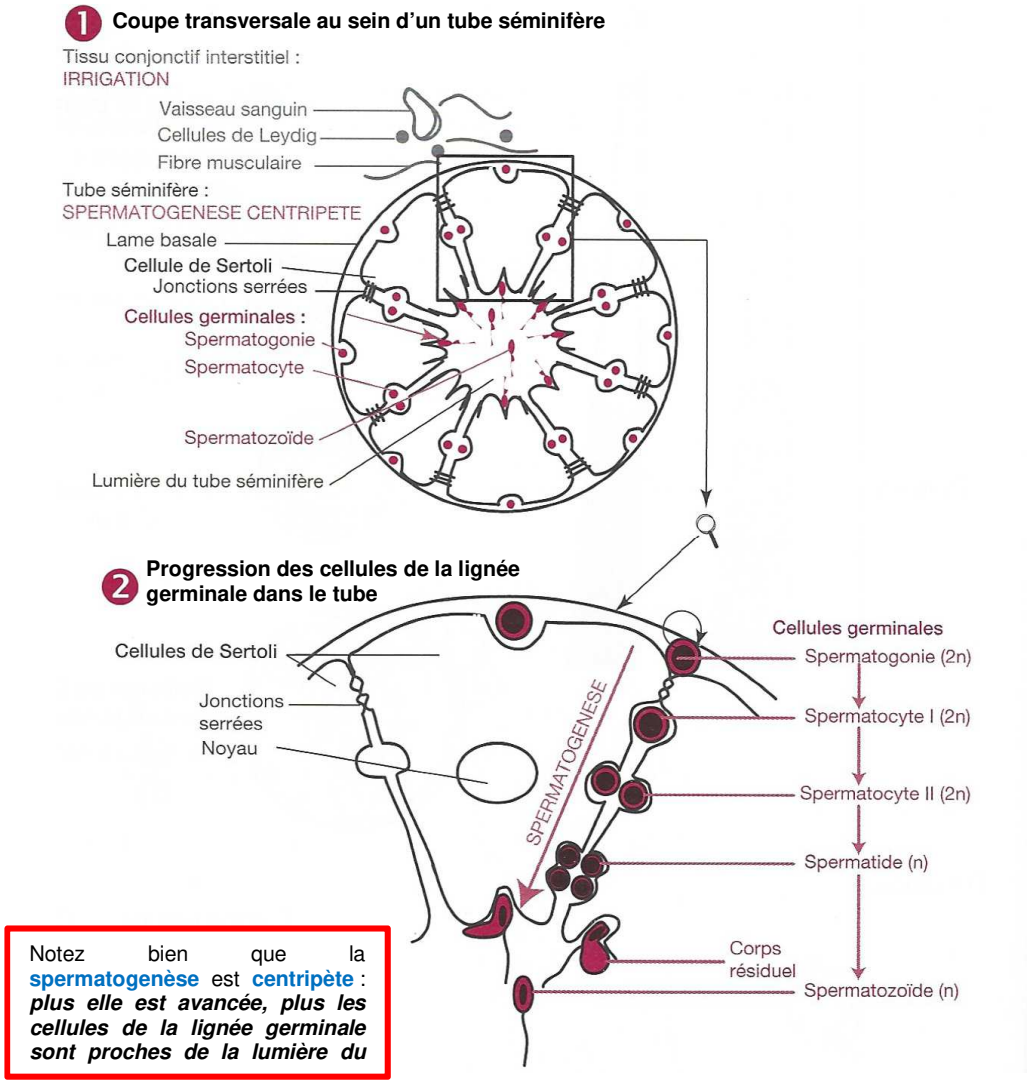
Avec un peu de pratique, on peut **distinguer les différents stades de la méiose** en fonction de **l'état de la chromatine** sur une coupe microscopique. Un tel niveau d'expertise paraît toutefois exclu à votre niveau.

  - ***2. Les spermatocytes I subissent la première division de méiose*** et deviennent des **spermatocytes II** (haploïdes).
  - ***3. Les spermatocytes II subissent immédiatement la deuxième division de méiose*** et deviennent des **spermatides**, ***cellules haploïdes pourvues de n chromosomes simples et de forme initialement circulaire***.



Spermatogenèse. (a) Micrographie au microscope électronique à balayage d'un tubule séminifère contourné (350 ×). (© R. G. Kessel et R. H. Kardon, *Tissues and Organs : A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, W. H. Freeman and Company, 1979, tous droits réservés.) **(b)** Déroulement de la spermatogenèse montrant la position relative des cellules germinales. **(c)** Agrandissement d'une partie de la paroi du tubule séminifère contourné montrant les cellules germinales entourées des épithéliocytes de soutien (en doré). (*Note :* La spermatogenèse comprend toutes les étapes de la production des spermatozoïdes. La transformation des spermatides en spermatozoïdes constitue un processus spécifique appelé « spermiogenèse ».)

FIGURE 18. La spermatogenèse. D'après MARIEB & HOEHN (2015).



Notez bien que la **spermatogenèse** est **centripète** : ***plus elle est avancée, plus les cellules de la lignée germinale sont proches de la lumière du***

FIGURE 19. La spermatogenèse : vision simplifiée. D'après DENŒUD *et al.* (2011).

Pour bien **résumer l'évolution génétique des cellules de la lignée germinale** lors de la **spermatogenèse**, on peut proposer la figure 20.

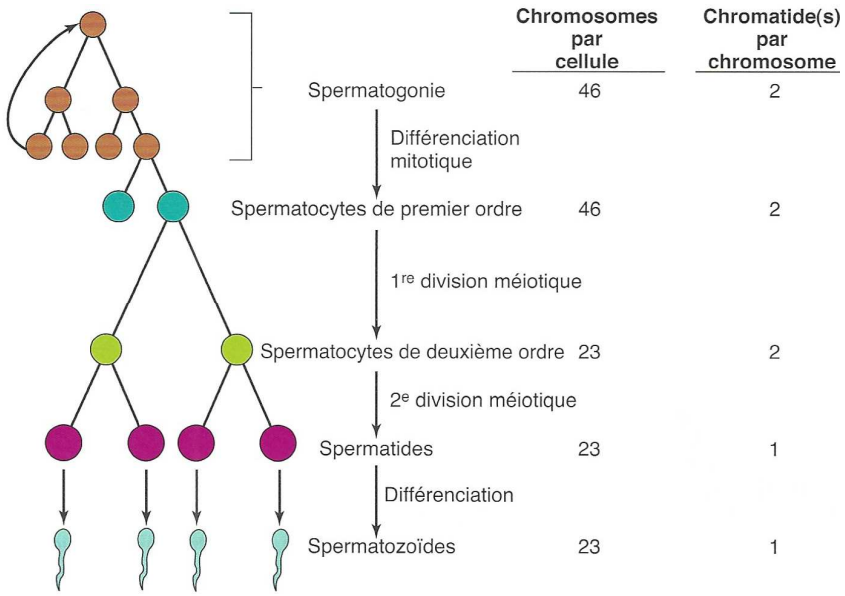


FIGURE 20. Aspects génétiques de la spermatogenèse. D'après VANDER *et al.* (2013).

γ. La spermiogénèse, différenciation des spermatides en spermatozoïdes

- La **spermiogenèse** (figures 21-22 – page suivante) désigne ***l'ensemble des mécanismes qui assurent la différenciation des spermatides en spermatozoïdes***. On y assiste notamment aux processus suivants :
  - La ***chromatine se condense très fortement*** et permet la ***réduction de la taille du noyau*** qui, de surcroît, **change** également de **forme**.
  - Le **flagelle**, ***portion très allongée et assurant in fine la motilité du spermatozoïde***, se met en place avec, entre autres, l'**axonème** en son sein. Il s'agit de ***l'assemblage cytosquelettique particulier du flagelle***.
  - L'**acrosome**, ***compartiment issu de la fusion de vésicules golgiennes contenant des enzymes hydrolytiques*** (acrosine, hyaluronidase…) ***qui assureront la perforation de l'enveloppe pellucide lors de la fécondation***, se met également en place au-dessus du noyau.
  - La cellule ***acquiert une forme profilée*** par **élimination** et **évacuation** de **gouttelettes cytoplasmiques** (= **corps résiduels**) dans la **lumière du tube séminifère**.
  - Les **mitochondries se multiplient** et se concentrent dans la **pièce intermédiaire**.

- Des **ponts cytoplasmiques** ***relient les cellules issues d'une même spermatogonie B initiale par méiose*** (figure 18) mais ils sont généralement **difficiles à voir**.
- En **microscopie optique**, la **chromatine des spermatides jeunes** apparaît comme **dispersée** et les cellules se situent encore **dans la masse de l'épithélium**.
- À mesure qu'elles **se différencient**, les spermatides **changent de forme** et **se profilent** ; la **chromatine** se **condense** sous forme de **virgules** et les **flagelles** se mettent en place.

À l'issue de la spermiogenèse, les spermatozoïdes ne sont doués ni de motilité, ni de pouvoir fécondant.

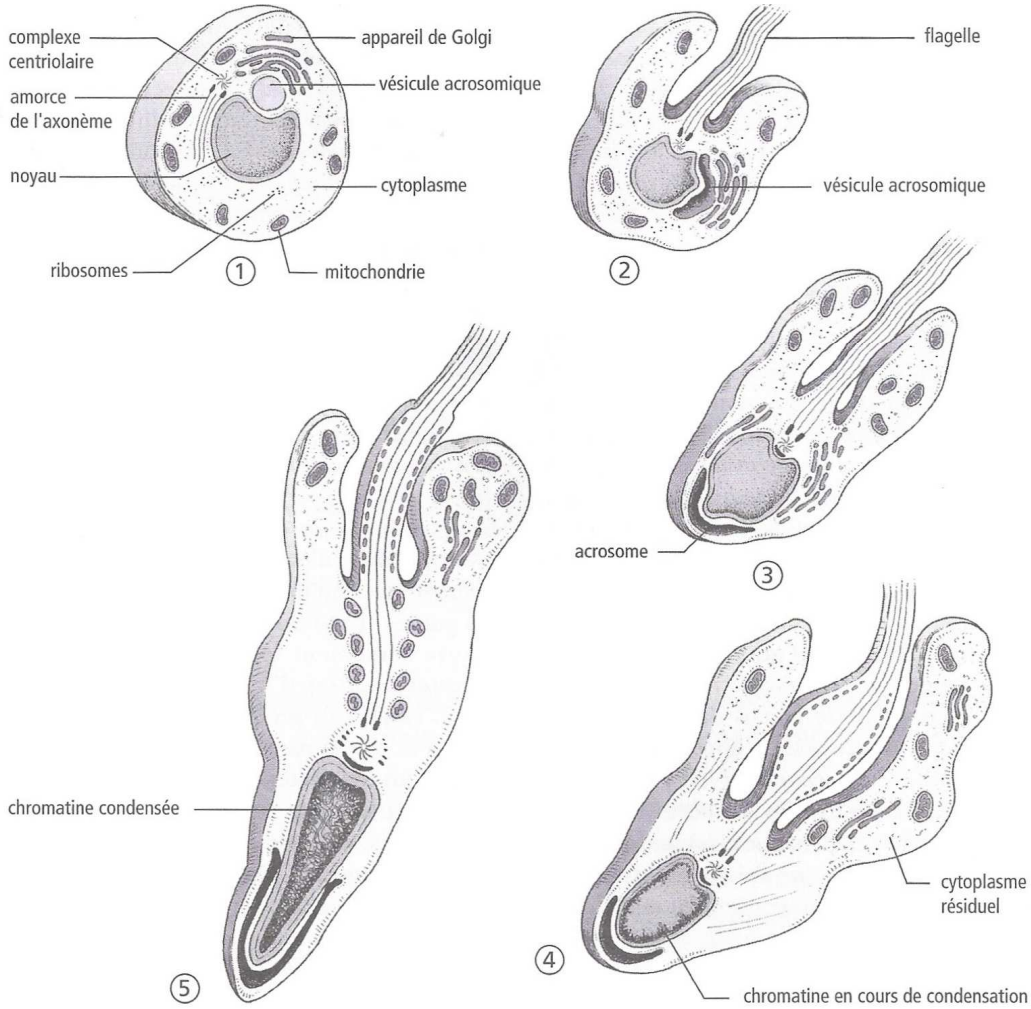


FIGURE 21. La spermiogenèse : vision précise (cas du Rat).
D'après SALGUEIRO & REYSS (2002).

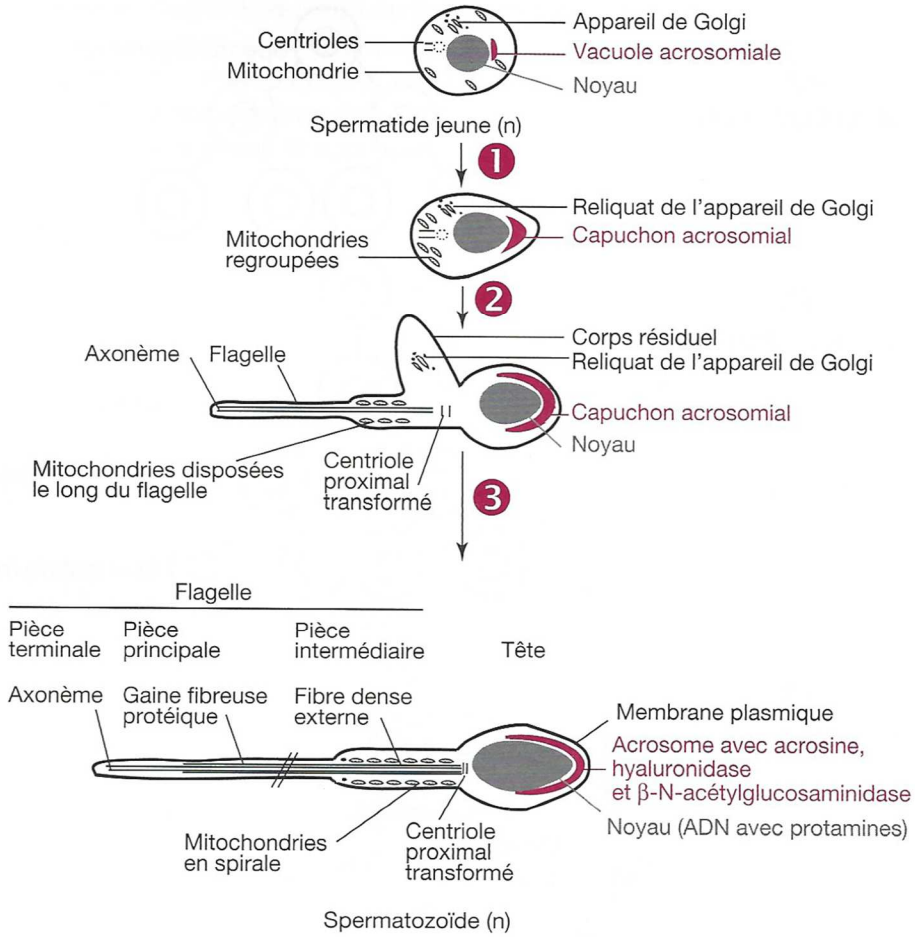


FIGURE 22. La spermiogenèse : vision simplifiée. D'après DENŒUD *et al.* (2011).

---

*Pour aller plus loin sur la **spermatogenèse** et comprendre les **lames histologiques** :*
*La notion de **cycle spermatogénétique** (encadré G).*

Encadré C Cycle spermatogénétique et stades spermatogénétiques

Au-delà du programme : pour information – d'après mon cours de L2

➢ Les **spermatogonies subissent un *ensemble d'étapes nombreuses qui les conduit à devenir des spermatozoïdes***. On les regroupe sous le terme de **cycle spermatogénétique**.

➢ **À un moment donné et parallèlement, au sein d'un même tube séminifère, cohabitent plusieurs générations de cellules spermatogénétiques**. En observant une coupe de testicule, on peut dénombrer **quatre *types principaux (six dans le détail) d'associations de cellules spermatogénétiques*** qu'on appelle **stades spermatogénétiques**. *Le cycle spermatogénétique est donc une notion qui s'appréhende par l'observation d'un ensemble de tubes séminifères.*

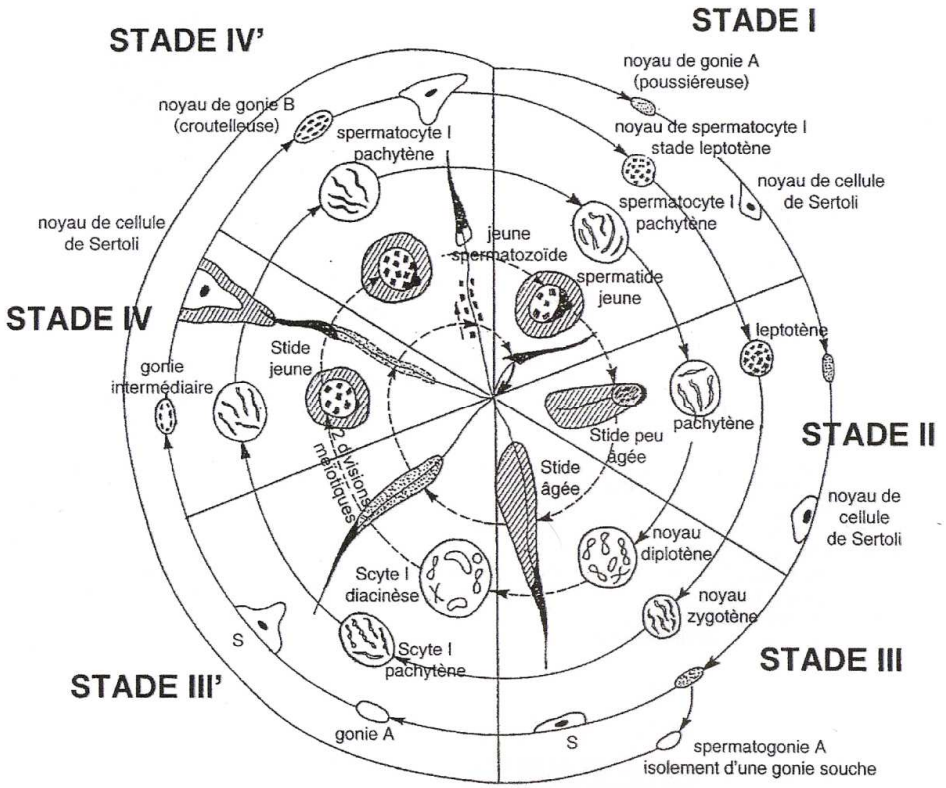


FIGURE a. Les cycles spermatogénétiques chez le Rat. Source inconnue, d'après un vieux polycopié de TP de l'Université de Nantes ayant traversé les générations d'enseignants. S : SERTOLI.

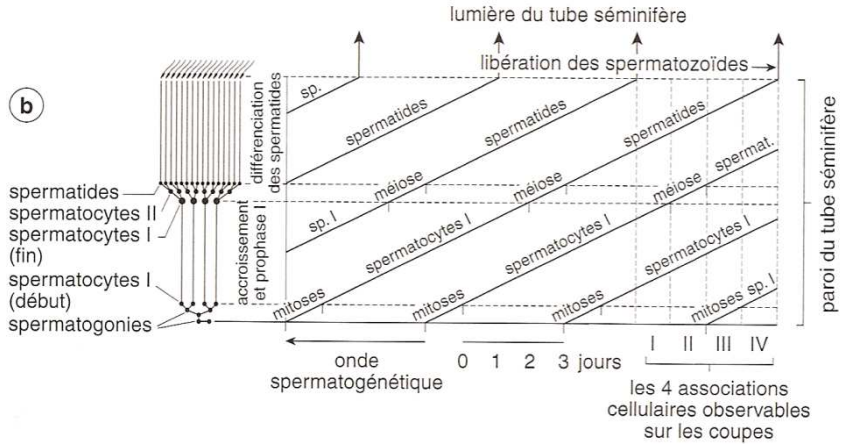


FIGURE b. Les cycles spermatogénétiques chez le Rat.
D'après RIEUTORT (1999).

δ. Et après la spermatogenèse ? Quelques remarques sur le devenir des spermatozoïdes

i. Le transit dans les voies génitales masculines puis féminines

- La ***sortie des spermatozoïdes des testicules qui atteignent les épididymes*** peut être appelé **spermiation**. Ils se déplacent grâce aux **contractions des cellules péritubulaires** et à la **ciliature** que l'on trouve dans le ***rete testis*** et les **épididymes**. Comme nous l'avons dit plus haut, le **temps de séjour des spermatozoïdes** y est très **variable** mais est en moyenne d'une **vingtaine de jours**.

> Les parois du ***rete testis***, des **canaux efférents** et de l'**épididyme** sont limitées côté lumière par un ***épithélium unistratifié de type plutôt cubique***.
> - Le ***rete testis*** est constitué de ***fins tubes uniquement remplis de cellules cubiques (analogues à des cellules de SERTOLI) et « noyés » dans du tissu conjonctif***. Des **cellules contractiles** situées dans le **conjonctif** permettent l'avancée de spermatozoïdes.
> - Les **canaux efférents** et le reste de l'**épididyme** sont ***composés d'un épithélium unistratifié d'allure plutôt cubique, à forte activité sécrétoire, et présentant une ciliature nette impliquée dans la mise en mouvement des spermatozoïdes***. Toutes les cellules ne sont toutefois pas ciliées. En périphérie de cet épithélium, des ***cellules musculaires lisses à noyau aplati*** sont détectables, formant, dans la **partie terminale** de l'**épididyme**, une **véritable musculeuse nette** et de **plusieurs couches cellulaires**.

- Lors d'une **éjaculation**, les **spermatozoïdes** sont projetés à **très haute vitesse** dans le reste des **voies masculines (canaux déférents, urètre)** puis, se mêlant au **liquide séminal expulsé conjointement**, ils terminent dans les **voies génitales féminines**. Les **mouvements des spermatozoïdes** et du **sperme** sont permis par la **contraction de cellules musculaires lisses situées au sein des voies génitales masculines** et la contraction de **muscles squelettiques pubiens**.

NB **Sperme** = ***spermatozoïdes + liquide séminal***

ii. L'acquisition de la motilité et du pouvoir fécondant

➢ *L'acquisition de la motilité des spermatozoïdes*

- La **motilité des spermatozoïdes** est acquise lors de leur **passage dans l'épididyme** dont les **sécrétions** permettent à la fois leur **nutrition** et cette **motilité progressive**.

➢ *L'acquisition du pouvoir fécondant des spermatozoïdes*

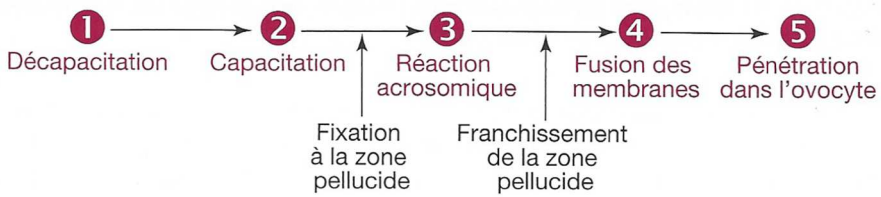


FIGURE 23. L'acquisition du pouvoir fécondant par les spermatozoïdes et la fécondation.
D'après DENŒUD *et al.* (2011).

- Le **pouvoir fécondant** des spermatozoïdes est **progressivement acquis** à différents niveaux (figure 23) :
  - Dans les **tubes séminifères** et l'**épididyme**, les **sécrétions du liquide tubulaire** comprennent des **glycoprotéines inhibitrices** qui ***masquent les récepteurs de la membrane plasmique des spermatozoïdes assurant la reconnaissance et l'adhésion à l'enveloppe pellucide de l'ovocyte*** : c'est la **décapacitation**.

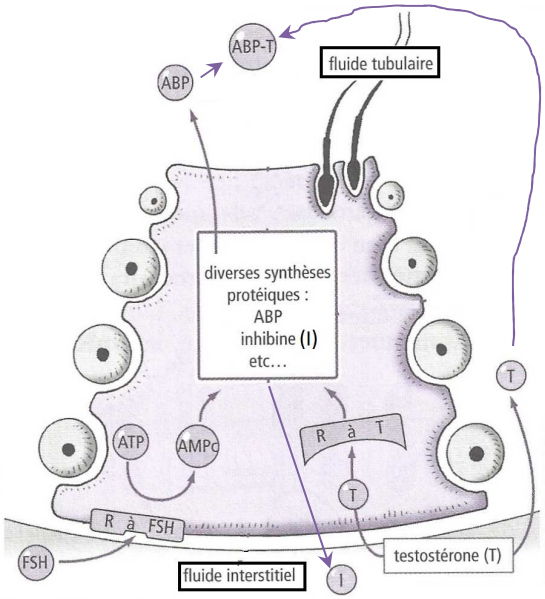
Ce **masquage** assurerait la **protection des spermatozoïdes** contre les **agressions physico-chimiques** des **voies génitales mâles et femelles**, et préviendrait la **libération prématurée des enzymes acrosomiales**.

  - Le ***démasquage des récepteurs de la membrane plasmique des spermatozoïdes*** constitue la **capacitation** (au sens strict). Celui-ci s'opère par **dilution du liquide séminal** dans les **voies génitales femelles** et aussi sous l'effet de la **glaire cervicale** et des sécrétions de la **muqueuse utérine**.
  - Le **spermatozoïde** est alors en capacité d'effectuer la **réaction acrosomiale**, c'est-à-dire la ***libération des enzymes de l'acrosome suite à la reconnaissance de la zone pellucide***. Il est alors pleinement **fécondant**.

d. Un processus qui fait intervenir les cellules de SERTOLI (= cellules de soutien, cellules nourricières), des cellules épithéliales aux fonctions variées

Dans les **tubes séminifères**, l'essentiel de **l'épithélium de la paroi** est formé de **cellules de SERTOLI**, aussi appelées **cellules de soutien** ou **cellules nourricières** même si ces expressions sont réductrices car elles ne couvrent pas l'intégralité des fonctions de ces cellules. Ces cellules présentent un ***noyau volumineux qui semble, en microscopie, proche de la base de la paroi des tubes et présentent toujours un nucléole net***.

- Les principales **fonctions des cellules de SERTOLI** sont :
  - Un **rôle de soutien**, ces cellules constituant **l'essentiel de l'épithélium séminifère** – *lequel est donc considéré par certains auteurs comme « unistratifié », mais il faut alors faire fi des cellules de la lignée germinale.*
  - L'**élaboration** de la **barrière hémo-testiculaire** qui ***assure une étanchéité entre liquide interstitiel de composition plasmatique et liquide tubulaire dans lequel baignent les cellules en cours de spermatogenèse***.
  - Le **nourrissage des cellules de la lignée germinale**.
  - La **production du liquide luminal** par **filtration du liquide interstitiel** et **libération de composés variés**.
  - La **phagocytose** des **spermatozoïdes défectueux**.
  - *En **réponse** à la **testostérone** et à la **FSH hypophysaire** :*
    - La **production** de la **protéine de liaison des androgènes** ou **ABP** (*Androgen Binding Protein*), ***protéine sécrétée dans le liquide luminal et fixant la testostérone, ce qui augmente localement très fortement sa concentration*** (figure 24).
    - La sécrétion d'**inhibine**, une ***hormone peptidique qui rétro-inhibe la sécrétion hypophysaire de FSH*** (figure 24).
    - La production et la **sécrétion d'agents paracrines** qui stimulent la **spermatogenèse**.



Contrôle de l'activité de la cellule de Sertoli par la testostérone et la FSH. R: récepteur hormonal.

FIGURE 24. Contrôle de l'activité d'une cellule de SERTOLI.
D'après SALGUEIRO & REYSS (2002), modifié.
Les flèches indiquent des déplacements de molécules.

3. Les modalités de l'ovogenèse et l'évolution folliculaire

On s'intéresse ici fondamentalement à l'espèce humaine.

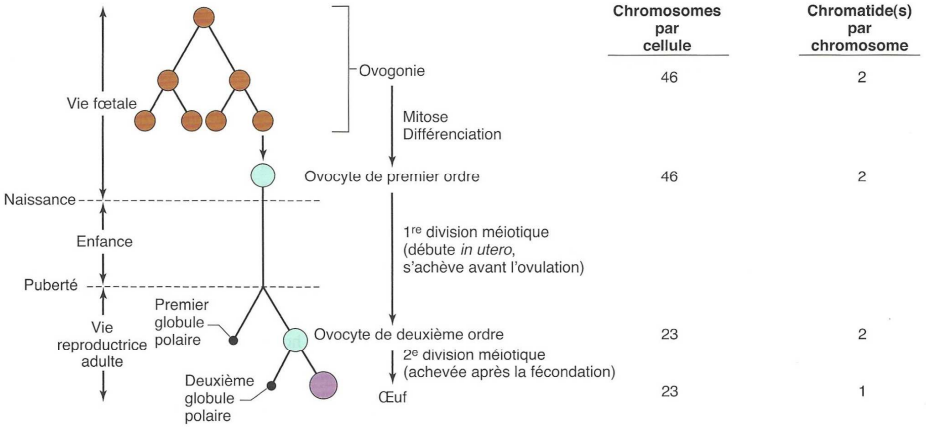
- À partir de la **puberté**, **l'appareil reproducteur féminin** présente un **fonctionnement cyclique** qui se décline à plusieurs niveaux :
  - La **production de gamètes** par **l'ovaire** (**gamétogenèse**)
  - La **production d'hormones par l'ovaire** (**activité endocrine**).
  - L'évolution de la **muqueuse utérine** qui se renouvelle, se préparant à accueillir un **éventuel embryon** à chaque cycle.
  - L'évolution de la **glaire cervicale**.

a. La production de gamètes femelles ou ovogenèse

α. La multiplication mitotique des cellules germinales femelle (ovogonies) lors du développement embryonnaire

- Les **ovogonies** se forment lors du **développement embryonnaire** à partir de **gonocytes primordiaux indifférenciés** et **se multiplient par mitoses** lors des **phases précoces du développement embryonnaire**.

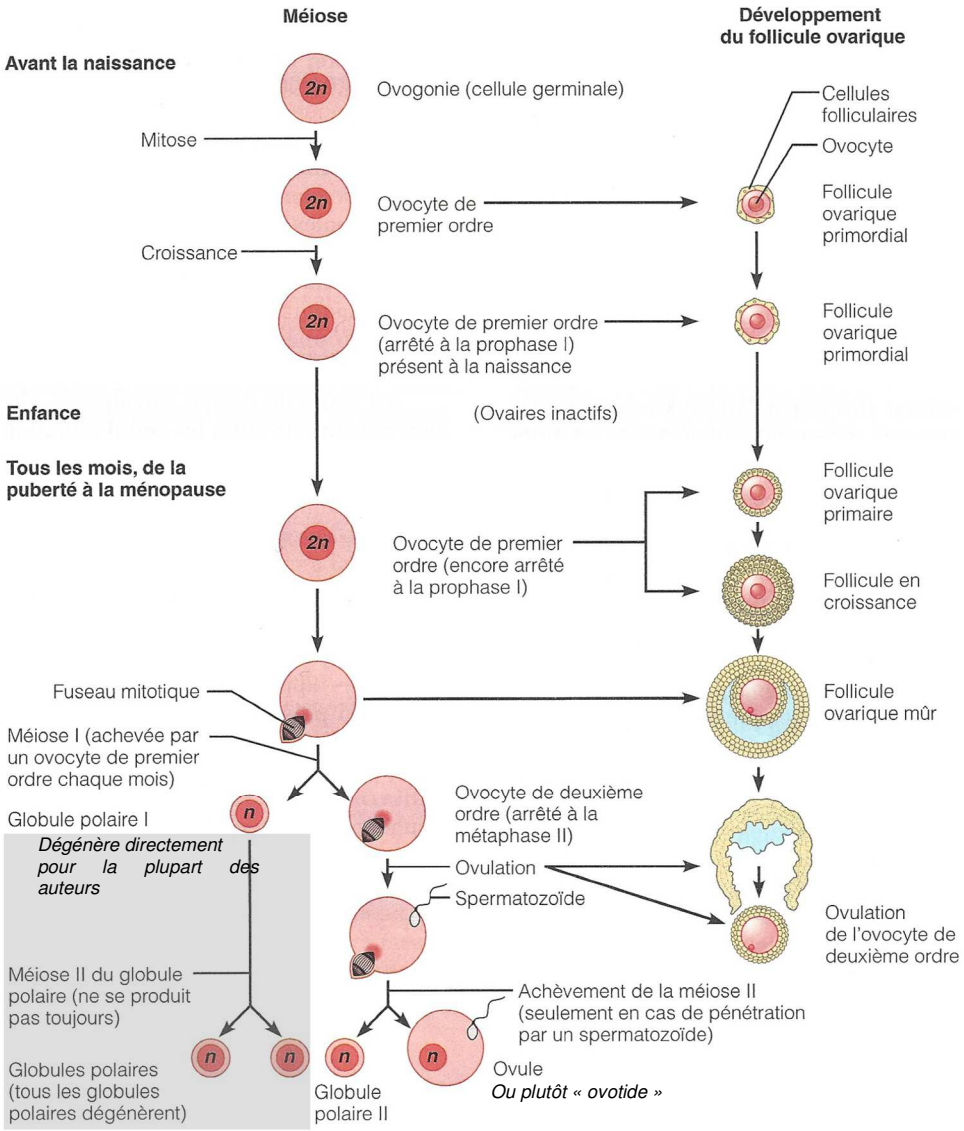
β. Un accroissement caractérisé par une accumulation de réserves, une entrée précoce en méiose et un blocage en prophase I de méiose (stade diplotène)



Résumé de l'ovogenèse. Comparez à ce qui se passe chez l'homme. L'ovocyte de deuxième ordre (ou ovule) est l'objet de l'ovulation et n'achève pas sa deuxième division méiotique tant qu'il n'est pas pénétré par un spermatozoïde (fécondé). Ainsi, sur le plan sémantique, l'ovule ne devient un œuf qu'après la fécondation. Notez que chaque ovocyte de premier ordre ne donne qu'un ovocyte de deuxième ordre qui, à son tour, ne donne qu'un œuf.

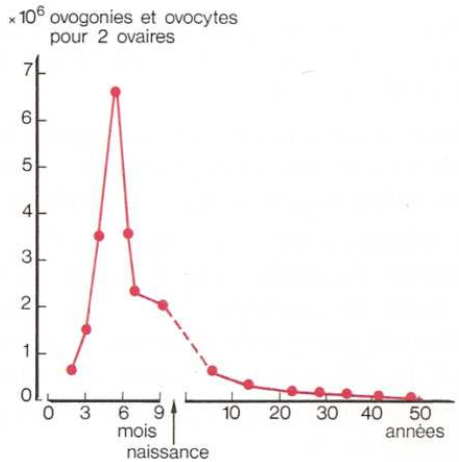
FIGURE 25. L'ovogenèse : aspects génétiques. D'après VANDER *et al.* (2013).

- Les **ovogonies** entrent dans une différenciation en **ovocytes I (= ovocytes de premier ordre)** toujours lors du développement embryonnaire (figure 25-26) : les cellules **s'engagent** dans la **méiose** et restent **bloqués en prophase I (stade diplotène)** de méiose. Ils resteront dans cet été **jusqu'à quelques heures avant l'ovulation**. Il s'agit d'un **premier stade de blocage** de **méiose** (figure 26).



Ovogenèse. À gauche, schéma de la méiose. À droite, corrélation avec le développement du follicule ovarique et l'ovulation.

FIGURE 26. Ovogenèse et folliculogenèse.
D'après MARIEB & HOEHN (2015).



Évolution du nombre d'ovocytes en fonction de l'âge dans l'espèce humaine. La réserve initiale est constituée très précocement, avant la naissance, et elle s'épuise au fur et à mesure que l'individu prend de l'âge. À la ménopause, le stock initial est à peu près épuisé.

FIGURE 27. Évolution du nombre d'ovocytes au cours de la vie d'une femme.
D'après RIEUTORT (1999).

- Ils ***s'entourent de quelques cellules épithéliales dites folliculaires et se situent à la périphérie de l'ovaire, sous l'albuginée***. L'ensemble forme un **follicule primordial**.

- **Une femelle mammifère naît avec un stock de follicules primordiaux et donc d'ovocytes I bloqués en prophase I** (mais il n'y a plus aucune ovogonie non engagée dans la méiose à la naissance) (figure 27).
- Ce stock décroît avant la naissance (lors du développement embryonnaire) et continue ensuite de diminuer avec les années (figure 27) à cause de l'**atrésie folliculaire** : ***un certain nombre de follicules dégénère spontanément ou encore certains follicules commencent leur maturation à chaque cycle mais finissent par dégénérer avant maturité***.
- Dans l'espèce humaine, une fille **naît** avec environ **400 000 ovocytes I** (*chiffre très variable selon les auteurs !*) dans des **follicules primordiaux** (figure 27). **Seuls 400 ovocytes en moyenne seront ovulés dans la vie d'une femme**. Pourtant, il ne reste que **quelques centaines de follicules primordiaux** lors de la **ménopause** (= ***cessation de l'activité reproductrice femelle, notamment la fin de la production de gamètes et d'hormones femelles*** – vers **50 ans** en moyenne dans l'espèce humaine, avec là encore de très **fortes disparités entre individus**) (figure 27). ***Tous les autres follicules auront subi une atrésie***.

- **Chaque mois** (chez la **femme**) ou à la **période de reproduction** (chez d'**autres Mammifères**), **un certain nombre d'ovocytes I** subissent une **accumulation de réserves** (ARN, un peu de vitellus) et un **grandissement**, en parallèle d'une **évolution folliculaire** (voir b).
- Dans **l'espèce humaine**, **un seul ovocyte poursuivra son évolution à terme, les autres régressant** (sauf cas rare de double ovulation).

γ. Une maturation caractérisée par le déroulement de la méiose I et de la méiose II jusqu'en métaphase aboutissant au gamète femelle (et à un 1er globule polaire)

- **Quelques heures avant l'ovulation** (cas de la femme) (ou même après chez certaines espèces, comme chez la Chienne), **l'ovocyte I termine sa première division de méiose**, devant un **ovocyte II** (**ovocyte de second ordre**), puis **s'engage immédiatement dans la deuxième division de méiose** qui est menée jusqu'au stade **métaphase II** (figures 25-26). Notons que la **première division de méiose** s'accompagne de ***l'expulsion d'une très petite cellule haploïde appelée à dégénérer rapidement*** (après avoir subi la méiose II pour certains rares auteurs) qu'on appelle **premier globule polaire** (figures 25-26).
- L'**ovocyte II bloqué en métaphase II** est la ***cellule haploïde qui subira l'ovulation (= libération dans les voies génitales femelles) puis la fécondation***. Il s'agit donc du **gamète femelle**, bien que la **méiose** soit **inachevée** (figures 25-26). C'est le **second stade de blocage** de la **méiose**.

Chez certaines espèces de Mammifères, c'est un ovocyte I qui est ovulé et les deux divisions de méiose se déroulent après fécondation.

δ. Une maturation qui s'achève lors de la fécondation avec la fin de la méiose II produisant un ovotide (et un 2nd globule polaire), la méiose étant asymétrique

- En **l'absence de fécondation**, l'**ovocyte II dégénère** en quelques jours.
- En cas de fécondation, la **pénétration** du ***noyau du spermatozoïde*** (**pronucléus mâle**) dans l'ovocyte II engendre la **fin de la méiose II** de ce dernier qui expulse alors un **second globule polaire** appelé également à **dégénérer** en quelques heures à quelques jours (figures 25-26). Le ***noyau du gamète femelle*** peut alors être appelé **pronucléus femelle**. On peut appeler **ovotide** le ***gamète femelle ayant achevé sa méiose*** (figures 25-26).

On peut aussi parler d'**ovule** mais certains auteurs réservent ce terme aux ***gamètes femelles ayant terminé leur méiose avant la fécondation*** (comme chez l'Oursin), ce qui n'est **pas le cas** chez les **Mammifères** où il n'y a donc pas de vrai ovule.

On notera que, lors de la **production des gamètes femelles**, la **méiose** est :
- **Asymétrique** : lors de la **première division**, il y a production d'un **ovocyte I massif** et **d'un 1er globule polaire très réduit** appelé à **dégénérer**. De même, lors de la **deuxième division**, il y a production d'un **ovotide massif** et d'un **2nd globule polaire** appelé également à **dégénérer**.
- **Discontinue** : il existe **deux stades de blocage** de la méiose.

b. L'évolution des follicules ovariens au cours du cycle menstruel

α. La notion de follicule ovarien (et de corps jaune)

- On appelle **follicules ovariens** les ***structures comprenant des ovocytes situés dans les ovaires et qui peuvent subir une évolution menant à la libération des ovocytes II***.
- Le ***reste d'un follicule après ovulation qui subit également une évolution*** s'appelle **follicule rompu** ; il évolue rapidement en **corps jaune**.

β. La notion de cycle menstruel ovarien : phase folliculaire, ovulation, phase lutéale

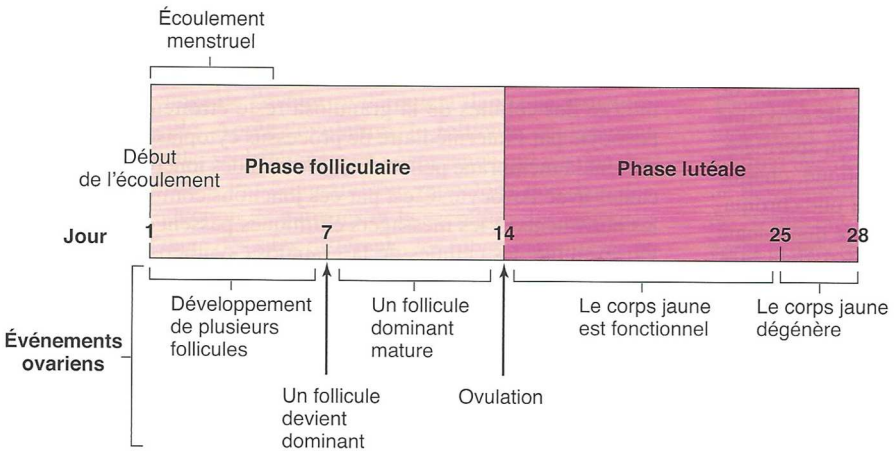


FIGURE 28. Cycle ovarien chez la femme dans le cas d'un cycle de 28 jours à phases équivalentes (règles signalées). D'après VANDER *et al.* (2013).

- On appelle **cycle menstruel** ***l'ensemble des modifications cycliques de l'appareil reproducteur féminin dans l'espèce humaine***. Quoi que de durée très variable en fonction des individus, on présente souvent un **cycle typique de 28 jours** – sur lequel se fondent d'ailleurs les **pilules contraceptives**.
- En lien avec **l'évolution des follicules lors du cycle**, on distingue classiquement (figure 28) :
  - La **phase folliculaire** avant l'ovulation : ***le follicule destiné à ovuler contient toujours l'ovocyte***. Cette phase dure **en moyenne la moitié du cycle** (mais là encore, ça peut varier) [moyenne 14 jours].
  - L'**ovulation**, ***événement ponctuel caractérisé par la libération de l'ovocyte II par le follicule*** [14e jour].
  - La **phase lutéale** (du lat. *luteus*, jaune) où l'on observe la ***présence d'un corps jaune qui se développe puis régresse en fin de cycle***. Cette phase dure **en moyenne la moitié du cycle** (ça peut varier) [moyenne 14 jours].

γ. L'évolution des follicules jusqu'à maturité (folliculogenèse) puis l'évolution du corps jaune

- Intéressons-nous à l'évolution complète d'un follicule. Voir figures 29-30.

i. En amont du cycle : transformation de follicules primordiaux en follicules cavitaires (follicules III)

- Les femelles Mammifères possèdent, comme nous l'avons dit, un **stock de follicules primordiaux** situés sous l'albuginée, en périphérie de l'ovaire. Lors du **développement embryonnaire**, ***les ovocytes I s'entourent de quelques cellules folliculaires,*** ce qui forme des **follicules primordiaux** (figure 29). L'**épithélium folliculaire** apparaît alors comme **éparse** et **discontinu**.

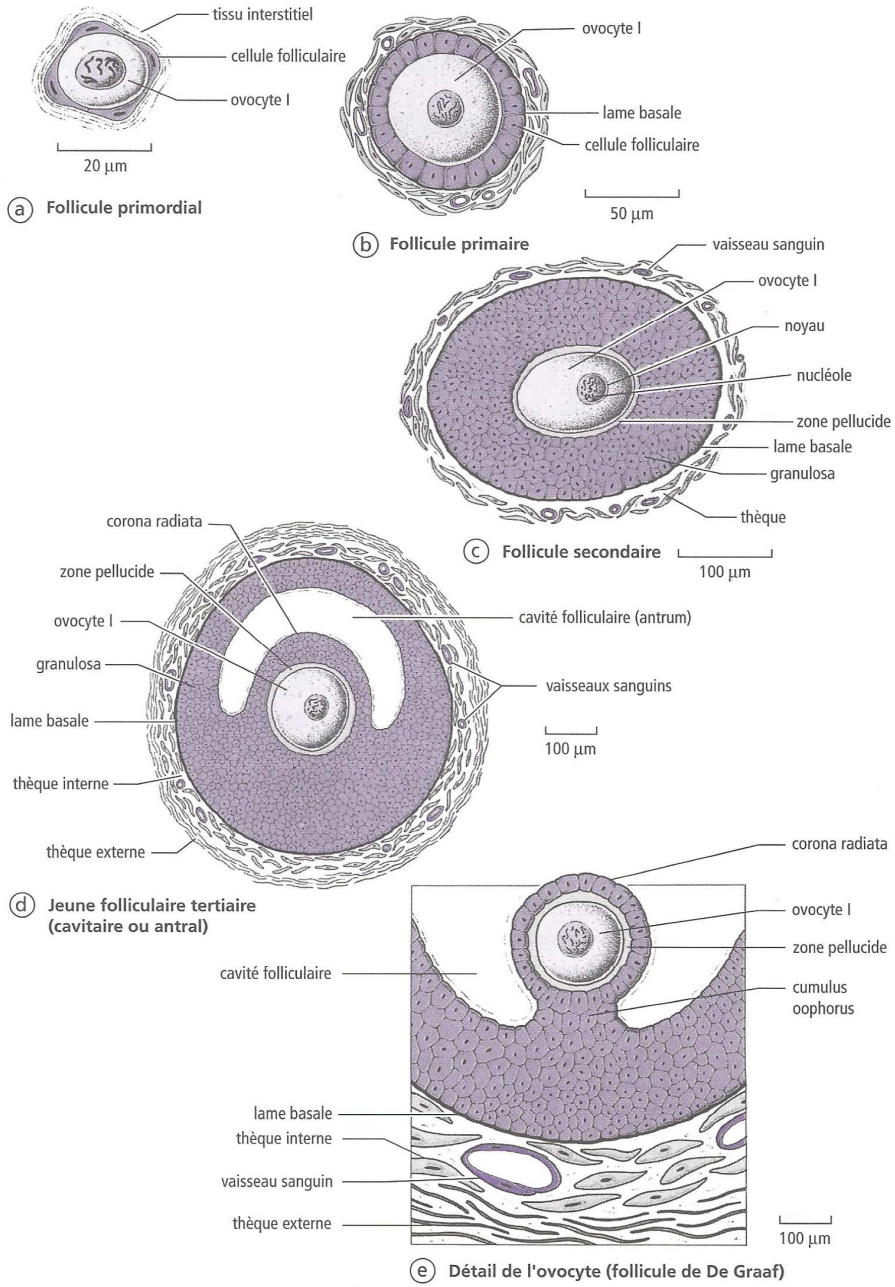
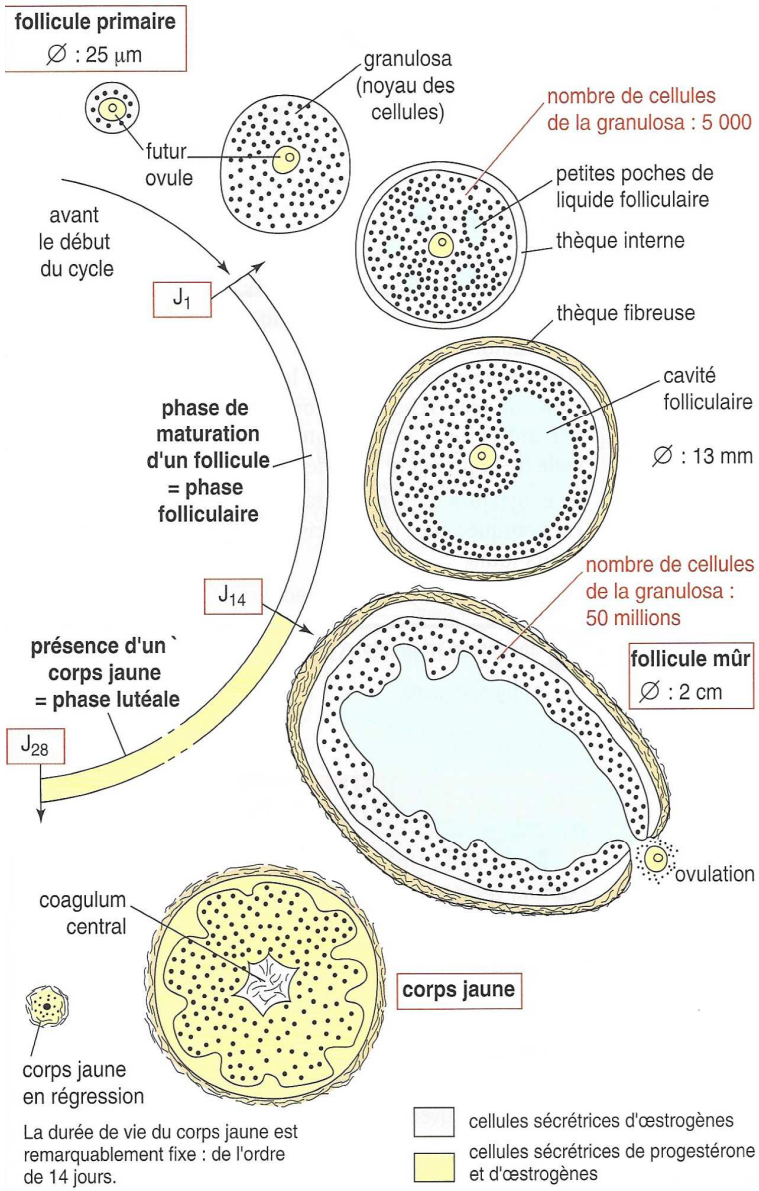


FIGURE 29. Folliculogenèse. D'après SALGUEIRO & REYSS (2002).



Au cours de chaque cycle, le nombre des cellules endocrines de l'ovaire varie considérablement.

FIGURE 30. Évolution folliculaire. D'après LIZEAUX, BAUDE *et al.* (2008).

Lorsque la **maturité sexuelle** est **atteinte**, à la **période de reproduction** (Mammifères variés) ou **de manière cyclique (femme)**, ***un certain nombre de follicules commence à subir un accroissement et une maturation mais seuls quelques-uns parviendront au terme de cet accroissement-différenciation*** ; les autres subissent une **atrésie**.

- Le **follicule primordial** (figure 29) évolue tout d'abord en **follicule primaire** : ***les cellules folliculaires forment un épithélium unistratifié sans espaces entres les cellules*** (sauf artefact en microscopie).
- Le **follicule primaire** (figure 29) évolue ensuite en **follicule secondaire**, acquérant :
  - un **épithélium pluristratifié** (plusieurs couches de cellules) de *cellules folliculaires*,
  - une **zone pellucide** (***protection glycoprotéique de l'ovocyte que le spermatozoïde fécondant devra perforer lors de la fécondation***) dont s'entoure peu à peu l'ovocyte,
  - et les **thèques** (**interne** et **externe**), ***enveloppes épithélio-conjonctives autour du follicule***, qui commencent à se distinguer plus nettement du stroma ovarien.

- La **thèque interne** est ***caractérisée par des cellules plutôt épithéliales d'aspect cubique (noyau volumineux) en lien avec la sécrétion d'androgènes***. Ces **androgènes** sont convertis par les **cellules folliculaires** en **œstrogènes**.
- La **thèque externe** est caractérisée par un ***aspect plus nettement fibro-conjonctif***. Sa **contraction** permettra *in fine* **l'expulsion de l'ovocyte** lors de l'ovulation.

NB Entre les thèques et les cellules folliculaires*, on trouve une* ***lame basale*** *nommée* ***« membrane » de SLAVJANSKI*** *(encore parfois difficile à voir en microscopie).*

TRÈS IMPORTANT !

- Quoi que vous puissiez lire dans certains manuels, ***toutes ces étapes (follicule I / II) se déroulent en amont du cycle menstruel et durent en moyenne 84 jours (soit 3 cycles !!)*** (JOHNSON & EVERITT, 2002). On appelle ces étapes la **phase pré-antrale** de la folliculogenèse.
- Ce sont environ **15-20 follicules ayant amorcé leur développement** qui arrivent en **phase folliculaire** (chez la femme) **en début de cycle**.

ii. Lors de la phase folliculaire du cycle : poursuite de la croissance folliculaire et sélection d'un follicule dominant unique qui poursuit sa maturation en follicule de DE GRAAF

- En début de **phase folliculaire** (donc en début de cycle menstruel), ***le follicule se creuse d'une cavité liquidienne*** nommée **antrum** (ou parfois « antre »). Il devient alors un **follicule tertiaire** ou **follicule cavitaire** (même si certains auteurs continuent de parler de « follicule secondaire ») (figure 29). L'**antrum** accumule des **hormones** en grande quantité, notamment des **œstrogènes** (probablement fixées par des protéines). Peu à peu, les **cellules folliculaires se multiplient** et la **cavité antrale grandit** et forme finalement une **unique et imposante cavité liquidienne**.

Pour certains auteurs, le follicule entrant en phase folliculaire est **déjà antral** !

- L'**antrum** est remplie de **liquide folliculaire**, un ***liquide de composition complexe proche du plasma l'on trouve de nombreuses protéines et hormones stéroïdiennes***.
- La **thèque** s'individualise clairement en **deux zones** (**thèque externe** à l'aspect **très fibreux**, **fibro-conjonctive**, et **thèque interne** qui devient une **sorte d'épithélium sécrétoire** produisant des **androgènes**). La **membrane de SLAVJANSKI** devient **clairement visible** et sépare la thèque des **cellules folliculaires**.

- Le ***follicule qui s'apprête à ovuler*** s'appelle **follicule pré-ovulatoire** ou **follicule de DE GRAAF** ou encore **follicule mûr** (figure 29). *C'est en son sein que s'achève,*

quelques heures avant l'ovulation, la première division de méiose et que s'opère l'entrée en méiose II avec blocage en métaphase II.

- Les ***cellules folliculaires se multiplient en grand nombre*** dont l'essentiel forme la **granulosa**. ***Les couches de cellules folliculaires situées autour de l'ovocyte et proches de l'antrum*** constituent un ensemble qu'on appelle la **corona radiata**. Elles sont ***reliées au reste de la granulosa par un « pont » de cellules folliculaires*** nommées ***cumulus oophorus***.

  Attention, l'expression « *cumulus oophorus* » n'a toujours le même sens en fonction des auteurs (il peut désigner, chez les Anglo-Saxons, le reste de cellules de la *corona radiata* situées autour de l'ovocyte après ovulation)…
  C'est un peu pénible mais c'est comme ça. Nous donnons ici le sens courant des manuels francophones.

- Sur les ***15-20 follicules antraux présents en début de cycle dans les deux ovaires*** (qu'on appelle **follicules recrutés** – on parle de **recrutement folliculaire**), ***seuls 3-4 semblent poursuivre leur maturation jusqu'au jour 5-7 du cycle*** ; parmi eux, ***un seul poursuit ensuite son développement jusqu'à son terme dans l'espèce humaine*** : c'est la **sélection folliculaire** et le follicule en question est appelé **follicule dominant**.
  Il arrive rarissimement que deux ovocytes II soient ovulés, pouvant alors donner lieu, en cas de fécondation, à des faux jumeaux.
- Les **follicules non sélectionnés *dégénèrent*** (= **atrésie folliculaire**). *Les mécanismes déterminant quels follicules sont recrutés, puis quel follicule devient dominant sont très mal compris.*

iii. La libération de l'ovocyte II et de la *corona radiata* lors de l'ovulation

- L'**ovulation** (figure 31) est déclenchée par un **pic de LH** qui induit ***la contraction de la thèque interne, la rupture du follicule de De Graaf et ainsi la libération de l'ovocyte II (accompagné de globules polaires et de la* corona radiata*) dans le pavillon de la trompe***. Les **cellules de la *corona radiata* se détachent** assez rapidement (même s'il en reste souvent lors de la fécondation) sous l'effet mécanique des **contractions de l'ampoule** de la **trompe** qui permettent également **l'avancée de l'ovocyte** puis **celle de l'embryon** en cas de **fécondation**, en direction de l'**utérus**.
- Notons que, chez la femme en bonne santé, les **ovaires** ont **très souvent** un **fonctionnement alterne** : c'est un **ovaire différent** qui **ovule à chaque cycle**.

iv. Lors de la phase lutéale du cycle : l'évolution du follicule rompu en corps jaune qui croît puis dégénère

- Rapidement, ***la cavité folliculaire se résorbe*** par **contraction du follicule** sur lui-même et ***les cellules folliculaires deviennent plus massives*** encore, ***se transformant en cellules lutéales (lutéocytes)*** caractéristiques du **corps jaune** (figures 30-31).

Dans un premier temps, la **membrane de Slavjanski disparaît**, laissant pénétrer les **capillaires sanguins des thèques** au sein de la **granulosa**, ce qui entraîne une **transformation des cellules folliculaires**. Ces dernières **augmentent considérablement de volume** et **s'enrichissent en lipides** (d'où la présence de **gouttelettes lipidiques** parfois **observables** en microscopie). Elles sécrètent un **pigment légèrement jaune**, la **lutéine**, responsable de la teinte jaune pâle du corps jaune sur un ovaire à l'état frais.

- Le ***corps jaune croît*** puis ***régresse en fin de cycle***, devenant un **corps blanc** ou ***corpus albicans*** qui **dégénère** lors des derniers jours du cycle (figures 64-65).
- Les **cellules lutéales** produisent une **grande quantité d'hormones stéroïdiennes (œstrogènes et plus encore progestérone)**. Cette **production augmente** avec le **développement du corps jaune** puis **chute en fin de cycle** avec la **régression** en *corpus albicans*.

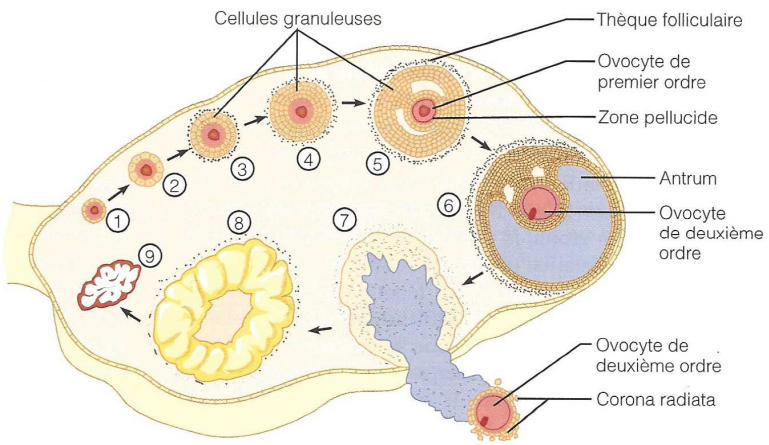
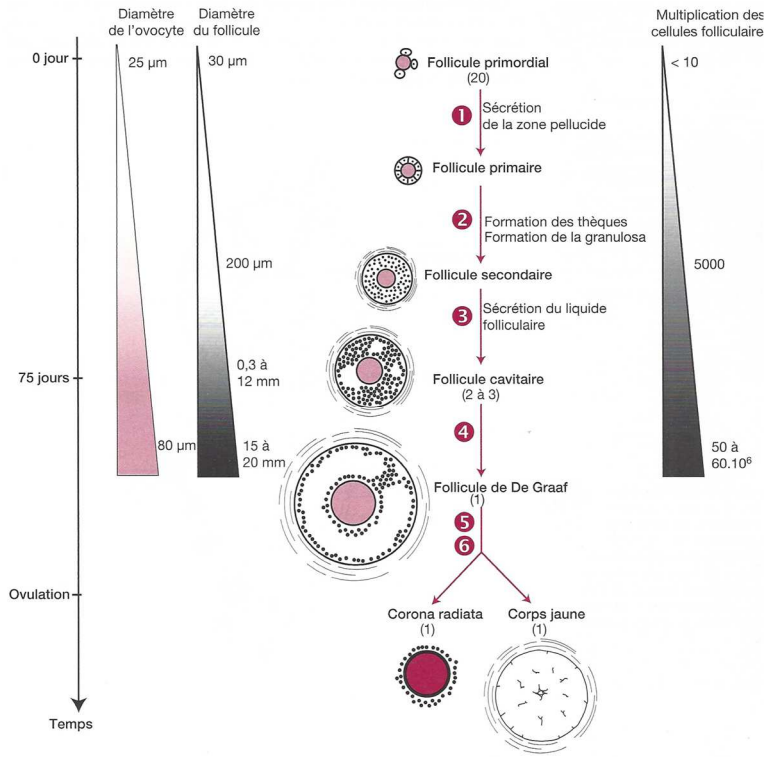


Figure 31. Évolution complète d'un follicule. D'après Marieb & Hoehn (2015).
1-6 : Phase folliculaire (1 follicule primordial, 2 follicule primaire, 3-4 follicule secondaire, 5 follicule tertiaire, 6 follicule de De Graaf) ; 7 : Ovulation (rupture du follicule) ; 8-9 : Phase lutéale (8 : corps jaune, 9 : corps blanc = corpus albicans*)*

v. Bilan structural

- Voir figure 32 + tableau I-II.



Étapes de la folliculogenèse. Le nombre de follicules par stade à chaque cycle ovarien est indiqué entre parenthèses. Les étapes 1 à 6 correspondent aux étapes définies figure 3.

FIGURE 32. <u>Évolution complète d'un follicule</u>. D'après DENŒUD *et al.* (2011).
Ne pas s'étonner que les valeurs chiffrées puissent varier d'un auteur à l'autre, ou d'une figure à l'autre… Les 75 jours indiqués, par exemple, me semblent largement sous-estimés.

TABLEAU I. <u>Bilan sur les caractéristiques structurales des différents types de follicules (corps jaune inclus dans tableau V)</u>. D'après PEYCRU *et al.* (2010b).

Les dimensions sont celles constatées dans l'ovaire de lapine.

Stade	Diamètre du follicule	Diamètre de l'ovocyte	Caractéristiques
Follicule primordial	30 µm	25 µm	– Quelques **cellules folliculaires** aplaties, entourées par une basale.
Follicule primaire	90 µm	50 µm	– Sécrétion de la **zone pellucide** – Cellules folliculaires cubiques formant un épithélium unistratifié.
Follicule secondaire	200 µm	100 µm	– Multiplication des cellules folliculaires formant la **couche granuleuse** (ou *granulosa*), épithélium pluristratifié. – Constitution des **thèques** à l'extérieur de la lame basale.
Follicule tertiaire	0,3 à 1 mm	120 µm	– Multiplication des cellules folliculaires. – Formation d'une cavité, l'***antrum***. – L'ovocyte entouré des cellules de la **couronne radiée** (ou *corona radiata*) fait saillie dans l'*antrum*, constituant le ***cumulus oophorus***
Follicule de De Graaf	1,5 à 2 mm	120 µm	– Multiplication des cellules folliculaires. – Augmentation du volume de l'*antrum*

TABLEAU II. <u>Bilan sur les caractéristiques structurales des différents types de follicules (corps jaune inclus)</u>. D'après SILVERTHORN *et al.* (2007).

Stade	Œuf	Zone pellucide	Cellules de la granulosa	Antre folliculaire	Membrane basale	Thèque
Follicule primordial (avant stimulation par la FSH)	Ovocyte primaire	Très réduite	Une couche simple	Inexistant	Sépare granulosa et thèque	Simple couche de cellules plus vaisseaux sanguins
Follicule secondaire (début de phase folliculaire)	Ovocyte primaire	S'épaissit	2 à 3 couches de cellules	Inexistant	Présente	Simple couche de cellules
Follicule tertiaire (fin de phase folliculaire)	Ovocyte primaire puis ovocyte secondaire avec arrêt de la division	Présente	3 à 4 couches de cellules	Se développe dans la granulosa et s'emplit de liquide ; peut atteindre 15 à 20 mm de diamètre	Présente	Couche interne sécrétoire contenant de petits vaisseaux et couche externe conjonctive contenant des cellules musculaires lisses et des vaisseaux plus gros
Corps jaune (phase lutéale)	Absent	Absente	Transformées en cellules lutéales	Se remplit de cellules migrantes	Disparaît	Transformée en cellules lutéales
Corpus albicans (phase post-lutéale)	Absent	Absente	Dégénérescence des cellules	Inexistant	Inexistante	Dégénérescence des cellules

III. Les gamètes animaux, des cellules qui subissent la fécondation aboutissant à la formation d'un zygote diploïde : l'exemple des Mammifères

- On ne s'intéresse ici qu'à **l'exemple des Mammifères**.

Capacité exigible	✓ **Décrire** l'organisation des gamètes mâle et femelle ainsi que les modalités cellulaires de la fécondation à partir d'un exemple (à choisir parmi un des deux exemples ci-dessus) ✓ **Montrer** que les gamètes sont des cellules spécialisées et complémentaires

A. Un rapprochement des gamètes mobilisant les appareils reproducteurs

1. La notion d'appareil reproducteur

- L'**appareil reproducteur** désigne ***l'ensemble des organes assurant les fonctions de reproduction au sens large***. Ces fonctions incluent :
  - La **reproduction au sens strict** qui est **toujours sexuée** chez les **Mammifères** : **production de gamètes**, **rencontre des gamètes**, **fécondation**…
  - Le **développement** dont la partie **embryonnaire** se déroule, chez les Mammifères, au sein de l'**organisme maternel**…

Un grand nombre d'auteurs distingue les **organes génitaux externes**, ***visibles extérieurement et situés hors de la cavité abdominale*** (mâles : pénis, testicules, épididymes, scrotum… ; femelles : vulve), et les **organes génitaux internes**, ***situés dans la cavité abdominale*** (mâles : vésicules séminales, prostate… ; femelles : vagin, utérus, trompes, ovaires).

- Dans tous les cas, il existe un ***âge à partir duquel l'appareil reproducteur devient peu à peu fonctionnel***. Chez l'Homme, cette période transitoire s'appelle la **puberté**.

2. L'appareil reproducteur mâle

a. Les gonades mâles ou testicules : lieu de production des spermatozoïdes (activité gamétogénétique) et de la testostérone (activité endocrine)

L'**organisation** et le **fonctionnement** des **tubes séminifères** a déjà fait l'objet des pages 15-18.

- Les **gonades** ou **glandes sexuelles** sont les ***organes de production des gamètes***.
- Les ***gonades mâles*** s'appellent des **testicules** (× 2) (masc.) (figures 33-36). Ils possèdent à la fois une **activité endocrine** (production d'**hormones sexuelles mâles**, notamment de la **testostérone**) et une **activité gamétogénétique**, produisant les **spermatozoïdes**

L'activité de **production de gamètes** est parfois qualifiée « d'**activité exocrine** », même si ce **terme** est **discutable** puisque les gamètes produits sont des **cellules**, et non des « substances » qui seraient sécrétées.

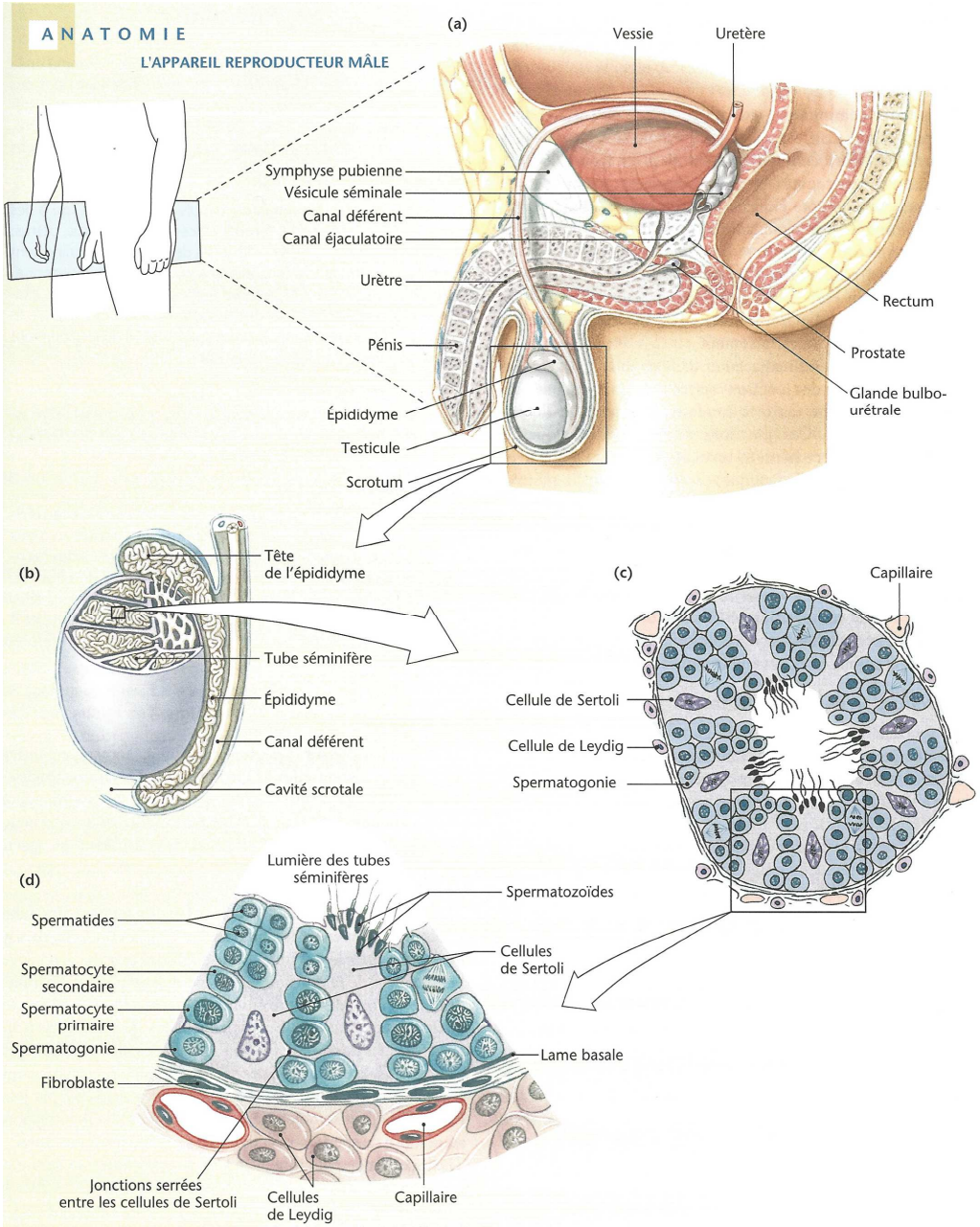


FIGURE 33. Localisation et organisation de l'appareil génital chez l'homme.
D'après SILVERTHORN *et al.* (2007).

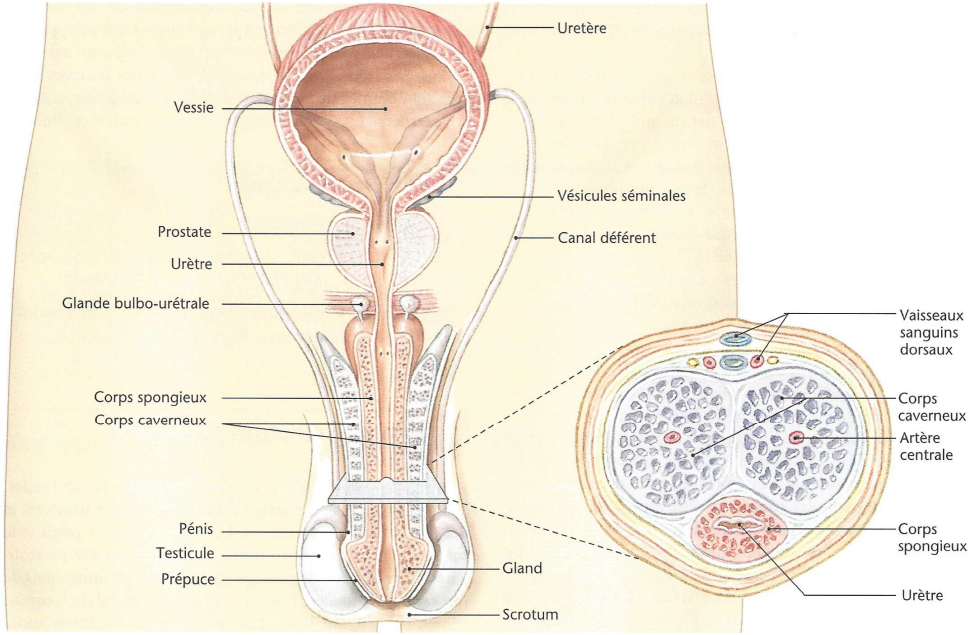


FIGURE 34. L'appareil uro-génital chez l'homme : vue de face.
D'après SILVERTHORN *et al.* (2007).

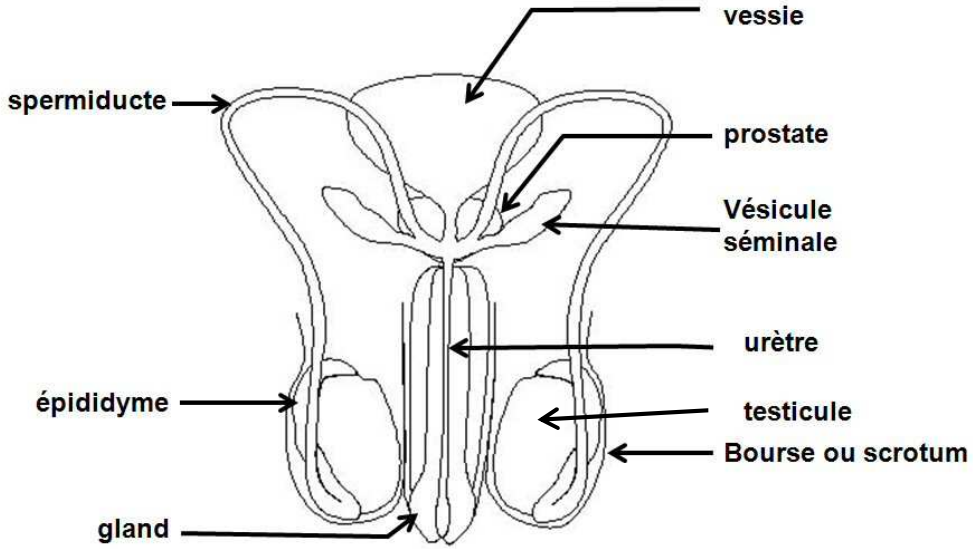
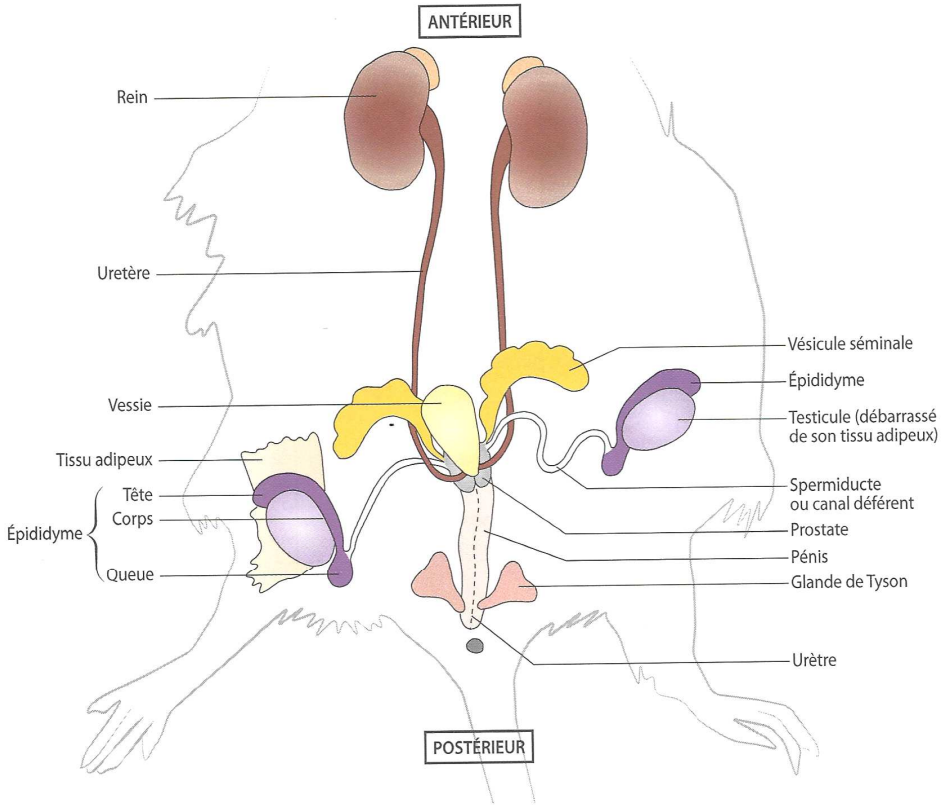


FIGURE 35. L'appareil uro-génital chez l'homme : vue de face [vision simple].
http://sciences-et-cetera.fr/le-fonctionnement-des-appareils-reproducteurs/ (consultation mai 2016).

Les **testicules** ainsi que les **épididymes** sont ***protégés dans un ensemble d'enveloppes de nature cutanée et fibro-musculaire*** qu'on appelle le **scrotum** ou les **bourses**.

Au sein des **bourses**, la **température corporelle** est **inférieure de 2-3 °C** à celle qui règne dans l'**abdomen**, ce qui est indispensable à la **réalisation de la spermatogenèse**. La **cryptorchidie** (= ***absence de descente des testicules dans les bourses***, un trouble généralement **opéré lors de l'enfance**), en engendrant une **température trop élevée** au niveau des **testicules**, les rend **incapables de produire des spermatozoïdes** et conduit à une **infertilité**.

- Le testicule est protégé par une ***enveloppe conjonctive*** : l'**albuginée**.



Un exemple d'appareil reproducteur mâle d'un animal terrestre (aérien) : la Souris.

FIGURE 36. L'appareil uro-génital chez la Souris mâle : vue ventrale.
D'après DAUTEL *et al.* (2017).

b. Les voies génitales mâles ou voies spermatiques : lieu de transit des spermatozoïdes jusqu'à l'extérieur du corps

- Les **voies spermatiques** (= **voies génitales mâles**) (figures 33-36) désignent ***l'ensemble des voies qui sont parcourues par les spermatozoïdes depuis les testicules jusqu'à l'extérieur du corps***. Ces voies permettent, outre l'**acheminement des spermatozoïdes**, leur **maturation** et le **début** de leur **capacitation** (= ***ensemble de modifications physiologiques et moléculaires qui permettent à un spermatozoïde d'acquérir son pouvoir fécondant***).
- La **paroi** de ces voies peut comprendre une **couche musculaire lisse** assurant, par ses **contractions**, le **déplacement** des **spermatozoïdes**, ou du **sperme** tout entier. On peut y trouver également une **ciliature**, favorisant l'avancée des spermatozoïdes dans la **partie proximale** des voies spermatiques (*rete testis*, épididymes).
- On inclut dans les **voies spermatiques** :
  - Les **épididymes** (× 2) (masc.) : ce sont des ***structures en croissant, accolées aux testicules qu'elles prolongent, de nature tubulaire où les spermatozoïdes séjournent environ 20 jours en moyenne***. Les spermatozoïdes y **achèvent leur maturation**, acquérant notamment leur **motilité**, y **débutent leur capacitation** et y sont transitoirement **stockés à l'état mûr**, en attente d'une **éjaculation**.

La **paroi de l'épididyme** assure la **nutrition** des **spermatozoïdes** par une **activité sécrétoire** ; les gamètes peuvent y séjourner **plusieurs mois** avant d'être finalement dégradés s'ils n'ont pas été éjectés. Tous les spermatozoïdes stockés ne sont pas éjectés à chaque éjaculation. Chez l'Homme, un **éjaculat** comprend de **20 à 200 millions de spermatozoïdes** ; le chiffre varie fortement selon les individus, les périodes de la vie, l'activité sexuelle… et selon les auteurs.

  - Les **canaux déférents** ou **spermiductes** (× 2) (masc.) : ce sont de ***longs conduits (chez l'homme : 40 à 45 cm, pour environ 1 à 2,5 mm de diamètre) qui relient les épididymes à l'urètre***. Les **sécrétions** de la **prostate** et des **vésicules séminales** y aboutissent, ce qui intervient **quelques secondes avant l'éjaculation**.

La ***partie terminale des canaux déférents (partie qui commence là où s'insèrent les vésicules séminales et qui traverse la prostate jusqu'à l'urètre)*** constitue les **canaux éjaculateurs**.

  - L'**urètre** (× 1) : c'est un ***conduit unique à la fois urinaire et spermatique par où s'écoulent l'urine et le sperme***. Il est en grande partie situé dans le **pénis**. L'***orifice terminal*** s'appelle le **méat urétral** ou **méat urinaire**.

c. Les glandes annexes : lieu de production du liquide séminal

- Le **liquide séminal** est la ***partie liquide du sperme*** (le **sperme** ***correspond aux spermatozoïdes et au liquide séminal***) (encadré D). On appelle **glandes annexes** de l'appareil reproducteur les ***glandes exocrines qui assurent la production de liquide séminal***.
- Le **liquide séminal** est **surtout** produit par deux types de glandes annexes (figures 33-36) :
  - La **prostate** (× 1) : ***glande massive située sous la vessie***. Elle produit **entre 10 et 30 % du liquide séminal**.
  - Les **vésicules séminales** (× 2) : ***glandes situées de part et d'autre de la prostate au niveau de laquelle elles débouchent***. Elles produisent l'essentiel du liquide séminal.

On peut aussi citer les **glandes bulbo-urétrales** ou **glandes de Cowper** (figures 33-36) qui produisent, **en amont de l'éjaculation**, le **liquide pré-éjaculatoire** qui aurait un ***rôle de lubrification, facilitant le rapport sexuel et la glissée du prépuce sur le gland. Il servirait aussi à protéger les spermatozoïdes de l'acidité du vagin et neutraliserait les restes d'urine dans l'urètre***.

Encadré D Rôles et composition du liquide séminal

Pour information – données et tableau d'après http://www.embryology.ch/francais/dbefruchtung/bereitstell04.html (consultation mai 2016)

Composition du liquide séminal

Composition du liquide séminal	
Quantité	2 à 6ml
Valeur du pH	7 à 8 (tampon légèrement alcalin)
Sécrétions des vésicules séminales	75% du volume, sécrétion alcaline et riche en fructose (1,5 à 6,5mg/ml), phosphorylcholine, acide ascorbique
Sécrétions prostatique	20 à 25% du volume, amines biogènes (spermidine, spermine), acide citrique, cholestérol, phospholipides, protéases affectées à la liquéfaction de l'éjaculat (fibrinolysine, fibrinogénase)
Autres composants	Tampon de phosphate et de bicarbonate, prostaglandine, hyaluronidase, déchets cellulaires provenant des cellules de Sertoli, cellules à des stades préliminaires de la spermatogénèse, lymphocytes.

Tableau 1. Composition du liquide séminal.

Les principaux rôles du liquide séminal

➢ Les **rôles principaux du liquide séminal** sont :

- La mise en place d'un **milieu de type tampon alcalin** dans le **vagin** (le **vagin** étant naturellement **acide**, ce qui est néfaste pour les spermatozoïdes),
- La **coagulation** de l'**éjaculat** (dans un premier temps) et la constitution d'un **dépôt de spermatozoïdes** dans le vagin,
- L'activation et l'amélioration de la **motilité des spermatozoïdes**,
- La **mise à disposition de nutriments** utilisés par les spermatozoïdes (notamment sous forme de **fructose**),
- La **liquéfaction de l'éjaculat** après 15 à 20 min.

Les **glandes de Tyson** ou **glandes prépuciales** que l'on retrouve chez la **Souris** (figure 36) et de très nombreux Mammifères sont des ***glandes productrices de phéromones***.

L'**éjaculation** (= ***émission de sperme hors du corps par le méat urinaire***) est assurée par la ***contraction des muscles circulaires des voies génitales (base de l'épididyme, canaux déférents) et des glandes annexes*** ainsi que de ***muscles squelettiques du périnée***.

d. Le pénis : organe de la copulation

- Le **pénis** (figures 33-36) est à la fois un ***organe urinaire et l'organe de la copulation chez les Mammifères mâles***. On y trouve **l'essentiel de l'urètre** et il se termine par une partie évasée, le **gland**, percé du **méat urinaire** et généralement recouvert par le **prépuce**, un ***repli de peau coulissant***.
- Au niveau tissulaire, le **pénis** comprend essentiellement (figure 34) des ***zones lacunaires dont le remplissage sanguin permet l'érection avant et lors des rapports sexuels*** (**corps spongieux** autour de l'urètre × 1, **corps caverneux** en arrière × 2).

3. L'appareil reproducteur femelle

- L'**appareil reproducteur femelle** (figures 37-40) comprend les **organes suivants**.

a. Les gonades femelles ou ovaires : lieu de production des ovocytes II (activité gamétogénétique) et des hormones sexuelles femelles (œstrogènes, progestérone : activité endocrine)

- Les ***gonades femelles*** s'appellent des **ovaires** (× 2) (masc.) (figures 37-40). Ces organes possèdent à la fois une **activité endocrine** (production d'**hormones sexuelles femelle** : les **œstrogènes** et la **progestérone**) et une **activité gamétogénétique**, produisant les **ovocytes II** qui sont les **gamètes femelles**.
- Les **ovaires** peuvent être divisés en **trois grandes parties** :
  - Une ***couche conjonctive protectrice***, l'**albuginée**, doublée extérieurement d'un ***épithélium unistratifié cubique***, l'**épithélium ovarien**.
  - Une ***partie conjonctive périphérique*** nommée **cortex ovarien** ; on y trouve de **fins vaisseaux** ainsi que les **follicules**, ***structures dans lesquelles sont localisés les ovocytes***.

    Nous revenons sur l'**organisation** et les **modalités de maturation** des **follicules** et des **ovocytes** plus loin.
  - Une ***partie centrale conjonctive plus riche en gros vaisseaux et nerfs*** nommée **médulla ovarienne**.

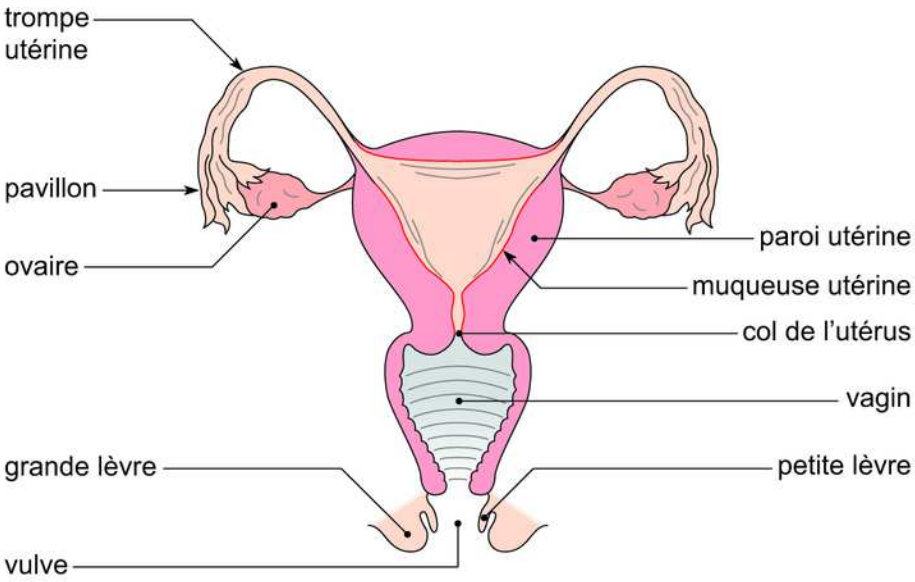


FIGURE 37. L'appareil génital chez la femme : une vision simple.
http://www.assistancescolaire.com/enseignant/elementaire/ressources/base-documentaire-en-sciences/l-appareil-genital-feminin-en-coupe-frontale-5stv0205 (consultation mai 2016)

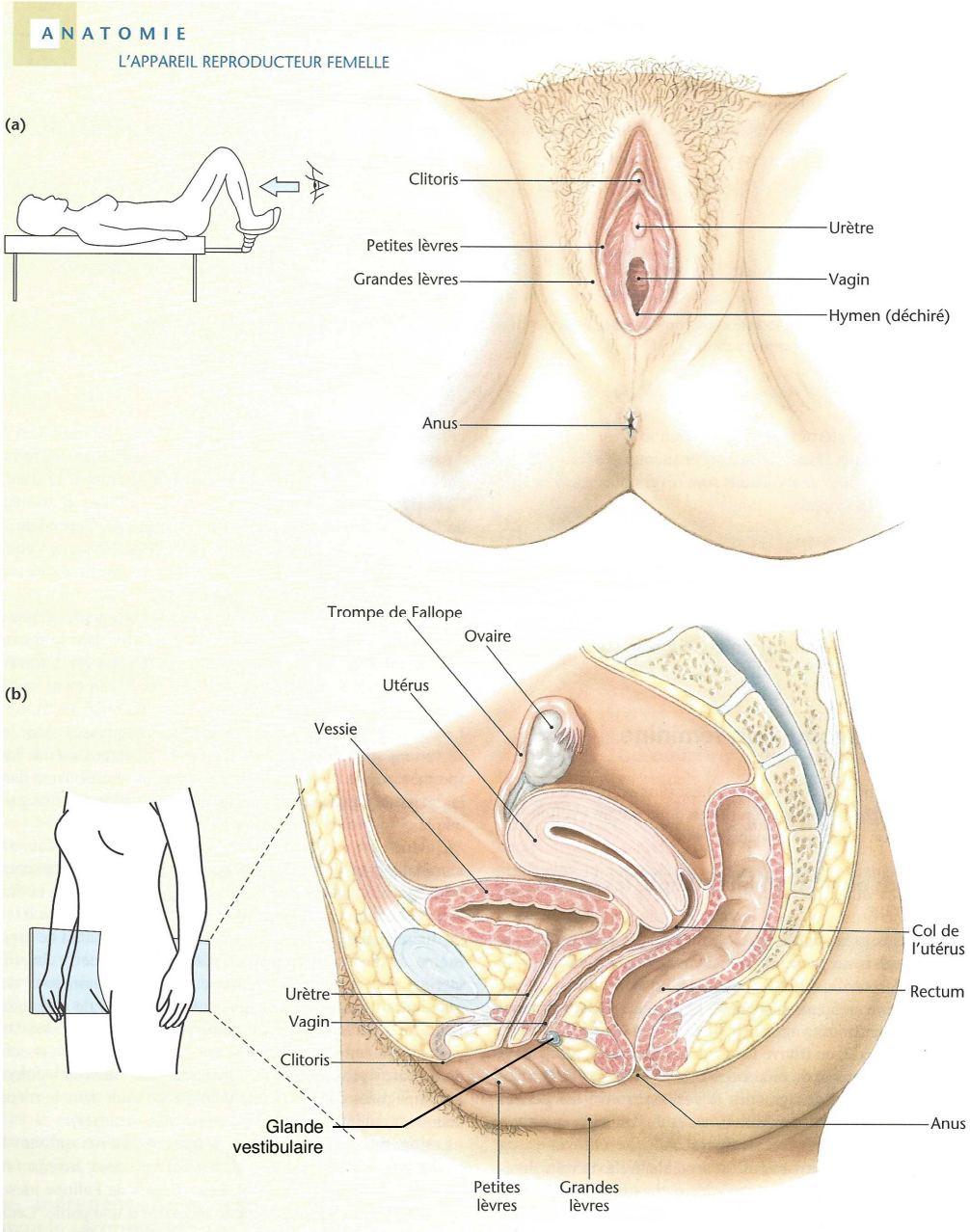


FIGURE 38. L'appareil reproducteur chez la femme 1/2.
D'après SILVERTHORN *et al.* (2007), modifié légèrement.

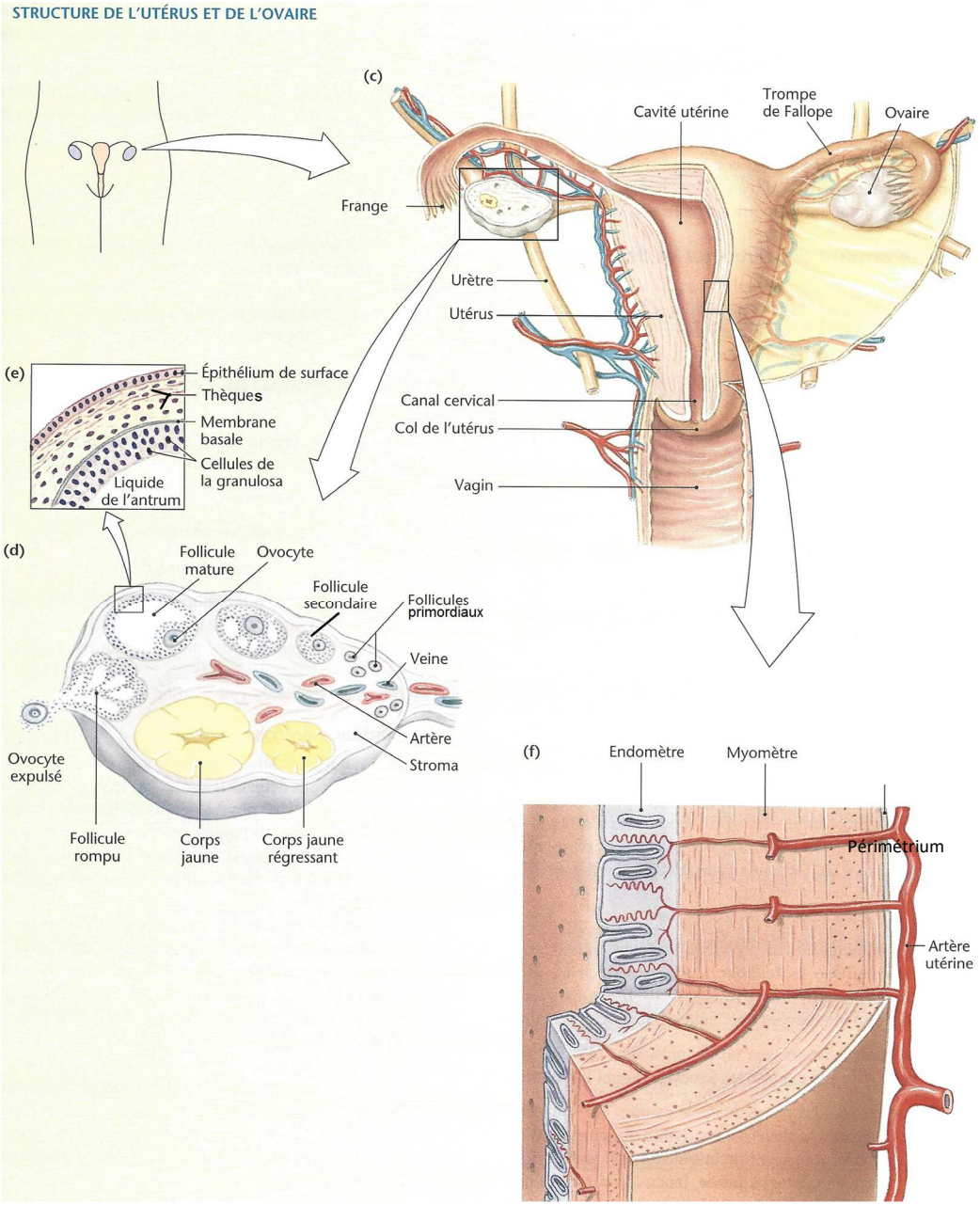


FIGURE 39. L'appareil reproducteur chez la femme 2/2.
D'après SILVERTHORN *et al.* (2007), modifié légèrement.

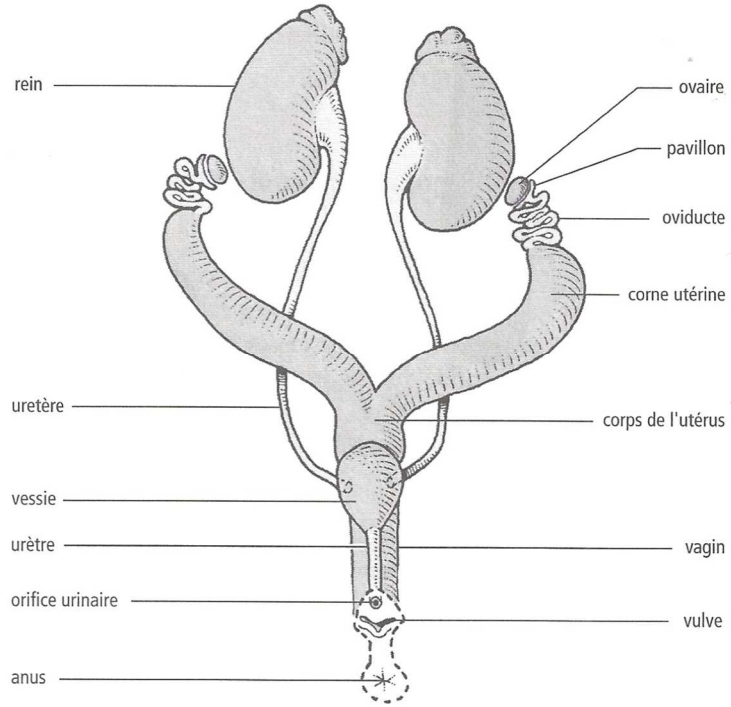


FIGURE 40. L'appareil uro-génital chez la Souris femelle : vue ventrale.
D'après SALGUEIRO& REYSS (2002).

b. Les voies génitales femelles : lieux de transit des gamètes, de la fécondation et du développement embryonnaire (et fœtal)

- Les **voies génitales femelles** désignent ***l'ensemble des conduits et organes où se déroulent les rapports sexuels, le transit des spermatozoïdes, l'ovulation, la fécondation et la partie embryonnaire et fœtale du développement***.

> - Les Mammifères sont des **organismes vivipares**, c'est-à-dire que ***le développement embryonnaire (au sens large) s'effectue dans le corps maternel***.
> - Les médecins et les vétérinaires parlent de **développement embryonnaire (au sens strict)** seulement pour le ***développement précoce***, puis ***l'essentiel du développement intra-utérin*** s'appelle **développement fœtal** (on ne parle alors plus d'**embryon** mais de **fœtus**).
> - Chez l'Homme, la **grossesse** dure environ **9 mois** dont **3 mois** de **développement embryonnaire** au sens strict et **6 mois** de **développement fœtal**.

- Dans le détail, les **voies génitales femelles** (figures 37-40) comprennent :
  - 1/ Les **trompes de FALLOPE** (= **trompes utérines** = **oviductes**) qui sont des ***conduits reliant l'ovaire à la cavité utérine***. Elles comprennent un **pavillon**, ***structure évasée au contact de l'ovaire qui recueille l'ovocyte ovulé***. On appelle **ampoule** ***l'essentiel de la trompe ; c'est le lieu de la fécondation***.

- 2/ L'**utérus** qui est un ***organe creux constituant le lieu du développement embryonnaire et fœtal***.
  - Sa **paroi** comprend fondamentalement **trois épaisseurs** (de la plus **externe** à la **proche** de la **cavité utérine**) :
    - Le **périmétrium** (ou « ~~périmètre~~ » – *à éviter*) qui est une ***séreuse (mésothélium + tissu conjonctif)***.

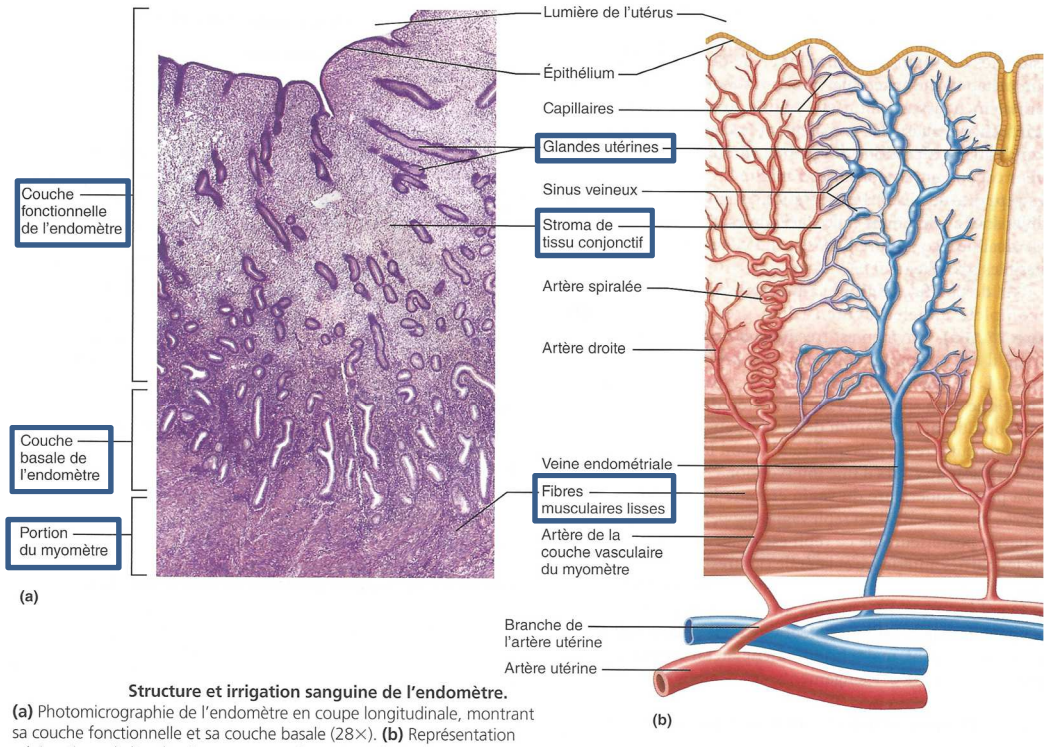
      Rappelons que le mot « **mésothélium** » désigne ***l'épithélium d'une séreuse***.
    - Le **myomètre** ou **myométrium** qui est une ***couche musculaire lisse constituant l'essentiel de la paroi utérine***. Ses **contractions** interviennent lors de la **parturition** (= ***mise base*** – que l'on nomme plutôt **accouchement** chez l'espèce humaine). ***Trois strates qui se différencient par l'orientation des myocytes lisses (et la densité de vaisseaux et de nerfs)*** le composent :
      - ✓ La **couche interne** (strate sous-vasculaire ou subendométriale) où ***les cellules musculaires sont circulaires et sont orientées vers les trompes***.
      - ✓ La **couche moyenne** (strate vasculaire) avec ***peu de myocytes et essentiellement les gros vaisseaux alimentant l'utérus***.
      - ✓ Le **couche externe** (strate supravsculaire) où ***les cellules musculaires sont longitudinales et parallèles à l'axe de l'utérus***.
    - L'**endomètre** ou **endométrium**, ou encore **muqueuse utérine**, qui est la ***muqueuse au contact de la cavité utérine*** (figure 41).
      - ✓ Comme dans toute muqueuse, on y trouve un **épithélium** qui la **limite** ; cet **épithélium** est **unistratifié**.
      - ✓ ***L'essentiel de l'endomètre est constitué de tissu conjonctif*** (**stroma**) dans lequel se trouvent des **glandes utérines** qui sont des ***glandes tubuleuses limitées par un épithélium contenant des cellules cubiques sécrétrices qui prennent une organisation transversalement acineuse lors de la phase lutéale du cycle menstruel***.

      Leur **sécrétion** est essentiellement constituée de **granules de glycogène** qui permettent la **nutrition du jeune embryon** en cas de **nidation** (= ***fixation sur l'endomètre d'un embryon précoce***).

      L'endomètre peut être divisé en **deux niveaux** :
      - Une **couche fonctionnelle** : c'est ***la partie au contact de la lumière ; c'est la plus épaisse et celle dont le stroma est le moins dense en cellules***. Cette couche est **édifiée au cours du cycle menstruel** et **se désagrège** lors des **menstruations (règles)** en l'**absence de nidation**.
      - Une **couche basale** : c'est ***la partie la plus profonde ; elle est plus fine que la précédente et son stroma est plus dense en cellules***. Cette couche est **pérenne** et assure la **mise en place** d'une **nouvelle couche fonctionnelle** après les menstruations.

En cas de **nidation**, la **couche fonctionnelle** de la muqueuse utérine **demeure** le temps de la **grossesse**.

  - La ***partie basse évasée de l'utérus qui fait saillie dans le vagin*** s'appelle le **col de l'utérus** ou **cervix**. Cette structure comprend un **canal cervical*** qui ***relie le vagin et la cavité utérine et par où passent les spermatozoïdes après un rapport sexuel*** (ainsi que les jeunes lors de l'accouchement).



Structure et irrigation sanguine de l'endomètre.
(a) Photomicrographie de l'endomètre en coupe longitudinale, montrant sa couche fonctionnelle et sa couche basale (28×). **(b)** Représentation schématique de l'endomètre, montrant les artères droites qui irriguent la couche basale et les artères spiralées qui irriguent la couche fonctionnelle. Les veines aux parois minces et les sinus veineux sont également représentés.

FIGURE 41. La muqueuse utérine et son organisation. D'après MARIEB & HOEHN (2015).

* Le **canal cervical** produit de la **glaire cervicale**, une ***substance remplie de glycoprotéines qui présente un pH légèrement basique favorable à la survie des spermatozoïdes et qui est plus ou moins dense en fonction des périodes du cycle menstruel***.
- Le **passage des spermatozoïdes** est notamment favorisé par une **glaire cervicale lâche** quelques jours **avant**, **pendant** et quelques jours **après l'ovulation**.
- Le reste du temps (**période inféconde** du cycle), le **maillage serré** de la glaire **restreint** considérablement **l'entrée des spermatozoïdes** ; la fonction de la glaire serait alors de **limiter les possibilités d'entrée des pathogènes** dans l'utérus.

- 3/ Le **vagin** qui est un ***organe tubulaire creux et à paroi extensible où se réalise le rapport sexuel (copulation) et au fond duquel s'effectue le dépôt de sperme***.

c. Le vagin et la vulve, organes de la copulation

- Les organes permettant les **rapports sexuels** sont le **vagin** (figures 37-40) dont nous venons de parler et la **vulve** (figures 38) qui constitue ***l'appareil génital externe femelle***.
- La **vulve** (figure 38) comprend de l'extérieur vers le centre :

- Des **replis de peau** : les **grandes lèvres** et les **petites lèvres**.
- Des **orifices** : l'**orifice vaginal** et l'**orifice urinaire** (**méat urinaire**). L'orifice vaginal est plus ou moins obstrué par l'**hymen**, une ***fine membrane qui se déchire ou se détend lors des premiers rapports sexuels, tendant ensuite à s'effacer***.

Pour information

Lors des **rapports sexuels** chez la femme, la **vulve** et le **vagin** sont **lubrifiés**, bien que la **paroi vaginale** ne présente **pas de glandes**. La **lubrification** s'effectue à deux niveaux :

- À l'entrée du vagin, au **niveau vulvaire**, les **glandes vestibulaires** (ou **glandes de Bartholin**) (figure 37) sécrètent de la **cyprine**, un ***liquide muqueux de faible viscosité***. Il n'y **pas de vraies glandes annexes** chez la femme.

  Le **vestibule** est le nom de la ***zone située entre les petites lèvres où l'on trouve les orifices urinaire et génital***.
- Dans le **vagin**, il n'y a **pas de glandes sécrétrices**. La **lubrification** s'effectue en partie au moyen de la **cyprine** produite au **niveau de la vulve**, mais surtout par **transsudation** (= ***passage d'un liquide corporel au travers d'une paroi de l'organisme***) de **plasma sanguin filtré** par la **muqueuse vaginale** ; lors de l'**excitation sexuelle**, la **quantité de sang augmente** dans le vagin, ce qui **augmente son hydratation** par transsudation.

Enfin, notons que l'appareil reproducteur femelle des Mammifères présente une ***petite protubérance embryologiquement homologue du pénis (présentant un corps caverneux se gonflant de sang lors des rapports sexuels) en haut de la vulve*** qu'on appelle le **clitoris** (figure 38). Chez la femme, cet organe est impliqué dans le **plaisir sexuel**. On sait aujourd'hui qu'il présent une **organisation en profondeur**, longtemps ignorée ou minimisée.

4. Un rapprochement des gamètes permis par la copulation

- C'est l'**acte sexuel**, supposant l'introduction du **pénis en érection** dans le **vagin** de la femelle, qui permet le **rapprochement des gamètes** : ***le sperme est alors éjecté sous pression dans le vagin, sous l'effet de la contraction des muscles lisses des voies génitales et des glandes annexes, ainsi que de muscles squelettiques du bas-ventre***. Ce phénomène s'appelle **éjaculation**.

B. Maturation, acquisition du pouvoir fécondant et sélection des spermatozoïdes : des processus liés au déplacement dans les voies génitales mâles et femelles

1. L'acquisition progressive de la motilité des spermatozoïdes dans l'épididyme

- Rappelons que la **motilité des spermatozoïdes** est acquise lors de leur **passage dans l'épididyme** dont les **sécrétions** permettent à la fois leur **nutrition** et cette **motilité progressive**. En moyenne, ceux-ci séjournent **21 jours** dans l'épididyme.

2. L'acquisition du pouvoir fécondant des spermatozoïdes

- Le **pouvoir fécondant** des spermatozoïdes est **progressivement acquis** à différents niveaux (figures 42-43) :
  - Dans les **tubes séminifères** et l'**épididyme**, les **sécrétions du liquide tubulaire** comprennent des **glycoprotéines inhibitrices** qui ***masquent les molécules de la membrane plasmique des spermatozoïdes assurant la reconnaissance et l'adhésion à l'enveloppe pellucide de l'ovocyte*** : c'est la **décapacitation**.

Ce **masquage** assurerait la **protection des spermatozoïdes** contre les **agressions physico-chimiques** des **voies génitales mâles et femelles**, et préviendrait la **libération prématurée des enzymes acrosomiales**.

  - Le ***démasquage des récepteurs de la membrane plasmique des spermatozoïdes*** constitue la **capacitation** (au sens strict). Celui-ci s'opère par **dilution du liquide séminal** dans les **voies génitales femelles** et aussi sous l'effet de la **glaire cervicale** et des sécrétions de la **muqueuse utérine**.
  - Le **spermatozoïde** est alors en capacité d'effectuer la **réaction acrosomiale**, c'est-à-dire la ***libération des enzymes de l'acrosome suite à la reconnaissance de la zone pellucide***. Il est alors pleinement **fécondant**.

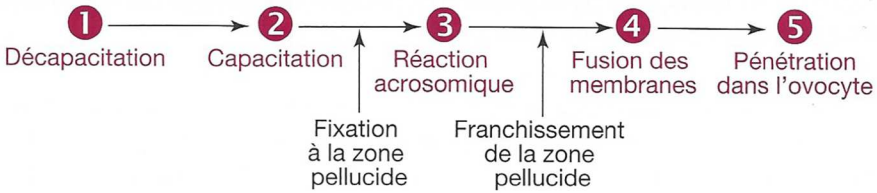
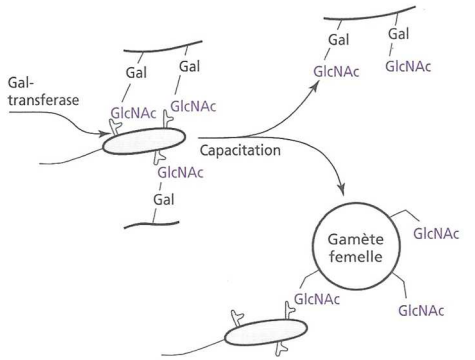


FIGURE 42. L'acquisition du pouvoir fécondant par les spermatozoïdes et la fécondation. D'après DENŒUD *et al.* (2011).



Masquage de la galactosyl-transférase (Gal-transférase) de la membrane du spermatozoïde par des glycoconjugués présents dans le liquide séminal portant des chaînes de poly-N-acétyl lactosamine (Gal-GlcNAc). Le démasquage a lieu lors de la capacitation.

FIGURE 43. Une illustration des phénomènes décapacitation / capacitation [*pour information*]. D'après SALGUEIRO & REYSS (2002).

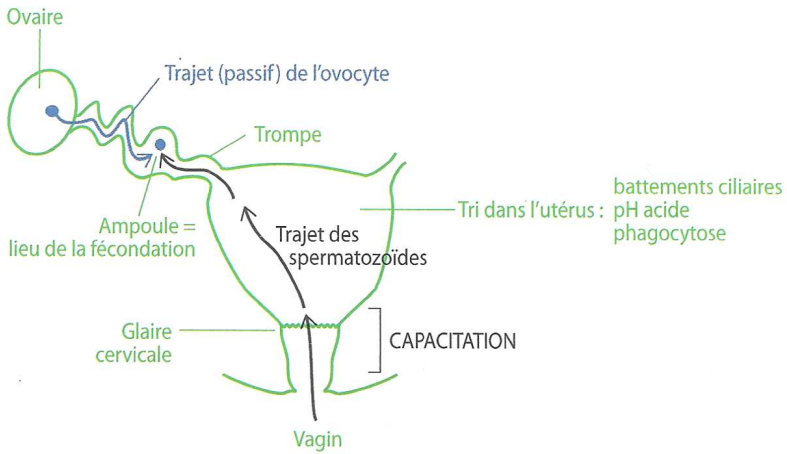
3. Le cheminement et la sélection des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles

- La **plupart des spermatozoïdes** d'un éjaculat **n'arriveront jamais** jusqu'aux **trompes** : sur les **centaines de millions** initiaux, seuls **quelques centaines** parviendraient jusqu'aux **trompes** (figure 44).
- Cela s'explique par les **raisons** suivantes :
  - La difficulté de **franchir la glaire cervicale** : **quasi-infranchissable en dehors des périodes proches de l'ovulation**, elle **retient** tout de même **bon nombre de spermatozoïdes** en **période ovulatoire**.

- Beaucoup de spermatozoïdes « **se perdent** » : ils sont **évacués par la vulve** ou « **tournent en rond** » dans le vagin ou l'utérus.
- Ils sont alors **éliminés par les voies génitales femelles (par phagocytose)** et/ou **meurent** spontanément.
- Enfin, les spermatozoïdes doivent être au bon endroit (la trompe où a lieu l'ovulation) **au bon moment** : un **ovocyte II** a une durée de vie de **1-3 jours** et les **spermatozoïdes** peuvent vivre **4-5 jours**.

- Tous ces processus participent à la **sélection des spermatozoïdes**.

- Enfin, parmi les rescapés, **un seul fécondera l'ovocyte II** grâce à des mécanismes de **limitation de la polyspermie** (voir ci-après).



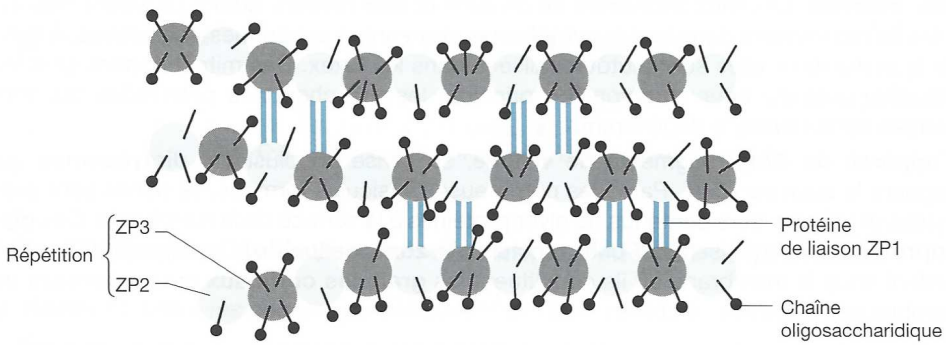
Le tri et la maturation des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles chez les Mammifères.

FIGURE 44. Trajet des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles.
D'après DAUTEL *et al.* (2017).

C. Des gamètes au zygote : la fécondation

1. Le franchissement de la *corona radiata* et la reconnaissance entre spermatozoïde et ovocyte II

- La **zone pellucide** est un ***revêtement matriciel de l'ovocyte constitué de glycoprotéines ZP2 et ZP3 (ZP = zone pellucide) associées par des protéines de liaisons ZP1 et des motifs d'acides hyaluronique*** (figure 45).
- Avant d'atteindre la **zone pellucide**, le spermatozoïde doit **franchir** les restes éventuels de la ***corona radiata***, ce qui est permis par sa **grande motilité** due à son **flagelle** (figure 46).
- Le **spermatozoïde** est capable de **reconnaître** la **zone pellucide**. La **capacitation** a mis à jour des ***récepteurs qui se fixent aux motifs glucidiques des glycoprotéines ZP3*** : c'est la **fixation primaire** (figure 47). Les **ZP3** sont **spécifiques d'une espèce** et assurent une **reconnaissance intraspécifique entre gamètes**.



Structure de la zone pellucide
L'acide hyaluronique qui s'intercale entre les chaînes n'est pas représenté.

FIGURE 45. Organisation simplifiée de l'enveloppe pellucide.
D'après BREUIL (2007).

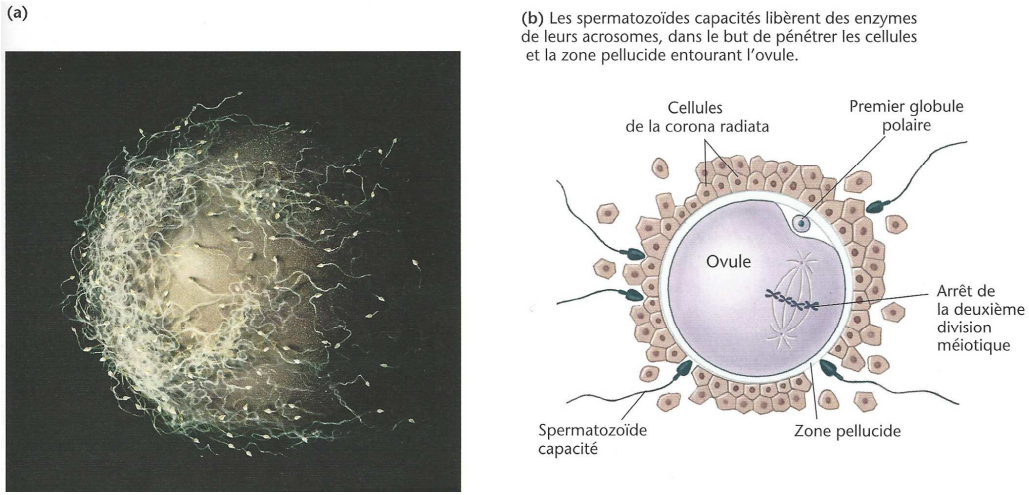
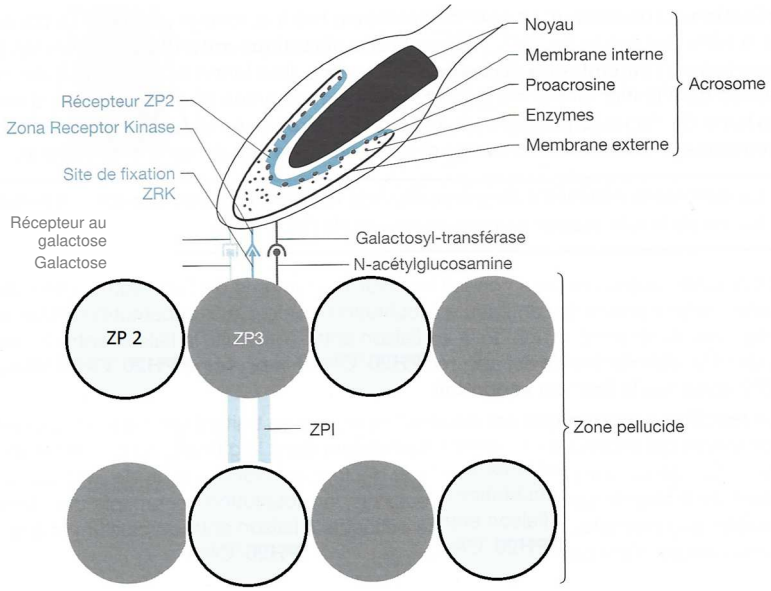


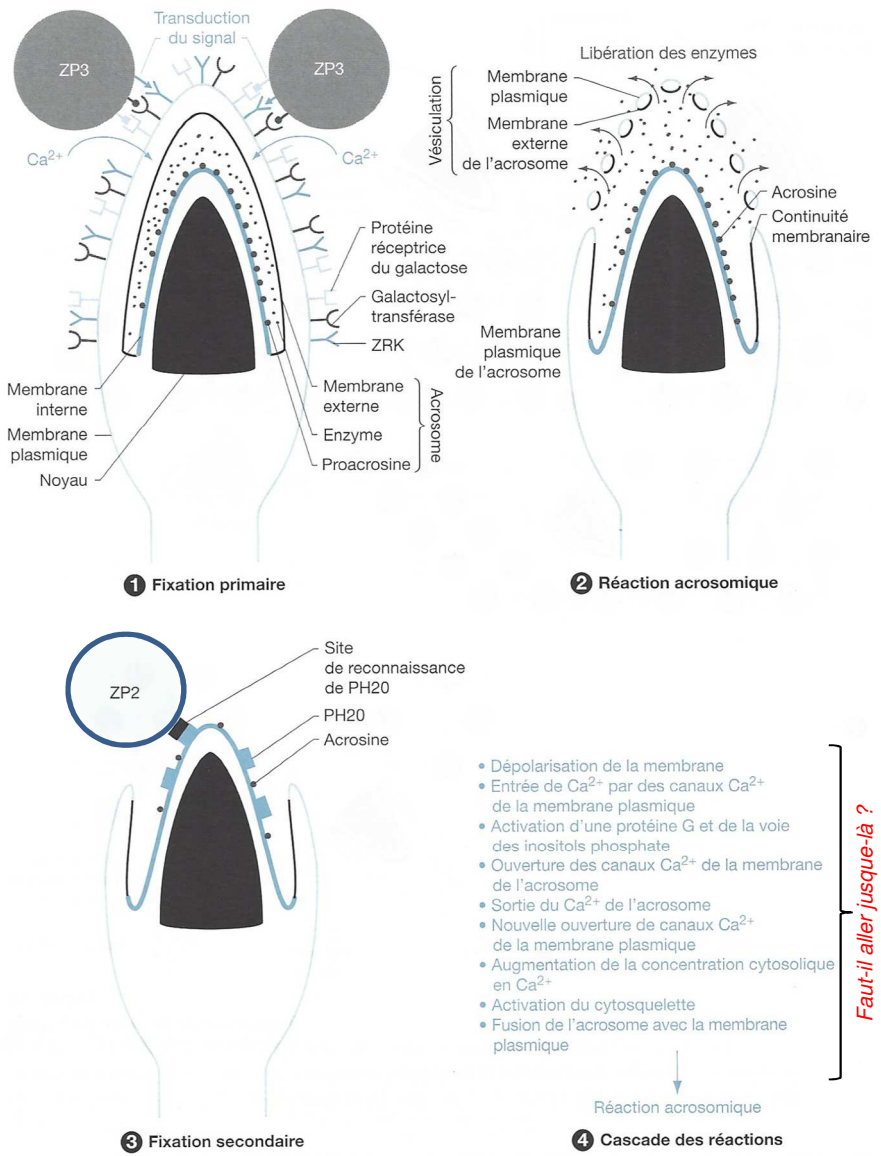
FIGURE 46. Franchissement de la *corona radiata* par les spermatozoïdes.
Parlez plutôt d'ovocyte II que d'~~ovule~~ ! D'après SILVERTHORN *et al.* (2007).



Reconnaissance des gamètes : fixation primaire
La reconnaissance primaire est réalisée par trois récepteurs qui se lient à différents motifs de la ZP3.

FIGURE 47. La reconnaissance primaire entre spermatozoïde et ovocyte II.
D'après BREUIL (2007).

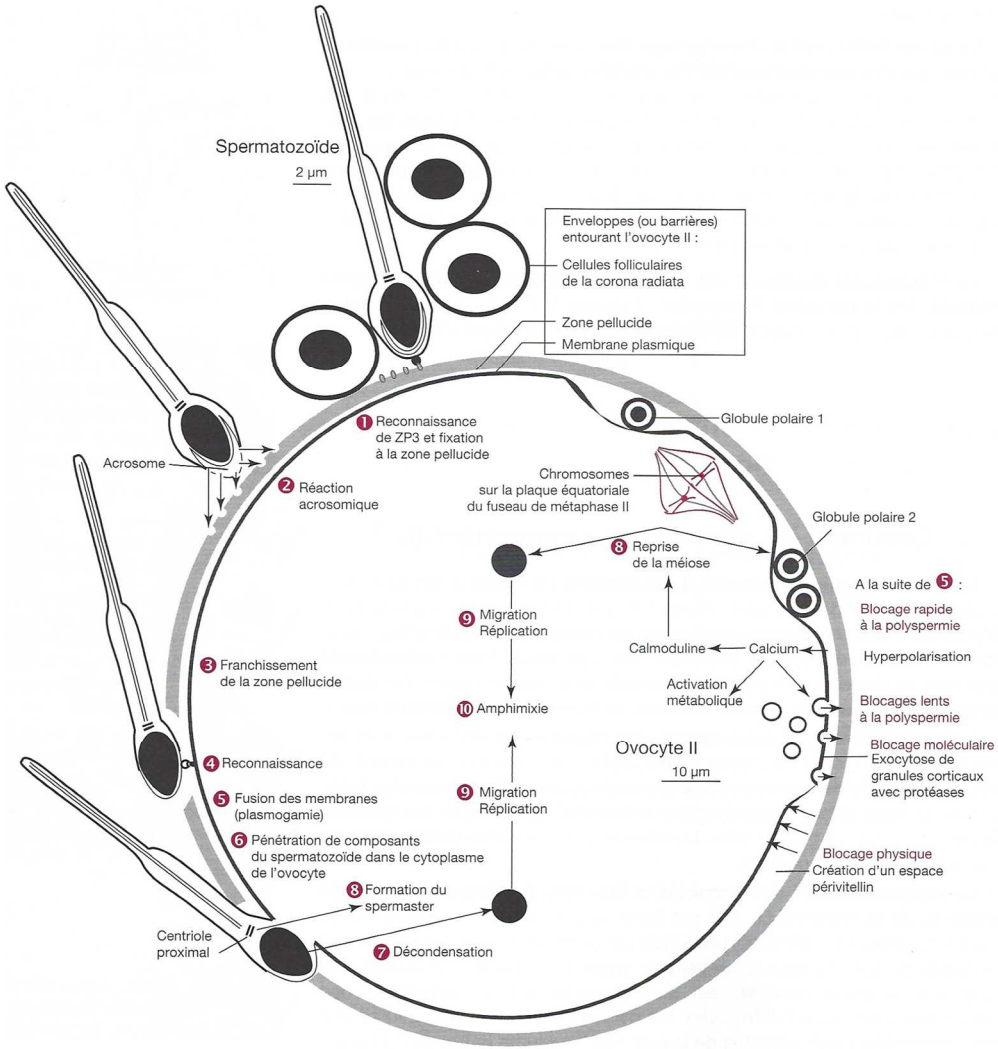
- La **fixation primaire** induit une **transduction** au sein du **spermatozoïde** qui aboutit à la **réaction acrosomiale** : ***le contenu de l'acrosome, riche en enzymes hydrolytiques, est exocyté, ce qui permet la digestion de l'enveloppe pellucide*** (figure 48).
- Sur la **membrane interne de l'acrosome** (qui devient localement la membrane plasmique du spermatozoïde) se trouvent ***des récepteurs qui se fixent aux protéines ZP2*** : il s'agit de la **fixation secondaire** du **spermatozoïde** à l'**ovocyte II** (figure 48). *Cette fixation favoriserait la pénétration du spermatozoïde, en même temps que les enzymes acrosomiales digèrent la zone pellucide.*
- La **dernière étape de reconnaissance** a lieu entre le **spermatozoïde** et la **membrane plasmique de l'ovocyte II** lorsque celle-ci est atteinte.



Réaction acrosomique
***1**. Fixation primaire. **2**. Réaction acrosomique et libération des enzymes.*
***3**. Fixation secondaire entre la membrane interne de l'acrosome et la ZP2.*
***4**. Cascade, en partie hypothétique, des réactions déclenchées par la fixation primaire.*

FIGURE 48. La reconnaissance primaire et les processus qui s'en suivent.
D'après BREUIL (2007).

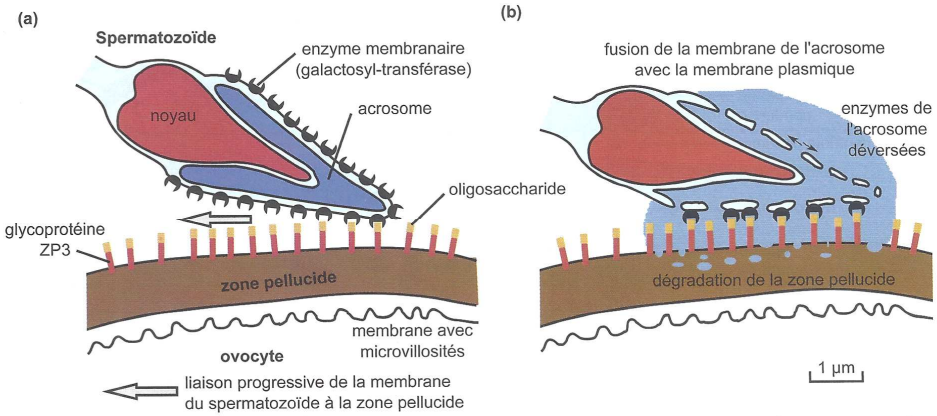
2. Les modalités et étapes de la fécondation : un processus séquentiel



Événements de la fécondation.
L'échelle du spermatozoïde diffère de celle de l'ovocyte.

FIGURE 49. La fécondation mammalienne : vue d'ensemble.
D'après DENŒUD *et al.* (2011).

- La **fécondation** peut être **résumée** comme suit (figure 49) :
  La **numérotation** correspond à celle de la **figure 49**.
  - **Reconnaissance spermatozoïde** / zone **pellucide** (1) (figure 50)
  - **Réaction acrosomiale** (2) (figure 50) permettant le **franchissement** de la **zone pellucide** (3)



(a) reconnaissance, fixation ; (b) réaction acrosomique du spermatozoïde.

FIGURE 50. Reconnaissance zone pellucide / spermatozoïde et réaction acrosomiale.
D'après PEYCRU *et al.* (2017).

- **Reconnaissance spermatozoïde** / **membrane** de l'ovocyte II (4)
- ***Fusion des membranes*** (**plasmogamie**) (5) (figure 51)

>> **Réaction corticale** (***exocytose des granules corticaux aboutissant à la formation d'un espace périvitellin et d'une enveloppe de fécondation***) (suite de 5) (figure 51) médiée par une **dépolarisation membranaire** ; il y a ainsi blocage de la **polyspermie** : ***aucun autre spermatozoïde ne peut alors féconder l'ovocyte***.

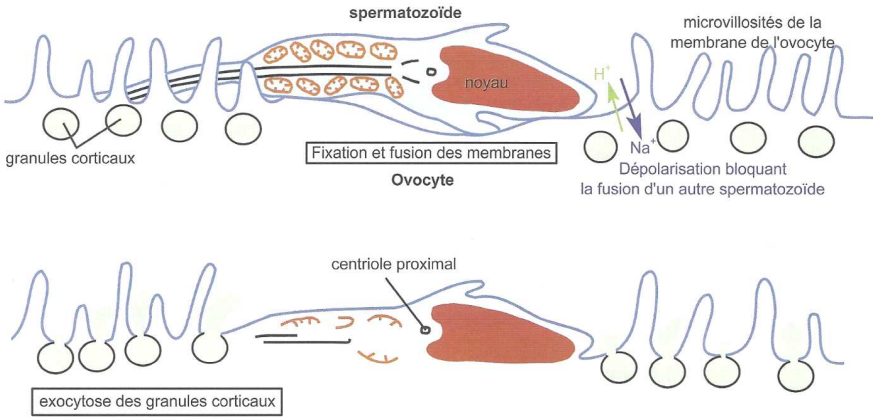


FIGURE 51. Reconnaissance spermatozoïde / ovocyte et réaction corticale.
D'après PEYCRU *et al.* (2017).

- **Pénétration** des **composants** du **spermatozoïde** (6), notamment le **noyau** mais aussi le **centrosome**
  >> **Reprise de la méiose II** qui s'achève : l'ovocyte devient un **ovotide** (***vrai gamète femelle haploïde contenant déjà en son sein le pronucléus mâle***) et il y a **expulsion** d'un **second globule polaire** qui **dégénère** ensuite
- **Décondensation du noyau (pronucléus mâle)** (7)
- **Rapprochement des noyaux (pronuclei)** s'accompagnant d'une **réplication** (9-10) : le **zygote** est **complet**.

Remarque
Chez les **Mammifères**, il y a **amphimixie** (***mise en commun des deux génomes haploïdes***) mais pas réellement de ~~**caryogamie**~~ puisque ***les noyaux ne fusionnent pas***. C'est lors de la **première division mitotique du zygote** que les **génomes haploïdes** seront **mis en commun** (suite à la vésicularisation des enveloppes nucléaires en **prophase**) (figure 52).

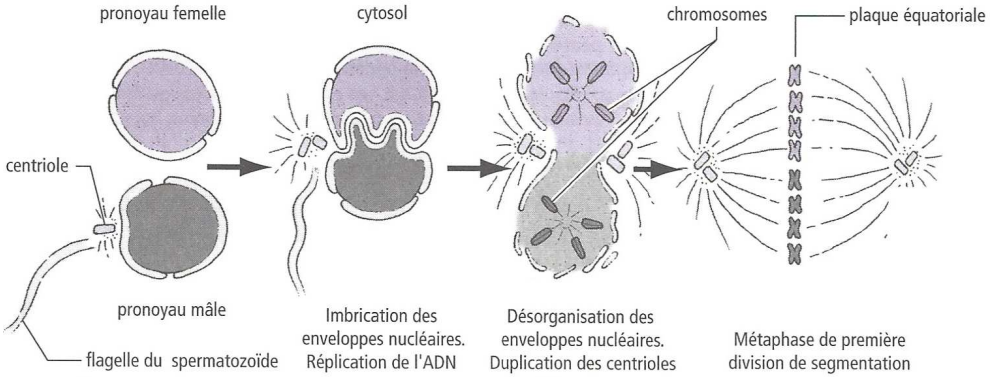


FIGURE 52. Une amphimixie sans caryogamie chez les Mammifères.
D'après SALGUEIRO & REYSS (2002).

3. Les conséquences de la fécondation

a. Des conséquences génétiques : rôle diversificateur, rôle stabilisateur (rétablissement de la diploïdie, maintien du caryotype de l'espèce), empreinte parentale

- Les **conséquences génétiques** de la **fécondation** sont :
  - Un **rôle diversificateur**, par la ***réunion au hasard de deux génotypes haploïdes originaux*** : c'est la **loterie mendélienne de l'hérédité** (voir le chapitre 16).
  - Un **rôle stabilisateur** : **rétablissement** de la **diploïdie** et (sauf exceptions / erreurs) **maintien du caryotype** de l'espèce.
  - Un **apport** de **deux lots haploïdes de gènes** dont certains présentent une **empreinte parentale** : ***en fonction des propriétés de la chromatine des deux gènes (méthylation, état des histones, etc.) hérités de chacun des gamètes parentaux à la fécondation, l'un des gènes s'active (souvent très tôt dans le développement) et l'autre s'inactive de sorte que l'expression génétique devient « monoallélique » dans les faits pour ce gène*** (encadré E + revoir le chapitre 4 sur l'expression génétique).

Encadré E Focus sur l'empreinte parentale

Au programme ! Revoir le chapitre 4 (Expression génétique)

➲ *Mise en évidence de l'empreinte parentale*

La complémentarité des deux génomes, paternel et maternel, n'est pas seulement quantitative chez les mammifères. L'aptitude à l'expression des gènes portés par l'ADN des pronoyaux mâle et femelle est différente à la suite de l'**empreinte** (« imprinting ») différentielle acquise au cours des gamétogenèses mâle et femelle. Des études réalisées chez la souris permettent d'analyser ce phénomène.

Des **expériences de transplantation de pronoyaux** chez des embryons au stade une cellule permettent d'obtenir des embryons gynogénétiques (deux pronoyaux femelles) ou androgénétiques (deux pronoyaux mâles) (**figure** a). Des embryons greffés ayant un pronoyau mâle et un pronoyau femelle d'origine différente servent de témoins. Les embryons manipulés sont ensuite replacés dans le tractus génital de souris receveuses pseudogestantes. Seuls les embryons ayant un pronoyau d'origine maternelle et un pronoyau d'origine paternelle sont **viables jusqu'à terme**, et ce **indépendamment du contenu informatif** des deux génomes. Les gynogénotes et les androgénotes dégénèrent, pour la plupart après l'implantation.

Texte d'après SALGUEIRO & REYSS (2002)

Types de zygotes reconstitués	Opérations	Nombre de transplants réussis	Nombre de survivants
Gynogénotes	♀ ♂ ♀ ♂	339	0
Androgénotes	♀ ♂ ♀ ♂	328	0
Témoins	♀ ♂ ♀ ♂	348	18

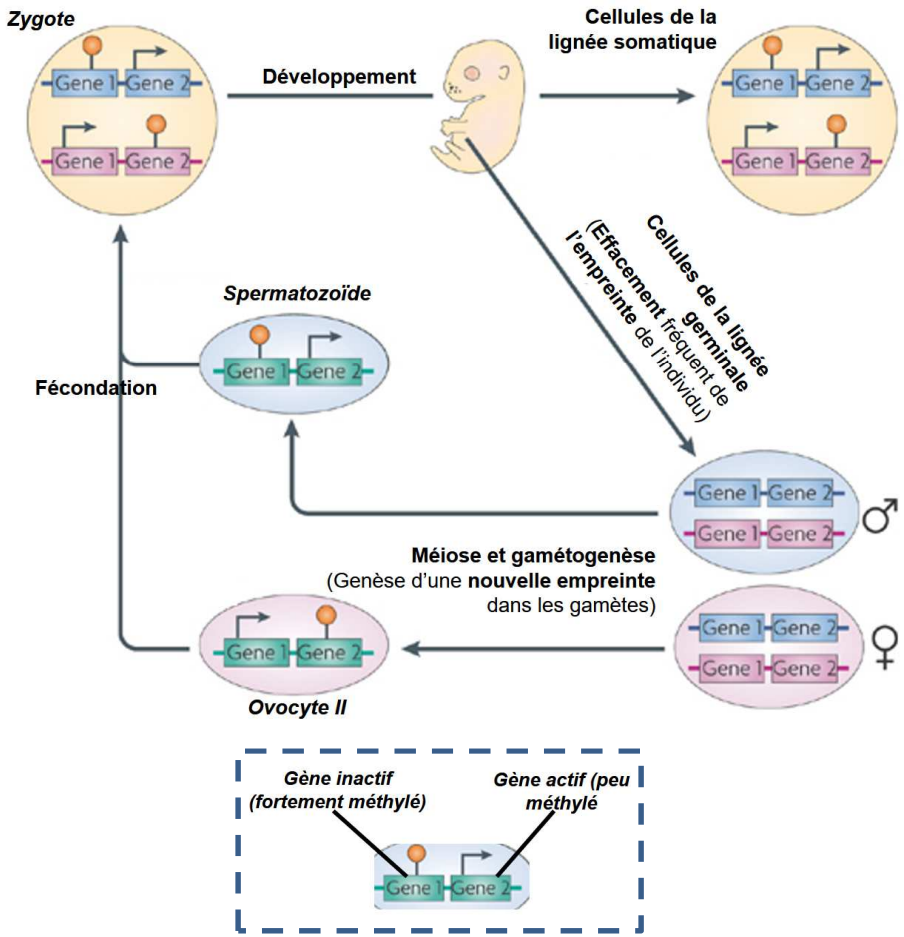
Expériences de transplantation nucléaire.

FIGURE a. Expériences de transplantation nucléaire montrant l'empreinte génétique.
D'après SALGUEIRO & REYSS (2002).

L'interprétation de ces résultats est que les contributions génétiques maternelle et paternelle au génome embryonnaire **ne sont pas équivalentes,** mais **complémentaires,** puisqu'un génome diploïde dérivé d'un seul type de gamètes ne peut assurer un développement embryonnaire complet. On évoque l'existence d'une empreinte spécifique du génome apporté par chacun des deux gamètes.

Texte d'après SALGUEIRO & REYSS (2002)

➲ ***L'empreinte parentale : un état de condensation de certains gènes hérités des gamètes et qui perdure lors de la vie de l'individu (et peut-être parfois au-délà ?)***



⮝ FIGURE B. **L'empreinte parentale pour un gène autosomique : insertion dans le cycle de vie.** D'après WILKINSON *et al.* (2007), modifié et traduit.

➢ Certains **gènes eucaryotes** (*pas la majorité*) présentent une **empreinte parentale** : ***en fonction des propriétés de la chromatine des deux gènes (méthylation, état des histones, etc.) hérités de chacun des gamètes parentaux à la fécondation, l'un des gènes s'active (souvent très tôt dans le développement) et l'autre s'inactive de sorte que l'expression génétique devient « monoallélique » dans les faits pour ce gène***.

➢ L'**empreinte parentale** se mettrait en place lors de la **méiose** qui, chez les **Animaux** (où elle a été particulièrement étudiée) s'inscrit dans le processus de **gamétogenèse**. Les **gènes à empreinte parentale** seraient alors **plus ou moins méthylés**.
Lors de la **fécondation**, pour chaque **gène autosomique à empreinte**, un gène serait **activé** et l'autre **inactivé** en fonction du **degré de méthylation** hérité des **gamètes**. Cet état **perdurerait dans l'ensemble des cellules somatiques** mais **pas dans les cellules germinales** où il y aurait une **« remise à zéro » de l'empreinte**, aboutissant à de **nouveaux gamètes** avec un **degré de méthylation propre** (figure b).

b. Déblocage de la méiose II de l'ovocyte II

- On notera que la **pénétration du pronucléus mâle** induit **l'achèvement de la méiose** de l'**ovocyte II** qui devient un **ovotide**.

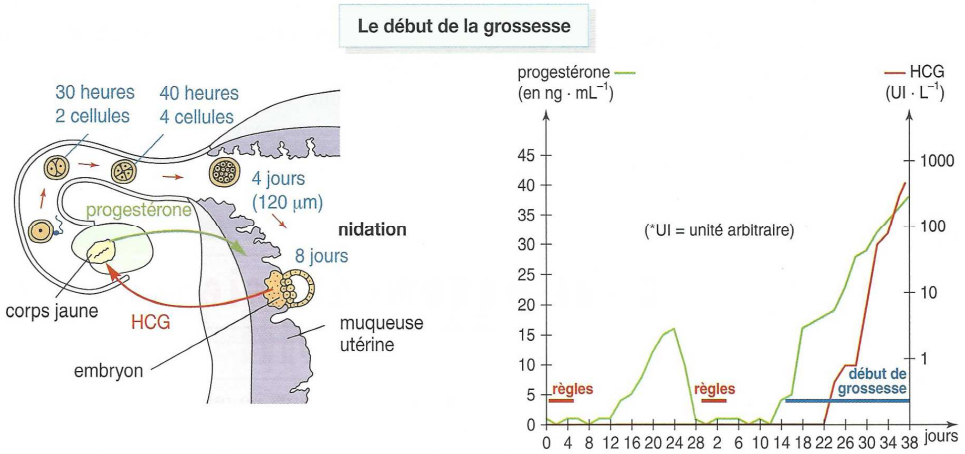
c. Blocage de la polyspermie

- La **réaction corticale** entraîne la formation d'une **enveloppe de fécondation** et d'un **espace périvitellin** qui ***empêchent tout autre spermatozoïde de féconder l'ovocyte*** (**blocage de la polyspermie**).

d. Une asymétrie de contribution des gamètes à la formation du zygote

- Les deux gamètes apportent tous deux au zygote :
  - La **moitié de son information génétique**.
  - Un **centrosome**.
- En revanche, l'**ovocyte II** apporte :
  - L'essentiel du **cytoplasme**, des **organites**, des **réserves**, des **déterminants cytoplasmiques** qu'il peut contenir…
  - Le **génome** de ses **mitochondries**.

D. Quelques remarques sur les événements post-fécondation chez l'Homme [*pour information ?*]



⮝ FIGURE 53. **Le début de la grossesse chez l'espèce humaine.** D'après LIZEAUX, BAUDE *et al.* (2008).

1. Migration et implantation de l'embryon (nidation)

- Le **zygote** migre lentement dans les **trompes**, **se divisant** en 2, 4, 8 cellules… Au **4e jour**, on commence à deviner le **blastocœle**. C'est **entre le 6e et le 7e jour** que ***l'embryon s'implante sur la muqueuse utérine*** : c'est la **nidation**. C'est là qu'il poursuivra tout son **développement** (figure 53).

2. Un maintien en place du corps jaune grâce à la production d'hCG

- L'embryon produit rapidement une ***hormone glycoprotéique*** nommée **hCG** (*human Chorionic Gonatrophin*, gonadotrophine chorionique humaine) qui **diffuse dans le sang maternel** *via* le jeune **placenta** en formation : ***cette hormone agit sur le corps jaune et provoque son maintien et même son extension***, ce qui induit la **production** de **progestérone** pendant **toute la grossesse**, induisant ainsi le **maintien en place de l'endomètre**.

Bilan (adapté du programme)	✓ La **fusion des gamètes** et de leurs **matériels génétiques** dépend de **mécanismes cellulaires** et **moléculaires**.

Bilan (centré sur les gamètes de Mammifères)

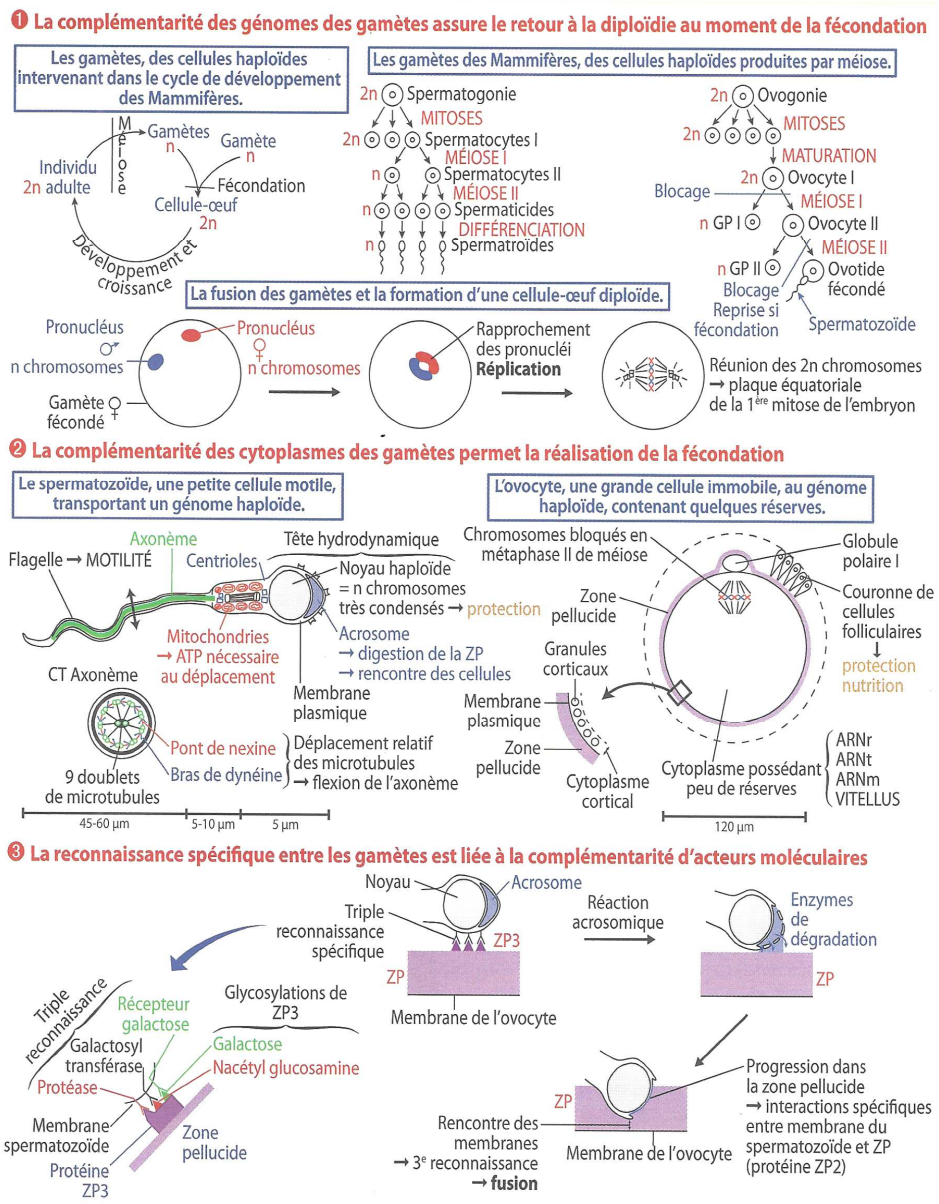


FIGURE 54. La reproduction animale : cas des Mammifères.
D'après DAUTEL *et al.* (2017).

Pour faire une fiche de révision : quelques pistes

Il est conseillé de maîtriser les **grandes lignes du plan**

*Le **plan** ne doit pas être perçu comme un carcan figé, ou comme un modèle de plan de dissertation à ré-utiliser en devoir, mais bien comme un **outil d'apprentissage et de structuration** des **concepts importants**. Vous pouvez en **recopier les grandes lignes** ou **annexer le plan du polycopié** directement.*

Il est conseillé de réaliser un **lexique des principales définitions**.

Il est conseillé de reproduire les **schémas (et tableaux) majeurs** :

Liste indicative.

- *Modalités générales*
° **Cycle de reproduction** des **Mammifères**
° **Reproduction** de la **Moule**
[° **Cycle** de la **Petite Douve** → revu avec l'écologie]
[° **Contrôle** de la reproduction de la **Moule** ?]
[° **Contrôle** de la reproduction des **Caprins** ?

- *Gamètes / gamétogenèse*
° **Spermatozoïde** ET **axonème**
° **Ovocyte II** de Mammifères
° **Spermatogenèse** : vue globale
[° **Spermiogenèse** ?]
° **Ovogenèse** : vue globale
[° Documents complémentaires pour comprendre le TP ?]

- *Fécondation*
° **Appareil reproducteur mâle**
° **Appareil reproducteur femelle**
° **Décapacitation** / **Capacitation**
° **Trajet des spermatozoïdes** dans les voies génitales femelles
° **Fécondation** : schéma complet (+ schémas de détail ? **réaction acrosomiale**, **réaction corticale**…)

Vous devez en outre **savoir** / **pouvoir** (en lien avec le TP 3.1.) :
° **Exploiter** des **électronographies** de **gamètes**
° **Exploiter** des **micrographies** de **gonades**

Références

ALBERTS, B., A. JOHNSON, J. LEWIS, M. RAFF, K. ROBERTS & P. WALTER (2004). *Biologie moléculaire de la cellule. Quatrième édition.* Traduction de la quatrième édition américaine (2002) par F. LE SUEUR-ALMOSNI. Flammarion, Paris. Première édition américaine 1983 (1986 1e édition française).

BERNARD, J.-J. (2002). *Bioénergétique cellulaire.* Ellipses, Paris.

BERTHET, J. (2006). *Dictionnaire de Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles (Belgique).

BOUJARD, D. (dir). B. ANSELME, C. CULLIN & CÉLINE RAGUÉNÈS-NICOL (2015). *Biologie cellulaire et moléculaire. Tout le cours en fiches. Licence. PACES. CAPES.* 2e édition (1e édition 2012), Dunod, Paris.

BOUTIN, V., L. GERAY, Y. KRAUSS & C. VILBERT (2015). *Atlas de biologie BCPST 1re et 2e années.* Dunod, Paris.

BREUIL, M. (2007). *Biologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

BREUIL, M. (2009). *Biologie 2e année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

CAMPBELL, N. A. & J. B. REECE (2004). *Biologie.* De Boeck Université, Bruxelles, 2e édition (1e édition 1995).

[CAMPBELL, N. A.], J. B. REECE, L. A. URY, M. L. CAIN, S. A. WASSERAMN, P. V. MINORSKY, R. B. JACKSON (2012). *Campbell Biologie.* Adaptation française J. FAUCHER & R. LACHAÎNE. Pearson, Paris (4e edition).

CROSS, P. C. & K . L. MERCER (1995). *Ultrastructure cellulaire et tissulaire. Approche fonctionnelle.* Traduction J.-F. DENEF & S. HAUMONT. De Boeck, Bruxelles (B).

DAUTEL, O. (dir.), A. PROUST, M. ALGRAIN, C. BORDI, A. HELME-GUIZON, F. SAINTPIERRE, M. VABRE & C. BOGGIO (2017). *Biologie Géologie BCPST 1re année.* Vuibert, Paris.

DAUTEL, O. (dir.), C. Bordi, F. SAINTPIERRE, M. ALGRAIN-PITAVY, M. QUERTINIEZ, A. PROUST, M. VABRE A. HELME-GUIZON & B. MOLLIER (2019). *Biologie Géologie BCPST 2e année.* Vuibert, Paris.

DENŒUD, J., T. FERROIR, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2011). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2013). *Biologie-Géologie BCPST-véto 1e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

DENŒUD, J., C. GODINOT, O. GUIPPONI, H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON, M.-L. PONS & F. TEJEDOR (2014). *Biologie-Géologie BCPST-véto 2e année.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

GODINOT, C., H. MOREAU, M. PAULHIAC-PISON & F. TEJEDOR (2010). *Biologie-Géologie 1re année BCPST-véto.* Tec & Doc, Lavoisier, Paris.

HARRY, M. (2008). *Génétique moléculaire et évolutive.* Maloine, Paris, 2e édition (1e édition 2001).

HEUSSER, S. & H.-G. DUPUY (2015). *Atlas de biologie animale.* Dunod, Paris.

HIATT, J. & L. P. GARTNER (2012). *Atlas en couleurs d'histologie.* Traduction de la 5e édition américaine par J.-F. BERNAUDIN, A. FAJAC & R. LACAVE, Pradel (Wolters Kluwer France), Rueil-Malmaison.

JOHNSON, M. H. & B. J. EVERITT (2002). *Reproduction.* Traduction de la 5e édition anglais par F. LEROY, De Boeck, Bruxelles (B).

LAFON, C. (2003). *La biologie autrement. 100 questions de synthèse.* Ellipses, Paris.

LATRUFFE, N. (dir.), F. BLEICHER-BARDETTI, B. DUCLOS & J. VAMECQ (2014). *Biochimie. Tout le cours en fiches. Licence. PACES-UE1. CAPES.* Dunod, Paris.

LE GUYADER, H. (dir.) (1998). *L'Évolution.* Belin-Pour la Science, Paris.

LIZEAUX, C., D. BAUDE (dir.), V. AUDEBERT, C. BRUNET, G. GUTJAHR, Y. JUSSERAND, A. MATHEVET, P. PILLOT, S. RABOUIN & A. VAREILLE (2008). *SVT Sciences de la Vie et de la Terre Terminale S. Enseignement obligatoire.* Bordas, Paris.

MARCONIS, C., P. MARTY, D. RICHARD & M. SEBBAH (1990). *Neurobiologie. **1**. Le système nerveux : système de communication.* Hachette, Paris.

MARIEB, E. N. (2005). *Anatomie et physiologie humaines.* Renouveau pédagogique, Saint-Laurent (Québec, Canada), Diffusion Pearson Education France, Paris, 6e édition américaine (2004) adaptée par R. LACHAÎNE.

MARIEB, E. N. & K. HOEHN (2015). *Anatomie et physiologie humaines.* Pearson, Montréal (Québec, Canada), 9e édition américaine adaptée par L. MOUSSAKOVA & R. LACHAÎNE.

MORÈRE, J.-L., R. PUJOL (coord.), J.-C. CALLEN, L. CHESNOY, J.-P. DUPONT, A.-M. GIBERT-TANGAPREGASSOM, G. RICOU, N. TOUZET (dir.) et colloborateurs (2003). *Dictionnaire raisonné de Biologie.* Frison-Roche, Paris.

PÉRILLEUX, É., D. RICHARD, B. ANSELME, J.-M. DEMONT & P. VALET (2002). *Biologie humaine. Anatomie, physiologie, santé.* Nathan, Paris, 2e édition.

PEYCRU, P. (dir.), J.-F. FOGELGESANG, D. GRANDPERRIN, B. AUGÈRE, J.-C. BAEHR, C. PERRIER, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2010*a*). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 2e édition (2009), réimpression corrigée (2010) (1e édition 2006).

PEYCRU, P. (dir.), J.-C. BAEHR, F. CARIOU, D. GRANDPERRIN, C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG & J.-M. DUPIN (2010*b*). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2007).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2013). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2006).

PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2014). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).
PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, & C. VAN DER REST (2017). *Biologie tout-en-un BCPST 1re année.* Dunod, Paris, 4e édition (1e édition 2006).
PEYCRU, P., D. GRANDPERRIN, C. PERRIER (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN, C. ESCUYER, J.-F. FOGELGESANG, S. MAURY, É. QUÉINNEC, E. SALGUEIRO & C. VAN DER REST (2018). *Biologie tout-en-un BCPST 2e année.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2007).
PEYCRU, P., C. PERRIER, J.-F. FOGELGESANG (dir.), B. AUGÈRE, J.-F. BEAUX, F. CARIOU, P. CARRÈRE, T. DARRIBÈRE, J.-M. DUPIN & C. VAN DER REST (2019). *Biologie et géologie. BCPST 1 et 2. Tout-en-fiches.* Dunod, Paris.
POULIZAC, J.-A. (1999). *La variabilité génétique.* Ellipses, Paris.
PRAY, L. (2008). DNA replication and causes of mutation. *Nature Education*, **1** (1) : 214.
PURVES, D., G. J. AUGUSTINE, D. FITZPATRICK, W. C. HALL, A.-S. LAMANTIA, J. O. MCNAMARA & L. E. WHITE (dir.) (2011). *Neurosciences.* Traduction J.-M. COQUERY. De Boeck, Bruxelles, 4e édition.
RAVEN, P. H., G. B. JOHNSON, J. B. LOSOS, S. S. SINGER (2007). *Biologie.* De Boeck, Bruxelles.
RICHARD, D. & D. ORSAL (2001). *Neurophysiologie. Organisation et fonctionnement du système nerveux.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 1994).
RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2012). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 2e édition (1e édition 2010).
RICHARD, D. (dir.), P. CHEVALET, S. FOURNEL, N. GIRAUD, F. GROS, P. LAURENTI, F. PRADÈRE & T. SOUBAYA (2015). *Biologie. Tout le cours en fiches. Licence. CAPES. Prépas.* Dunod, Paris, 3e édition (1e édition 2010).
RIEUTORT, M. (1998). *Physiologie animale.* ***1.*** *Les cellules dans l'organisme.* Mise à jour M. RIEUTORT & D. PICHARD (coll. M. RIEUTORT). Masson, Paris, 2e édition (1e édition 1982).
RIEUTORT, M. (1999). *Physiologie animale.* ***2.*** *Les grandes fonctions.* Mise à jour D. PICHARD. Masson, Paris, 2e édition (1e édition 1982).
SAINTPIERRE, F., C. BORDI (dir.), M. ALGRAIN, Y. KRAUSS, I. MOLLIÈRE & H. CLAUCE (2017). *Mémento Biologie BCPST 1re et 2e années.* Vuibert, Paris.
SALGUEIRO, E. & A. REYSS (2002). *Biologie de la reproduction sexuée.* Belin, Paris.
SEGARRA, J. (dir.), É. CHAUVET, C. COLSON-PROCH, M. HUILLE, M. LABROUSSE, F. LOUET, F. METZ & E. PIÈTRE (2014). *Biologie BCPST 1re année.* Ellipses, Paris.
SEGARRA, J., E. PIÈTRE (dir.), G. BAILLY, O. CHASSAING, D. FAVRE, T. JEAN, F. METZ & C. MEUNIER (2015). *Biologie BCPST 2e année.* Ellipses, Paris.
SILVERTHORN, D. U., avec W. C. OBER, C. W. GARRISON, A. C. SILVERTHORN & B. R. JOHNSON (2007). *Physiologie humaine. Une approche intégrée.* Pearson Education France, Paris, 4e édition américaine traduite sous la dir. de J.-F. BRUN.
TAVERNIER, R. & C. LIZEAUX (dir.), D. BAUDE, C. FABRE, C. PEYRIDIEU, P. ROGER, M. SAUTEREAU, R. SOULAT & A. VAREILLE (2001). *Sciences de la Vie et de la Terre Première ES.* Bordas, Paris.
TORTORA, G. J. & B. DERRICKSON (2009). *Manuel d'anatomie et de physiologie humaines.* Adaptation française L. MARTIN & M. FOREST. De Boeck, Bruxelles, B.
[VANDER, A. J.], E. P. WIDMAIER, H. RAFF & K. T. STRANG (2013). *Physiologie humaine. Les mécanismes du fonctionnement de l'organisme.* Maloine, Paris, 6e édition.
VINCENT, P. (1962). *Sciences naturelles. Classe de 1reM'.* Vuibert, Paris.
VINCENT, P. (1964). *Sciences naturelles. Classe de 2eM'.* Vuibert, Paris.
VINCENT, P. (1968). *Sciences naturelles. Classe de 1eD.* Vuibert, Paris.
VOGEL, G. & H. ANGERMANN (1994). *Atlas de la biologie.* Illustrations R. & R. FAHNERT. Traduit de l'allemand. La Pochothèque, Librairie générale française, Paris.
WILKINSON, L. S., W. DAVIES & A. R. ISLES (2007). Genomic imprinting effects on brain development and function. *Nature Reviews Neuroscience*, **8** : 832-843. doi:10.1038/nrn2235

Plan du chapitre

Objectifs : extraits du programme **1**
Introduction **1**

I. Panorama des modalités de la reproduction animale **2**
A. Une reproduction sexuée qui s'inscrit dans un cycle de développement diphasique monogénétique diplophasique **2**
B. Une rencontre des gamètes interne ou externe souvent en lien avec le milieu et le mode de vie **3**
1. Vie fixée, mobilité, motilité : éléments de vocabulaire 3
2. Le milieu aquatique : un milieu dense et porteur où la fécondation est souvent externe (= dans le milieu de vie) 3
a. Cas de la vie fixée : un rapprochement des gamètes par le milieu où se déroule une fécondation plus ou moins aléatoire (exemple : la Moule) 3
b. Cas de la vie motile : la possibilité d'un rapprochement des partenaires sexuels (grégarisme, reconnaissance sensorielle, parade nuptiale…) pouvant aboutir à un accouplement 4
c. Des exceptions : la possibilité d'une fécondation interne chez certains organismes aquatiques (Chondrichtyens, Mammifères marins…) 5
3. Le milieu aérien : un milieu peu dense, peu porteur et surtout desséchant qui impose une fréquente fécondation interne et des stratégies limitant la dessication des embryons 5
a. Une vie fixée plutôt rare en milieu aérien chez les Animaux qui suppose une phase motile permettant l'accouplement ou des stratégies de rencontre intégrées dans un cycle parasitaire5
b. Une vie motile très fréquente permettant le rapprochement des partenaires sexuels (signaux visuels voire sonores, phéromones, parade nuptiale…) et un accouplement à l'origine d'une fécondation interne 6
c. Après la fécondation : une protection des œufs fécondés de la dessication en cas d'oviparité, ou une protection du développement dans l'organisme maternel (viviparité, ovoviviparité) 6
C. Une saisonnalité ou une cyclicité de la reproduction contrôlée par des facteurs environnementaux et/ou internes **7**
1. Un double contrôle environnemental et endogène : le cas de la Moule et du Cerf ou du Bouc 7
a. Un contrôle saisonnier (puis endogène) lié à la disponibilité en nourriture : le cas de la Moule 7
b. Un contrôle saisonnier (puis endogène) lié à la photopériode : le cas de certains Mammifères (Cerf, Bouc…) 7
2. Une cyclicité d'origine purement endogène : le cas de certains Mammifères (Homme, Vache…) 8
D. Une reproduction sexuée avec allofécondation dominante malgré l'existence d'autres modalités dans le règne animal **10**
1. Le cas général dans la reproduction animale : gonochorisme, reproduction sexuée complète (méiose + fécondation), cycle monogénétique diplophasique, allofécondation 10
2. La possibilité de variations à ce modèle dans le monde animal 10
a. La possibilité d'un hermaphrodisme, permanent ou modifiable, chez quelques taxons 10
b. La possibilité d'une autofécondation (rare) chez quelques taxons 10
c. La possibilité d'une multiplication asexuée chez quelques taxons 10
d. La possibilité d'une parthénogenèse chez quelques taxons 10

II. Les gamètes animaux, des cellules haploïdes spécialisées produites par gamétogenèse (exemple des Mammifères) 11
A. Les Animaux, des organismes anisogames et oogames : les gamètes animaux 11
1. Le spermatozoïde des Mammifères, gamète mâle : une cellule haploïde profilée et motile 11
2. L'ovocyte II des Mammifères, gamète femelle : une cellule haploïde non motile, polarisée, volumineuse, contenant quelques réserves 13
a. Un ovocyte secondaire bloqué en métaphase II et non motile 13
b. Un gamète entouré d'une zone pellucide 13
c. Un ovocyte entouré d'une *corona radiata* 13
d. Un gamète comprenant quelques réserves vitellines et ribonucléoprotéiques selon une répartition polarisée (gradients) 14
e. Une présence corticale de mitochondries et de granules corticaux 14
B. Des gamètes produits par gamétogenèse : le cas des Mammifères [limite programme, mais utile pour les TP] 14
1. La gamétogenèse, une étape qui comprend une prolifération mitotique des cellules germinales, leur accroissement et une maturation avec méiose 14
2. Les modalités de la spermatogenèse 15
a. Un processus qui se déroule dans les tubes séminifères 15
b. Un processus testostérone-dépendant et continu qui se déroule de la puberté à la mort 16
c. Un processus en plusieurs étapes 16
α. La multiplication mitotique des spermatogonies, un processus qui entretient le stock de cellules germinales 16
β. L'accroissement et la maturation des cellules : l'engagement dans la méiose et la réalisation de la méiose produisant des spermatides 17
γ. La spermiogénèse, différenciation des spermatides en spermatozoïdes 18
δ. Et après la spermatogenèse ? Quelques remarques sur le devenir des spermatozoïdes 20
i. Le transit dans les voies génitales masculines puis féminines 20
ii. L'acquisition de la motilité et du pouvoir fécondant 21
➢ L'acquisition de la motilité des spermatozoïdes 21
➢ L'acquisition du pouvoir fécondant des spermatozoïdes 21
d. Un processus qui fait intervenir les cellules de SERTOLI (= cellules de soutien, cellules nourricières), des cellules épithéliales aux fonctions variées 21
3. Les modalités de l'ovogenèse et l'évolution folliculaire 22
a. La production de gamètes femelles ou ovogenèse 22
α. La multiplication mitotique des cellules germinales femelle (ovogonies) lors du développement embryonnaire 22
β. Un accroissement caractérisé par une accumulation de réserves, une entrée précoce en méiose et un blocage en prophase I de méiose (stade diplotène) 22
γ. Une maturation caractérisée par le déroulement de la méiose I et de la méiose II jusqu'en métaphase aboutissant au gamète femelle (et à un 1er globule polaire) 23
δ. Une maturation qui s'achève lors de la fécondation avec la fin de la méiose II produisant un ovotide (et un 2nd globule polaire), la méiose étant asymétrique 23
b. L'évolution des follicules ovariens au cours du cycle menstruel 23
α. La notion de follicule ovarien (et de corps jaune) 23
β. La notion de cycle menstruel ovarien : phase folliculaire, ovulation, phase lutéale 24
γ. L'évolution des follicules jusqu'à maturité (folliculogenèse) puis l'évolution du corps jaune 24
i. En amont du cycle : transformation de follicules primordiaux en follicules cavitaires (follicules III) 24
ii. Lors de la phase folliculaire du cycle : poursuite de la croissance folliculaire et sélection d'un follicule dominant unique qui poursuit sa maturation en follicule de DE GRAAF 25
iii. La libération de l'ovocyte II et de la *corona radiata* lors de l'ovulation 26
iv. Lors de la phase lutéale du cycle : l'évolution du follicule rompu en corps jaune qui croît puis dégénère 26
v. Bilan structural 26

III. Les gamètes animaux, des cellules qui subissent la fécondation aboutissant à la formation d'un zygote diploïde : l'exemple des Mammifères 28
A. Un rapprochement des gamètes mobilisant les appareils reproducteurs 28
1. La notion d'appareil reproducteur 28
2. L'appareil reproducteur mâle 28
a. Les gonades mâles ou testicules : lieu de production des spermatozoïdes (activité gamétogénétique) et de la testostérone (activité endocrine) 28
b. Les voies génitales mâles ou voies spermatiques : lieu de transit des spermatozoïdes jusqu'à l'extérieur du corps 30
c. Les glandes annexes : lieu de production du liquide séminal 30
d. Le pénis : organe de la copulation 30
3. L'appareil reproducteur femelle 31
a. Les gonades femelles ou ovaires : lieu de production des ovocytes II (activité gamétogénétique) et des hormones sexuelles femelles (œstrogènes, progestérone : activité endocrine) 31
b. Les voies génitales femelles : lieux de transit des gamètes, de la fécondation et du développement embryonnaire (et fœtal) 32
c. Le vagin et la vulve, organes de la copulation 33
4. Un rapprochement des gamètes permis par la copulation 34
B. Maturation, acquisition du pouvoir fécondant et sélection des spermatozoïdes : des processus liés au déplacement dans les voies génitales mâles et femelles 34
1. L'acquisition progressive de la motilité des spermatozoïdes dans l'épididyme 34
2. L'acquisition du pouvoir fécondant des spermatozoïdes 34
3. Le cheminement et la sélection des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles 34
C. Des gamètes au zygote : la fécondation 35
1. Le franchissement de la *corona radiata* et la reconnaissance entre spermatozoïde et ovocyte II 35
2. Les modalités et étapes de la fécondation : un processus séquentiel 37
3. Les conséquences de la fécondation 38
a. Des conséquences génétiques : rôle diversificateur, rôle stabilisateur (rétablissement de la diploïdie, maintien du caryotype de l'espèce), empreinte parentale 38
b. Déblocage de la méiose II de l'ovocyte II 39
c. Blocage de la polyspermie 39
d. Une asymétrie de contribution des gamètes à la formation du zygote 39
D. Quelques remarques sur les événements post-fécondation chez l'Homme [*pour information ?*] 39
1. Migration et implantation de l'embryon (nidation) 40
2. Un maintien en place du corps jaune grâce à la production d'hCG 40

Bilan (centré sur les gamètes de Mammifères) 40
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 41
Références 41
Plan du chapitre 42
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan) 44
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan) 44

Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. Panorama des modalités de la reproduction animale 2
A. Une reproduction sexuée qui s'inscrit dans un cycle de développement diphasique monogénétique diplophasique 2
B. Une rencontre des gamètes interne ou externe souvent en lien avec le milieu et le mode de vie 3
1. Vie fixée, mobilité, motilité : éléments de vocabulaire 3
2. Le milieu aquatique : un milieu dense et porteur où la fécondation est souvent externe (= dans le milieu de vie) 3
3. Le milieu aérien : un milieu peu dense, peu porteur et surtout desséchant qui impose une fréquente fécondation interne et des stratégies limitant la dessication des embryons 5
C. Une saisonnalité ou une cyclicité de la reproduction contrôlée par des facteurs environnementaux et/ou internes 7
1. Un double contrôle environnemental et endogène : le cas de la Moule et du Cerf ou du Bouc 7
2. Une cyclicité d'origine purement endogène : le cas de certains Mammifères (Homme, Vache…) 8
D. Une reproduction sexuée avec allofécondation dominante malgré l'existence d'autres modalités dans le règne animal 10
1. Le cas général dans la reproduction animale : gonochorisme, reproduction sexuée complète (méiose + fécondation), cycle monogénétique diplophasique, allofécondation 10
2. La possibilité de variations à ce modèle dans le monde animal 10

II. Les gamètes animaux, des cellules haploïdes spécialisées produites par gamétogenèse (exemple des Mammifères) 11
A. Les Animaux, des organismes anisogames et oogames : les gamètes animaux 11
1. Le spermatozoïde des Mammifères, gamète mâle : une cellule haploïde profilée et motile 11
2. L'ovocyte II des Mammifères, gamète femelle : une cellule haploïde non motile, polarisée, volumineuse, contenant quelques réserves 13
B. Des gamètes produits par gamétogenèse : le cas des Mammifères [limite programme, mais utile pour les TP] 14
1. La gamétogenèse, une étape qui comprend une prolifération mitotique des cellules germinales, leur accroissement et une maturation avec méiose 14
2. Les modalités de la spermatogenèse 15
3. Les modalités de l'ovogenèse et l'évolution folliculaire 22

III. Les gamètes animaux, des cellules qui subissent la fécondation aboutissant à la formation d'un zygote diploïde : l'exemple des Mammifères 28
A. Un rapprochement des gamètes mobilisant les appareils reproducteurs 28
1. La notion d'appareil reproducteur 28
2. L'appareil reproducteur mâle 28
3. L'appareil reproducteur femelle 31
4. Un rapprochement des gamètes permis par la copulation 34
B. Maturation, acquisition du pouvoir fécondant et sélection des spermatozoïdes : des processus liés au déplacement dans les voies génitales mâles et femelles 34
1. L'acquisition progressive de la motilité des spermatozoïdes dans l'épididyme 34
2. L'acquisition du pouvoir fécondant des spermatozoïdes 34
3. Le cheminement et la sélection des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles 34
C. Des gamètes au zygote : la fécondation 35
1. Le franchissement de la *corona radiata* et la reconnaissance entre spermatozoïde et ovocyte II 35
2. Les modalités et étapes de la fécondation : un processus séquentiel 37
3. Les conséquences de la fécondation 38
D. Quelques remarques sur les événements post-fécondation chez l'Homme [*pour information ?*] 39
1. Migration et implantation de l'embryon (nidation) 40
2. Un maintien en place du corps jaune grâce à la production d'hCG 40

Bilan (centré sur les gamètes de Mammifères) 40
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 41
Références 41
Plan du chapitre 42
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan) 44
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan) 44

Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan)

Objectifs : extraits du programme 1
Introduction 1

I. Panorama des modalités de la reproduction animale 2
A. Une reproduction sexuée qui s'inscrit dans un cycle de développement diphasique monogénétique diplophasique 2
B. Une rencontre des gamètes interne ou externe souvent en lien avec le milieu et le mode de vie 3
C. Une saisonnalité ou une cyclicité de la reproduction contrôlée par des facteurs environnementaux et/ou internes 7
D. Une reproduction sexuée avec allofécondation dominante malgré l'existence d'autres modalités dans le règne animal 10

II. Les gamètes animaux, des cellules haploïdes spécialisées produites par gamétogenèse (exemple des Mammifères) 11
A. Les Animaux, des organismes anisogames et oogames : les gamètes animaux 11
B. Des gamètes produits par gamétogenèse : le cas des Mammifères [limite programme, mais utile pour les TP] 14

III. Les gamètes animaux, des cellules qui subissent la fécondation aboutissant à la formation d'un zygote diploïde : l'exemple des Mammifères 28
A. Un rapprochement des gamètes mobilisant les appareils reproducteurs 28
B. Maturation, acquisition du pouvoir fécondant et sélection des spermatozoïdes : des processus liés au déplacement dans les voies génitales mâles et femelles 34
C. Des gamètes au zygote : la fécondation 35
D. Quelques remarques sur les événements post-fécondation chez l'Homme [*pour information ?*] 39

Bilan (centré sur les gamètes de Mammifères) 40
Pour faire une fiche de révision : quelques pistes 41
Références 41
Plan du chapitre 42
Plan simplifié du chapitre (3 niveaux de plan) 44
Plan très simplifié du chapitre (2 niveaux de plan) 44

© Tanguy JEAN. Les textes et les figures originales sont la propriété de l'auteur. Les figures extraites d'autres sources restent évidemment la propriété des auteurs ou éditeurs originaux.
Document produit en octobre-novembre 2019 • Dernière actualisation : mai 2020.
Très librement inspiré d'un cours produit en ATS Bio
Contact : Tanguy.Jean4@gmail.com
Adresse de téléchargement : https://www.svt-tanguy-jean.com/

Ces données sont placées sous licence *Creative Commons Attribution – Pas d'Utilisation commerciale 4.0 CC BY NC* qui autorise la reproduction et la diffusion du document, à condition d'en citer explicitement la source et de ne pas en faire d'utilisation commerciale.