

Spermatozoïdes et phylogenèse chez les Garypides (Arachnida, Pseudoscorpions)

par Giuliano CALLAINI et Romano DALLAI*

Résumé

L'étude comparative de la structure des spermatozoïdes chez quatre espèces de Pseudoscorpions a permis d'intéressantes considérations concernant la phylogenèse de la superfamille des Garypides. La structure 9+2 de l'axe flagellaire de *Garypinus dimidiatus* paraît le modèle le plus primitif, tandis que la structure 9+9+2 de *Calocheiridius olivieri*, *Garypus levantinus*, *Geogarypus nigrimanus* serait une acquisition plus récente. De plus, le spermatozoïde du *Geogarypus*, avec un petit axonème et un acrosome géant, peut indiquer une tendance évolutive en direction de l'aflagellarité.

Summary

The comparative analysis of the sperm structure in four Pseudoscorpion species was utilized for phylogenetic considerations in the Garypid superfamily. *Garypinus dimidiatus* spermatozoon shows a simple 9+2 axonemal model while *Calocheiridius olivieri*, *Garypus levantinus* and *Geogarypus nigrimanus* have a 9+9+2, which may be considered a more recent acquisition. In addition to this character, *Geogarypus* spermatozoa have a very short axoneme and, by contrast, a giant acrosome. This might suggest a tendency toward aflagellarity in the group.

* Istituto di Zoologia dell'Università di Siena, Via Mattioli, 4, 53100 Siena (Italia).

Chez les Pseudoscorpions, la reproduction s'accomplit par le transfert indirect des spermatozoïdes contenus dans des spermatophores pédonculés. A la fin d'un comportement sexuel, qui montre une évolution dans un sens systématique défini (WEIGOLDT, 1966), le mâle dépose une goutte de liquide spermatique au-dessus d'une tige. Dans ces structures, appelées spermatophores, les spermatozoïdes sont enroulés de manière à former un kyste, qui les protège contre la déshydratation pendant l'intervalle entre leur dépôt et leur réception par la femelle. Chez les Pseudoscorpions, la spermatogenèse a été étudiée à l'aide du microscope photonique par SOKOLOV (1926), NESTER (1932), KANWAR (1965, 1968), KANWAR & KANWAR (1968), mais c'est seulement par l'utilisation de la microscopie électronique qu'on a compris l'organisation générale du spermatozoïde mûr dans les espèces *Hysterochelifer meridianus* (TUZET, MANIER & BOISSIN, 1966; BOISSIN, 1970), *Garypus beauvoisi* (BOISSIN, 1974) et *Chthonius ischnocheles* (LEGG, 1973).

Matériel et méthodes

L'appareil génital des mâles de quatre espèces, appartenant à la superfamille Garypides, a été disséqué et fixé 1 heure au paraformaldéhyde à 2,5% additionné de saccharose à 4% dans le tampon cacodilate pH 7,2, 0,1 M, puis 1 heure au tétr oxyde d'osmium à 2% dans le même tampon. Après inclusion à l'Epon, les coupes, réalisées avec un microtome LKB et montées sur des grilles, sont contrastées à l'acétate d'uranyle et au citrate de plomb. Enfin elles ont été observées au microscope électronique à transmission Philips EM 301 de l'Institut de Zoologie de l'université de Sienne.

Les espèces utilisées dans ce travail et les localités de récolte sont :

Olpiidae

Olpiinae: *Calocheiridius olivieri* (Simon) (Sardegna)

Garypininae: *Garypinus dimidiatus* (L. Koch) (Marettimo, Isole Egadi)

Garypidae

Garypinae: *Garypus levantinus* Navas (Sardegna)

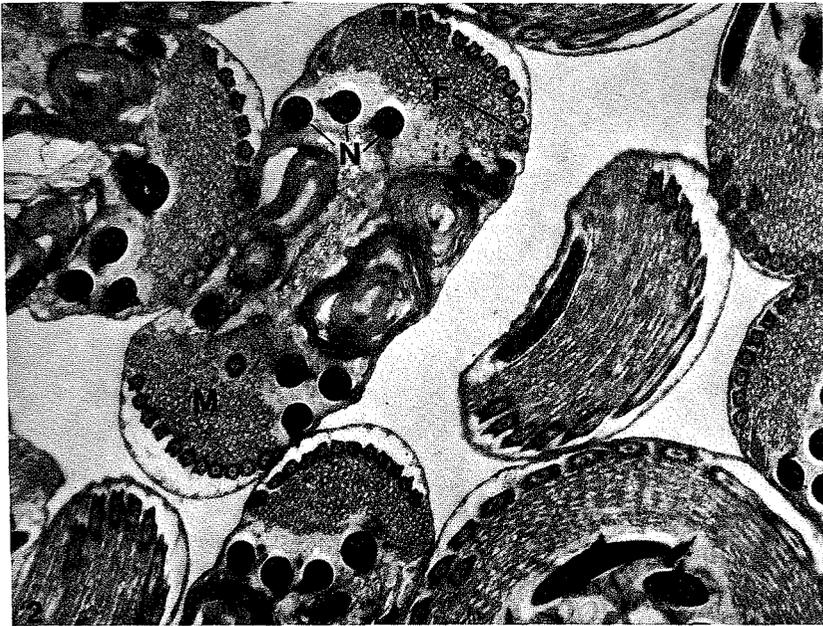
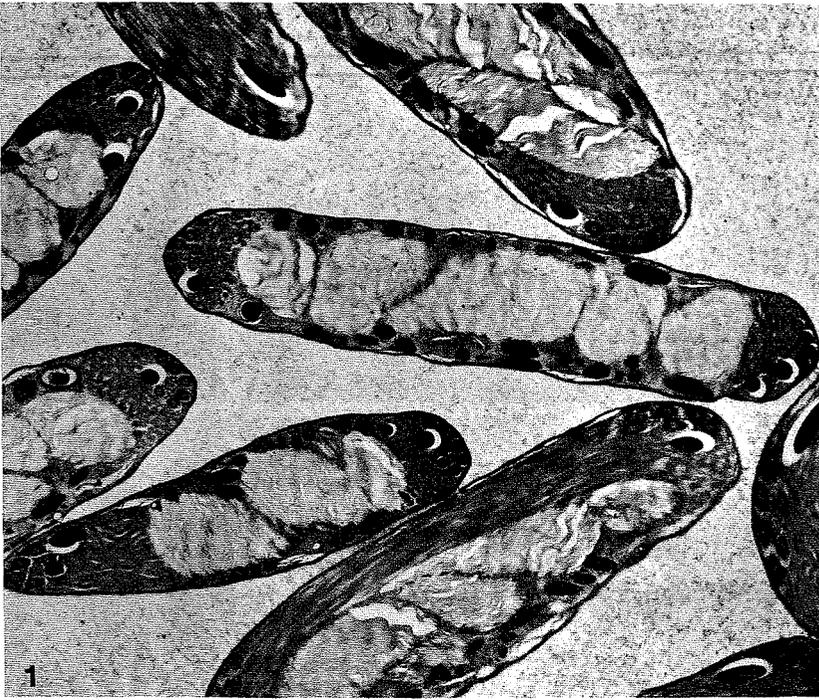
Geogarypinae: *Geogarypus nigrimanus* (Simon) (Montecristo, Arcipelago Toscano)

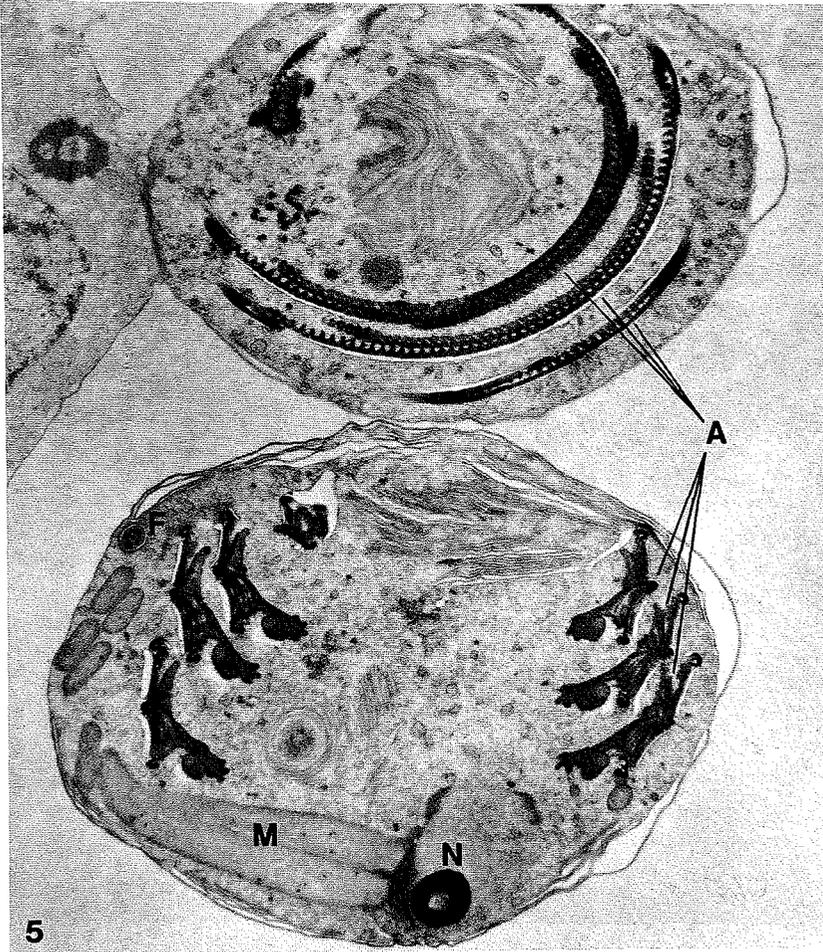
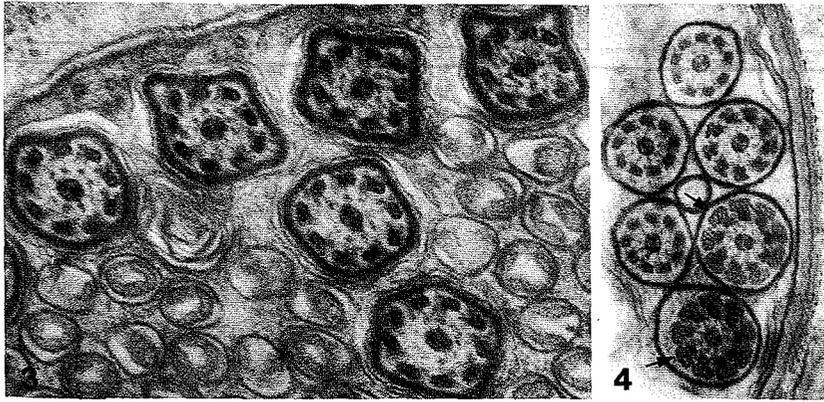
Résultats

Les spermatozoïdes mûrs de *Calocheiridius olivieri*, *Garypinus dimidiatus* et *Garypus levantinus* présentent la même structure fondamentale. Ils sont composés de quatre parties: un acrosome, un noyau très allongé, un axe flagellaire et des mitochondries longues et minces. Toutes ces structures sont enroulées à l'intérieur d'un kyste rond plus ou moins régulier. L'acrosome est composé de trois parties: une par-

Figure 1. — Coupe au niveau du canal déférent de *Calocheiridium olivieri*, montrant plusieurs spermatozoïdes très aplatis ($\times 4000$).

Figure 2. — Spermatozoïdes de *Garypinus dimidiatus*. Dans chaque cellule, l'acrosome (A), le noyau (N), le flagelle (F) et les mitochondries (M) forment de nombreuses spires autour de la région centrale où sont logées des formations lamellées ($\times 6000$).





tie basale enroulée autour du noyau, appelée par BOISSIN (1970) «formation spiralee», une baguette acrosomiale ou perforatorium et, enfin, une partie distale qui peut montrer de petites variations entre les espèces examinées.

Chez *Calocheiridius*, le kyste a une forme elliptique (pl. I, fig. 1) avec un diamètre maximum de 14 à 18 μ , tandis que chez *Garypinus* (pl. I, fig. 2) il a un diamètre de 8 à 10 μ . Toutefois, l'axe flagellaire a la même longueur pour les deux espèces et mesure de 300 à 400 μ . Le kyste de *Garypus* est plus petit et arrondi, avec un diamètre de 4 à 6 μ et le flagelle mesure 90 μ environ. *Geogarypus* (pl. II, fig. 5) montre aussi un spermatozoïde enroulé dans un kyste rond de 7 μ de diamètre, mais ses constituants ont un aspect très différent de ceux des autres Pseudoscorpions. En effet, le noyau, les mitochondries, le flagelle et la partie proximale de l'acrosome, que nous voyons enroulés autour du noyau dans les autres espèces, sont peu développés. La partie distale de l'acrosome est, au contraire, très évidente et complexe. Cette structure est le résultat d'une intense activité de l'appareil de Golgi qui, après avoir donné naissance à la partie basale de l'acrosome comme dans les autres espèces, continue son action en produisant du matériel filamenteux. Celui-ci s'organise de manière à former la structure originale qu'on peut observer pendant le stade final de la spermiogénèse. En coupe transversale, la structure acrosomiale, qui décrit trois tours de spire dans la cellule enkystée, rappelle le toit d'une pagode. En coupe longitudinale, on observe de petits arcs disposés l'un après l'autre.

Un autre point très intéressant à considérer dans la superfamille Garypides est le modèle axonémal. L'ultrastructure de l'axe flagellaire du spermatozoïde de *Garypinus dimidiatus* correspond au schéma général présent dans la plupart des espèces du règne animal (pl. II, fig. 3). En coupe transversale, on peut voir 9 doublets périphériques formés par deux sous-fibres: la sous-fibre A et la sous-fibre B. La sous-fibre A, plus petite, porte deux bras orientés dans la même direction. Au centre, il y a une paire de doublets. Chez *Calocheiridius*, *Garypus* et *Geogarypus*, à l'extérieur des 9 doublets, dans la région proximale de l'axonème, sont apposés 9 groupes de fibrilles périphériques, qui sont disposées de manière à former des structures accessoires (pl. II, fig. 4). Toutefois, dans le cas présent, on ne peut pas rapprocher cette structure du modèle 9+9+2 visible chez de nombreuses espèces d'insectes. En effet, chez les insectes, l'axonème est constitué par deux doublets centraux et 9 périphériques, à l'extérieur desquels sont situés 9 tubules qui prennent naissance à partir de la sous-fibre B. Chez les espèces de Pseudoscorpions examinés, nous ne pouvons pas parler de microtubules, mais de faisceaux de matériel opaque aux électrons, disposés de manière à former des structures en apparence régulières.

Figure 3. — Détail du spermatozoïde de *Garypinus dimidiatus* montrant la structure simple «9+2» de l'axonème ($\times 63000$).

Figure 4. — Chez *Garypus levantinus*, l'axonème, dans la région proximale (flèches), montre une structure complexe «9+9+2» ($\times 46000$).

Figure 5. — Coupe de deux spermatozoïdes de *Geogarypus nigrimanus*. L'acrosome géant (A) forme trois spires dans la cellule. Le noyau (N), les mitochondries (M) et le flagelle (F) sont très réduits ($\times 8000$).

Conclusions

La présence d'un complexe acrosomial géant n'est pas un fait fréquent dans le règne animal. On trouve des exemples d'espèces avec un acrosome très large dans beaucoup de groupes, apparemment sans relation claire avec la systématique des taxa. Par exemple, les *Nereis* parmi les Annélides (DEFRETIN & WISSOCQ, 1974), les *Haliothis* parmi les Mollusques (LEWIS & al., 1980), les *Machilis* (DALLAI, 1972) et *Gerris* (TANDLER & MORIBER, 1966) parmi les Insectes, montrent un grand acrosome. Toutefois, dans ce cas, l'acrosome ne prend jamais la structure très compliquée du *Geogarypus*. Chez les Arachnides, les Pseudoscorpions, les Uropyges, les Amblypyges, les Aranéides, n'ont pas seulement en commun la condition enkystée des spermatozoïdes, mais aussi une forme semblable de l'acrosome. C'est pourquoi ces caractéristiques peuvent être considérées comme synapomorphiques et peuvent indiquer une relation entre ces groupes. Toutefois, dans l'ordre des Pseudoscorpions, un acrosome géant paraît n'être présent que chez *Geogarypus*. Par conséquent, ce caractère ne donne aucune indication au point de vue phylogénétique. On peut remarquer d'intéressantes considérations lorsque nous comparons le développement des organites du spermatozoïde dans les différentes espèces, en particulier en ce qui concerne le noyau, l'acrosome et le flagelle. Cette analyse met en évidence que l'acrosome géant de *Geogarypus* correspond à la réduction extrême de la longueur du noyau et du flagelle. Ceci pourrait être seulement une simple coïncidence, mais on ne peut pas exclure que la réduction ne puisse être en relation avec une influence réciproque des constituants du spermatozoïde, qui réaliseraient une sorte de compensation pour obtenir une cellule efficiente quant à sa fonction. Probablement, la réduction de la longueur de l'axonème est en relation avec une mobilité inférieure et peut être considérée comme un signe d'une tendance évolutive en direction de l'acquisition d'un spermatozoïde aflagellé.

WEIGOLDT et PAULUS (1979) suggèrent, d'après de nombreuses données, l'existence d'une étroite affinité entre les Pseudoscorpions et les Solifuges. Récemment ALBERTI (1980a) a découvert un spermatozoïde aflagellé chez le Solifuge *Eusimonia mirabilis* et chez les Acarina Actinotrichida (1980b), en soutenant des affinités entre ces deux groupes. Toutefois, le spermatozoïde de *Geogarypus*, non encore aflagellé mais avec un court axonème et qui montre une faible mobilité, semble anticiper la condition aflagellée propre aux Solifuges.

Le dernier point très intéressant concernant la phylogenèse dans la superfamille Garypides est le modèle de l'axe flagellaire. Il n'y a pas de relation entre le modèle axonémal et les modes de dépôt des spermatophores. En effet, aussi bien les Chthoniidae et les Neobisiidae, qui montrent le mode de transfert du sperme le plus primitif (les spermatophores sont déposés en l'absence des femelles), que chez les Cheliferidae, qui ont un comportement sexuel très évolué, montrent le même modèle axonémal rapportable au 9+2. Cela suggère que ce modèle pourrait être considéré comme un caractère synapomorphique dans le groupe. Toutefois, nous avons vu que dans la superfamille Garypides, les Olpiinae, Garypinae et Geogarypinae montrent un modèle «9+9+2», tandis que seuls les Garypininae nous montrent le modèle 9+2.

Bien qu'il soit difficile de penser que le modèle «9+9+2», présent dans deux familles différentes, puisse être le résultat d'un phénomène d'évolution parallèle, nous ne pouvons pas exclure cette hypothèse. Toutefois, on peut aussi admettre deux

possibilités différentes pour expliquer ce fait. La première consiste à placer la sous-famille Garypininae dans une famille différente des Olpiidae, mais les données taxonomiques ne confirment pas cette hypothèse. L'autre consiste à considérer la spéciation dans la famille Olpiidae vers deux directions: la première aurait conduit au modèle 9+2 du *Garypinus*, la seconde au modèle «9+9+2» du *Calocheiridius*. Le modèle de la famille Garypidae serait dérivé de ce dernier modèle. Donc la famille Garypidae aurait une origine plus récente que la famille Olpiidae et semblerait dérivée d'un ancêtre très proche de la sous-famille Olpiinae.

Une étude des autres genres de la famille Olpiidae, surtout des espèces qui se trouvent dans les régions extraeuropéennes (Afrique et Amérique du sud) pourrait apporter des données nouvelles et très intéressantes pour la phylogénèse dans la famille et dans le groupe entier.

Bibliographie

- ALBERTI, G., 1980a. — Zur Feinstruktur der Hodenepithels und der Spermien von *Eusimonia mirabilis* Roewer 1934 (Solifugae, Arachnida). — *Zool. Anz., Jena*, **204** : 345-352.
- ALBERTI, G., 1980b. — Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. — *Zool. Jb. Anat.*, **104** : 144-203.
- BOISSIN, L., 1970. — Gametogenèse au cours du développement postembryonnaire et biologie de la reproduction chez *Hysterochelifer meridianus* (L. Koch) (Arachnides, Pseudoscorpions). *Thèse*, 210 pp.
- BOISSIN, L., 1974. — Etude ultrastructurale de la spermiogenèse de *Garypus beauvoisi* (Sav.) (Arachnides, Pseudoscorpions). — *Arch. Zool. exp. gén.*, **115** : 169-184.
- DALLAI, R., 1972. — The Arthropod Spermatozoon. 17. *Machilis distincta* Janetsch (Insecta Thysanura). — *Monitore Zool. Ital.*, (N.S.), **6** : 37-61.
- DEFRETIN, R. & WISSOCQ, J.C., 1974. — Le spermatozoïde de *Nereis irrorata* Malmgren (Annélide Polychète). — *J. Ultrastruct. Res.*, **47** : 196-213.
- KANWAR, U., 1965. — The sperms of Arachnida. — *Res. Bull. Panjab. Univ.* (N.S.), **16** : 363-365.
- KANWAR, U., 1968. — Origin of the spiral thread in the pseudoscorpion sperm. — *Microscope*, **16** : 369-371.
- KANWAR, K.C. & KANWAR, U., 1968. — «Flagellate non-flagellate» pseudoscorpion sperm. — *Microscope*, **16** : 373-375.
- LEGG, G., 1973. — The structure of encysted sperm of some British Pseudoscorpiones (Arachnida). — *J. Zool., London*, **170** : 429-440.
- LEWIS, C.A., LEIGHTON, D.L. & VACQUIER, V.D., 1980. — Morphology of Abalone Spermatozoa before and after the Acrosome Reaction. — *J. Ultrastruct. Res.*, **72** : 39-46.
- NESTER, H.G., 1932. — Some cytoplasmic structures in the male reproductive cells of a Pseudoscorpion (*Chelanops corticis*). — *J. Morphol.*, **53** : 97-119.

- SOKOLOW, I., 1926. — Untersuchungen über die Spermatogenese bei den Arachniden. II. Über die Spermatogenese der Pseudoscorpione. — *Z. Zellforsch. mikr. Anat.*, **3** : 615-681.
- TANDLER, B. & MORIBER, L.G., 1966. — Microtubular structures associated with the acrosome during spermiogenesis in the Water-Strider *Gerris remigis* (Say). — *J. Ultrastruct. Res.*, **14** : 391-404.
- TUZET, O., MANIER, J.F. & BOISSIN, L., 1966. — Etude du spermatozoïde mûr enkysté d'*Hysterochelifer meridianus* (L. Koch) (Arachnide, Pseudoscorpion, Cheliferidae). — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **262** : 376-378.
- WEIGOLDT, P., 1966. — Vergleichende Untersuchungen zur Fortpflanzungsbiologie der Pseudoscorpione. Beobachtungen über das Verhalten, die Samenübertragungsweise und die Spermatophoren einiger einheimischer Arten. — *Z. Morphol. Okol. Tiere*, **56** : 39-92.
- WEIGOLDT, P. & PAULUS, H.F., 1979. — Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. — *Z. Zool. Syst. Evolut.-forsch.*, **17** : 177-200.