

a produit les avalanches de 1929-1932, a dû durer entre quatre et sept jours, ce qui signifie que le magma est monté à des vitesses de l'ordre du centimètre par seconde.

Finalement, la reproduction des caractéristiques des microlithes des magmas à l'origine des nuées ardentes de 1902 suggère que le magma est monté en moins de quatre jours, avant de stationner entre 4 et 15 jours à moins de 300 mètres sous le dôme. L'essentiel de la cristallisation s'est accompli pendant ce palier.

Une vision plus claire des scénarios éruptifs possibles à la montagne Pelée se dégage de tout cela. Quand l'ascension du magma dure plusieurs jours, le dégazage a le temps de se faire et le volcan ne monte pas en pression. Dans une telle situation, la présence au sommet du volcan d'un dôme imposant réduit encore les risques : en s'opposant de par son poids à l'ascension du magma, il allonge le temps de dégazage. Le potentiel explosif de la montagne Pelée est alors faible : le risque le plus grand est celui d'un effroulement du dôme, qui entraînerait des nuées ardentes d'avalanches, du type de celles de 1929-1932.

Si, en revanche, le magma accomplit son ascension en moins de quatre jours sans avoir le temps de cristalliser, et qu'il stationne ensuite assez longtemps sous le dôme, les microlithes ont le temps de nucléer massivement près de la surface. Le volume nécessaire à la croissance de ces cristaux n'étant plus disponible pour l'expansion des gaz, ces derniers restent fortement comprimés sous le bouchon cristallin. Tout dépend alors de la masse du dôme qui les surmonte.

Si cette masse est telle qu'il peut résister à la pression, la colonne magmatique a le temps de dégazer ; le seuil de résistance du magma et du bouchon cristallin, puis de la lave durcie qui obstrue le haut de la cheminée du volcan, ne sera pas atteint. Si, en revanche, le dôme est petit et jeune, ce seuil sera atteint, et une brusque détente des gaz pulvérisera le haut de la colonne magmatique. Le volcan éjectera alors brutalement un mélange de gaz et de cendres chauds, et les pentes du volcan seront dévastées par une nuée ardente abrasive et turbulente. C'est ce qui s'est produit le 8 mai 1902.

Nous ne sommes pas les seuls à relier les nuées ardentes dangereuses de la mon-

tagne Pelée à l'ascension du magma. Réexploitant des informations glanées dans diverses parties des deux livres publiés par Lacroix sur la montagne Pelée, Jean-Claude Tanguy, de l'Institut de physique du Globe de Paris, a reconstitué la taille du cratère, le volume du dôme qui le recouvrait, celui de matériel volatilisé... Il a en particulier établi qu'au cours des semaines ayant précédé la catastrophe, le dôme grossissait de 28 à 38 mètres cubes par seconde, ce qui a produit un volume pulvérisable de 17 à 20 millions de mètres cubes le jour de la catastrophe. Mais cette croissance indique surtout un flux considérable de magma, manifestement bloqué par la présence (insuffisante) du dôme.

De quel style sera la prochaine éruption ?

En l'an 1300, il est probable qu'aucun dôme important n'était présent, de sorte que quand la partie superficielle de la cheminée volcanique a cédé, une vidange complète du réservoir magmatique a pu se faire en quelques heures, sous la forme d'une éruption plinienne. *A priori*, le même phénomène aurait pu se produire après le 8 mai 1902, puisque l'éruption a encore duré jusqu'en octobre après être passée par une nouvelle phase paroxystique accompagnée de nouvelles nuées ardentes péleennes en août 1902.

Si l'on résume les résultats de ces études, l'origine des violentes nuées ardentes péleennes tient en trois principaux points :

- une ascension du magma trop rapide pour que la cristallisation dans le conduit volcanique ait le temps de se produire ;
- un stationnement du magma sous le dôme, où se produit alors une cristallisation massive qui piège les gaz volcaniques ;
- le poids du dôme ne suffisant pas à contenir la pression accumulée des gaz, le système se détend brutalement.

La validation de ce scénario par nos expériences en autoclave représente une avancée décisive dans la compréhension des processus magmatiques responsables des éruptions volcaniques. De quel style sera la prochaine éruption de la montagne Pelée ? Pour le déterminer, il faudra trouver le moyen d'estimer les vitesses d'ascension du magma dans la cheminée. À l'aide de capteurs sismiques détectant des signaux liés aux mouvements du magma, ou encore de capteurs géochimiques percevant les évolutions du dégazage ? ■

STYLE ÉRUPTIF PÉLÉEN

L'ascension du magma se produit en un à quatre jours sans cristallisation, mais elle est suivie d'un long palier durant lequel une cristallisation massive empêche le magma de dégazer. Le volcan monte en pression puis explose.

STYLE ÉRUPTIF PLINIEN

L'ascension du magma se déroule en moins d'un jour sans cristallisation. La décompression rapide du gaz volcanique provoque la fragmentation explosive du magma et une éruption cataclysmique du volcan.

STYLE ÉRUPTIF MERAPI

L'ascension du magma se produit en plus de sept jours, et s'accompagne d'une cristallisation qui rend visqueuses les laves produites. Cela entraîne la croissance lente d'un dôme dont le gaz s'est échappé.

5. LA MONTAGNE PELÉE A CONNU
trois types d'éruptions magmatiques : des éruptions péleennes, pliniennes et de type Merapi. Ces régimes différents sont liés à la vitesse d'ascension du magma dans le conduit volcanique et au temps qu'il y passe. Ces deux paramètres jouent un rôle clef dans le dégazage du magma et déterminent ainsi le potentiel explosif du volcan martiniquais.

PLS439

Pourquoi les spermatozoïdes et les ovules sont-ils si variés ? Les biologistes commencent à décrypter les mécanismes qui favorisent cette diversité.



Spermatozoïdes une étonnante diversité

Oufs au petit déjeuner, promenade dans un parc floral où butinent des abeilles, baignade dans l'océan où partout frayent des animaux à fécondation externe, tels les oursins et les ormeaux... Que nous le voulions ou non, nous sommes cernés de spermatozoïdes et d'ovules. Et pour cause : la reproduction sexuée est omniprésente dans le monde animal ou végétal. En particulier, plus de 90 pour cent des vertébrés se reproduisent par voie sexuée. En fait, ce type de reproduction est un moteur essentiel de la diversification des organismes au fil de leur évolution. Les pressions de sélection sexuelle favorisent l'émergence de multiples stratégies reproductives qui, aux côtés de la sélection naturelle, augmentent la biodiversité. Cela se traduit notamment par une grande variabilité des gamètes – les cellules reproductrices – d'une espèce à l'autre ou au sein d'une même espèce.

Depuis longtemps, les biologistes s'intéressent à la diversité des systèmes de reproduction et à l'influence de la sélection sexuelle sur l'évolution des espèces. En par-

L'ESSENTIEL

- Les cellules sexuelles – les gamètes – varient d'une espèce à l'autre ou au sein d'une espèce.
- Les gènes liés à la reproduction sont parmi les plus rapides à évoluer.
- Ces changements ont contribué à la formation de nouvelles espèces.
- L'étude des gamètes à l'aide des techniques de la génomique et de la protéomique aide à comprendre par quels mécanismes ils se sont diversifiés.

© Visuals Unlimited/Corbis

ticulier, avec les progrès de la génomique (l'étude des génomes) et de la protéomique (l'analyse de l'ensemble des protéines d'une cellule, d'un tissu ou d'un organisme), ils étudient depuis une dizaine d'années l'évolution du génome et des protéines produites par les gamètes, ainsi que la composition protéique du liquide séminal dans lequel se déplacent les spermatozoïdes. Ils ont ainsi observé que les gènes de la reproduction sont ceux qui évoluent et se diversifient le plus vite. Ils espèrent aussi, en repérant des protéines impliquées dans les interactions spermatozoïde-ovule et qui auraient coévolué, et en étudiant leur rôle dans la reproduction, préciser les mécanismes par lesquels la sélection sexuelle influe sur l'évolution.

Les questions sont nombreuses : pourquoi les caractéristiques de la reproduction sexuée évoluent-elles ? Pourquoi y a-t-il plus de spermatozoïdes que d'ovules ? Comment la multiplicité des partenaires sexuels agit-elle sur l'évolution des spermatozoïdes et des ovules ? Pourquoi une

telle diversité des gamètes ? Si l'on est encore loin de comprendre l'ensemble des mécanismes par lesquels la reproduction sexuée agit sur l'évolution, plusieurs pistes se dessinent. Ces recherches sont vastes et s'intéressent tant à l'anatomie et à la physiologie qu'aux comportements. Nous examinerons ici les hypothèses concernant la diversité des gamètes et de leurs modes d'interaction.

Chaque gamète contient la moitié de l'information génétique nécessaire pour engendrer un individu. Chez l'homme, un gamète comporte 23 chromosomes, dont l'un est le chromosome sexuel (chromosome X

dans les ovules et chromosome X ou Y dans les spermatozoïdes). Chez la mouche du vinaigre, *Drosophila melanogaster*, les spermatozoïdes et les ovules contiennent trois chromosomes non sexuels (dits autosomes) et un chromosome sexuel X ou Y, et c'est la proportion de chromosomes X par rapport aux chromosomes autosomes qui détermine le sexe de la progéniture. Spermatozoïdes et ovules ont donc, du point de vue de la transmission de l'information génétique, un rôle assez similaire. Néanmoins, ils diffèrent considérablement les uns des autres.

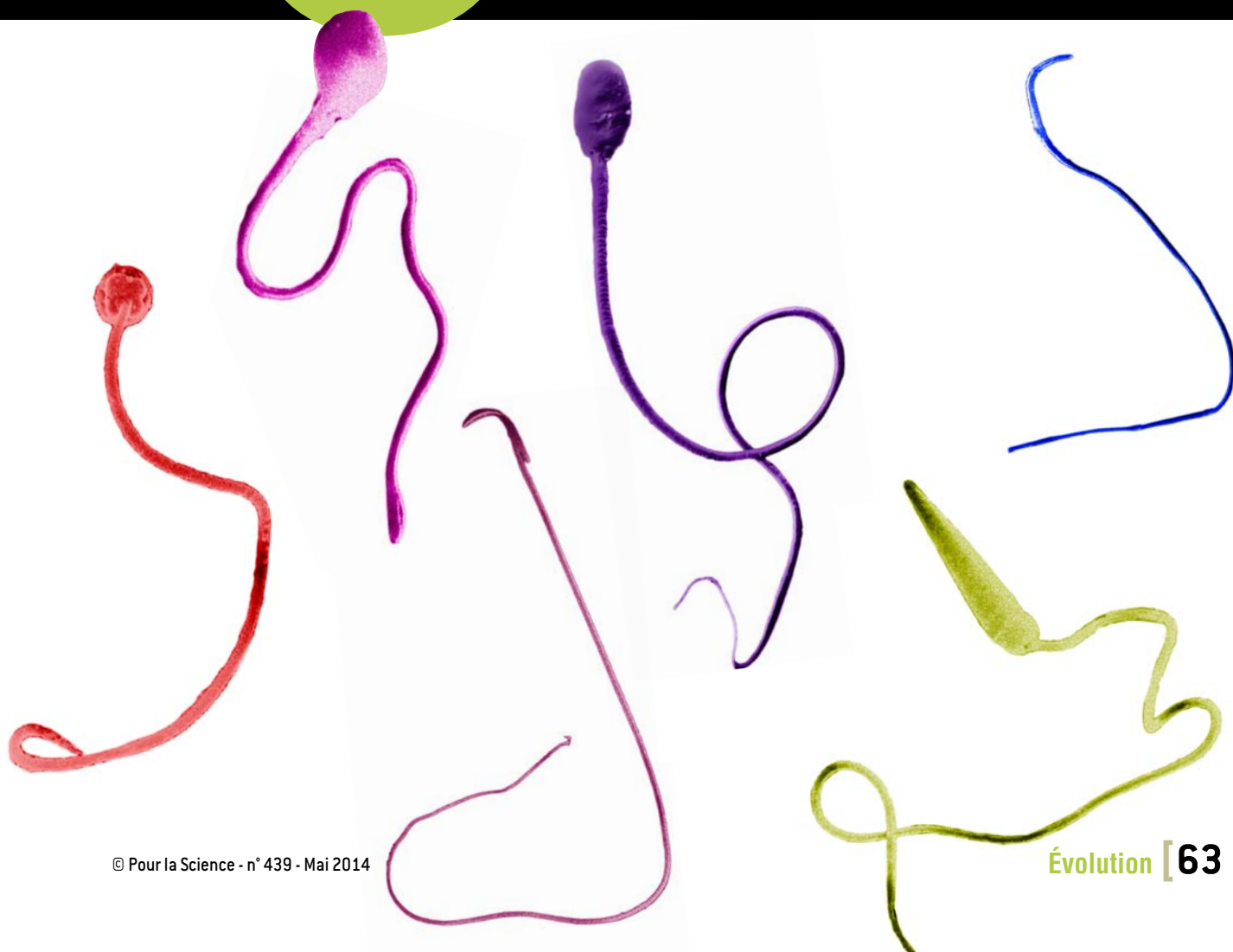
Un facteur pouvant influencer sur la dynamique d'une telle diversité est le milieu où

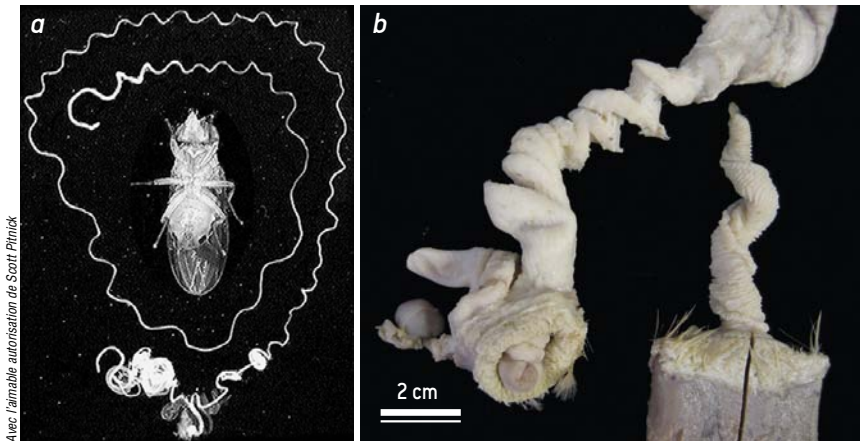
l'ovule est fécondé – à l'intérieur ou à l'extérieur du corps de la femelle. La fécondation interne, courante chez les mammifères, nécessite un moyen d'insémination par le mâle. En revanche, lors de la fécondation externe (ou frai chez les animaux), propre à de nombreux invertébrés marins et à

1. LES SPERMATOZOÏDES, comme les ovules, peuvent être très différents d'une espèce à une autre. De gauche à droite, observés en microscopie électronique à balayage (et en fausses couleurs), des spermatozoïdes de rhinocéros, d'oursin, d'humain, de rat, de panthère des neiges, d'étoile de mer et de rhéa, un oiseau proche de l'autruche.

et Ovules :

Katrina Claw





Avec l'aimable autorisation de Scott Pilnick

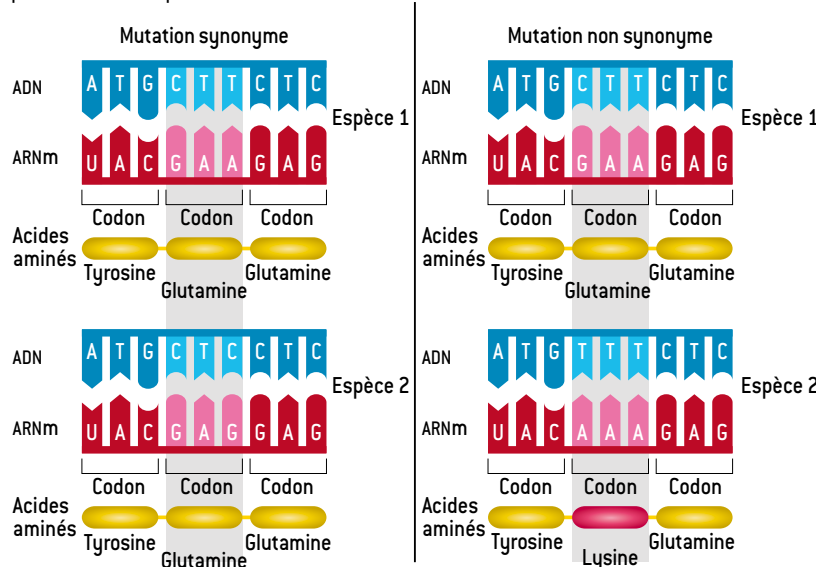
Avec l'aimable autorisation de Patricia Brennan

2. DEUX CARACTÈRES REPRODUCTEURS sélectionnés au fil de l'évolution. Le plus grand spermatozoïde connu (58 millimètres de longueur) est produit par la mouche des fruits *Drosophila bifurca* (a, une mouche *D. bifurca* mâle entourée de son testicule). Les voies génitales de la cane de Pékin (b, à gauche) ont une forme en hélice orientée dans le sens opposé de celui du pénis du mâle (b, à droite). La fécondation n'a lieu que si la femelle facilite la pénétration.

COMMENT ON MESURE L'ÉVOLUTION RAPIDE DES GÈNES

L'évolution rapide des gènes est détectée par l'analyse du nombre de mutations qui modifient la séquence des protéines codées. Les protéines sont constituées d'acides aminés, chacun codé dans les gènes par un ensemble de trois nucléotides (représentés ici par les lettres A, C, G, T) nommé codon. Copiée sous forme d'ARN messager (une molécule elle aussi constituée de nucléotides, notés A, C, G, U), l'information contenue dans les gènes est transportée jusqu'à la machinerie de production des protéines. Chaque codon de l'ARN messager impose l'acide aminé qui sera ajouté pour fabriquer la protéine correspondante.

Plusieurs codons peuvent coder un même acide aminé. Ainsi, si une erreur de copie modifie un nucléotide, elle n'entraîne pas toujours un changement de l'acide aminé (et donc de la protéine produite). Une mutation qui n'entraîne pas de modification de la protéine est dite synonyme (*ci-dessous à gauche*) : ici, le codon de l'ARN messager a été modifié de GAA en GAG, mais ces codons codent tous deux l'acide aminé glutamine, et la protéine reste inchangée. À l'inverse, une mutation qui entraîne une modification de la protéine est dite non synonyme (*ci-dessous à droite*) : ici, le codon GAA a été modifié en AAA, ce qui change l'acide aminé glutamine en lysine, et donc la protéine. L'évolution rapide est détectée en comparant, entre deux espèces, les nombres de modifications synonymes et non synonymes. Si leur rapport est inférieur à un, la protéine évolue rapidement.



certaines plantes, les ovules et les spermatozoïdes sont libérés dans l'environnement. Dans ce mode de fécondation, les gamètes développent des caractéristiques uniques pour leur protection et leur dispersion.

Que la fécondation soit interne ou externe, les différences observées sont de divers types. La plus flagrante concerne la taille et le nombre des gamètes. De façon générale, les femelles ne libèrent que quelques centaines d'ovules au cours de leur vie, tandis que les mâles produisent des spermatozoïdes en abondance. Un homme éjacule 200 à 500 millions de spermatozoïdes – un nombre modeste à côté des 8 milliards produits par le porc d'élevage en une seule émission ! L'ovule, en revanche, est plus volumineux que le spermatozoïde (8000 fois plus chez l'homme) : non seulement il présente plusieurs barrières le protégeant de la polyspermie (l'entrée de plusieurs spermatozoïdes dans l'ovule), mais il contient aussi des ressources nutritives pour la cellule née de la fusion des deux gamètes (le zygote).

Des gènes qui évoluent plus vite que les autres

D'une espèce à l'autre, on observe aussi une grande diversité de tailles et de formes des spermatozoïdes (voir la figure 1) et des ovules. Par exemple, l'un des plus grands spermatozoïdes (deux millimètres) est produit par... la mouche du vinaigre. Le record est détenu par une espèce apparentée, *Drosophila bifurca*, dont le spermatozoïde mesure 58 millimètres (voir la figure 2a). Le spermatozoïde de *D. bifurca* est 1000 fois plus long que celui de l'homme. Comment des spermatozoïdes et des ovules, impliqués dans la réalisation d'une fonction bien établie – la fécondation – ont-ils acquis une telle disparité de formes au cours de l'évolution ?

Les gamètes sont constitués de différentes molécules, dont les protéines codées par les gènes qui s'y expriment. Des modifications de ces protéines au fil du temps peuvent conduire à la séparation d'une population unique en deux espèces distinctes. Les protéines sont constituées d'acides aminés, chacun étant codé par une combinaison de trois nucléotides, les constituants des gènes. La modification d'un nucléotide peut suffire à changer l'acide aminé recruté et, par là même, la protéine synthétisée. Les gènes qui évoluent vite sont associés à des fréquences élevées de modification des acides aminés.

En 2002, une méta-analyse de Willie Swanson, de l'Université de Washington, et de Victor Vacquier, de l'Institut d'océanographie Scripps, aux États-Unis, a montré que les gènes de la reproduction figurent parmi ceux qui évoluent le plus vite dans le génome humain, avec ceux impliqués dans la réponse immunitaire. Avec les progrès du séquençage génomique, cette tendance a été observée dans une grande variété d'autres espèces, notamment des primates, des rongeurs, des mouches des fruits et des papillons.

Le laboratoire de W. Swanson, où je travaille depuis 2009, a ainsi montré que les gènes codant des protéines de la surface des spermatozoïdes et des ovules (des protéines qui pourraient être impliquées dans les interactions des gamètes) évoluent vite chez les ormeaux, des invertébrés marins du genre *Haliotis*.

Nous utilisons cet organisme pour étudier la spécificité de la fixation des spermatozoïdes sur les ovules. Il est particulièrement adapté pour cette problématique, car depuis longtemps, diverses espèces d'ormeaux vivent sur la côte Ouest des États-Unis, dans des zones qui se chevauchent. Or malgré cette promiscuité et des périodes de frai communes, très peu d'hybridations entre ces espèces ont été observées, ce qui suggère que l'interaction spermatozoïde-ovule est spécifique à chaque espèce d'ormeau.

Grâce à un test visant à détecter l'évolution rapide des gènes (voir l'encadré page ci-contre), nous avons observé que des mutations rapides ont conduit à la diversification extrême des gènes de la reproduction, même au sein d'espèces d'ormeaux étroitement apparentées. Nous avons aussi découvert qu'une protéine importante dans la formation du revêtement de l'ovule chez les primates évolue vite. Et d'autres études ont montré que nombre de protéines impliquées dans l'interaction des gamètes évoluent rapidement chez différentes espèces.

Pourquoi les gènes de la reproduction sont-ils si divers et évoluent-ils parfois beaucoup plus vite que ceux de l'immunité, pourtant soumis à une pression évolutive constante à cause des attaques microbiennes ? La réponse tient en partie à la multiplicité des stratégies d'accouplement mises en œuvre. Tout organisme qui se multiplie par reproduction sexuée a sa propre stratégie pour attirer le partenaire de sexe opposé. Les stratégies d'accouplement

■ L'AUTEUR



Katrina CLAW vient de soutenir sa thèse de doctorat dans le Département de sciences du génome de l'Université de Washington, aux États-Unis.

Article publié avec l'aimable autorisation de *American Scientist*.

peuvent faire intervenir des substances chimiques attractives émises par l'un des deux sexes, une coloration visible, une taille extrême, des vocalisations attirantes et de nombreuses autres spécificités. Chez les oiseaux jardiniers, le mâle construit un nid coloré décoré de cailloux, de fleurs et de brindilles ; l'araignée paon d'Australie, comme son homonyme, hérisse les extensions colorées de son abdomen et exécute une danse pour attirer des admiratrices ; la femelle porc-épic reçoit un jet d'urine de ses prétendants avant de choisir un partenaire... Ces stratégies ont évolué au fil du temps en un équilibre complexe qui inclut la survie jusqu'à l'âge adulte (l'âge de l'accouplement) et la capacité d'attirer un ou plusieurs partenaires.

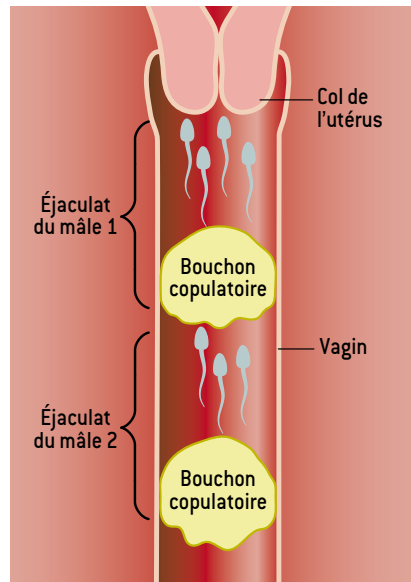
De fait, un trait bénéfique pour l'attraction du mâle peut ne pas l'être pour sa survie. Par exemple, le paon mâle exhibe des plumes colorées qui attirent la femelle paon, mais aussi... les prédateurs. Sa queue encombrante peut causer sa mort.

De plus, mâles et femelles n'ont pas toujours les mêmes intérêts. La femelle choisit les mâles pour engendrer les « meilleurs » descendants, tandis que le mâle tente d'avoir le plus grand nombre de descendants en inséminant le plus possible de femelles.

Plus de partenaires, plus d'évolution

Les gènes des deux sexes étant transmis sans distinction aux descendants, ces divergences d'intérêt pourraient conduire à une situation de conflit entre les gènes de reproduction mâles et femelles. Par exemple, chez les mâles, l'évolution peut favoriser une fusion plus efficace et plus rapide du spermatozoïde avec l'ovule, tandis que chez les femelles, elle peut contrebalancer ce gain d'efficacité des spermatozoïdes en développant une plus grande résistance des ovules à la fécondation rapide, ce qui éviterait la polyspermie. Le conflit sexuel est une des hypothèses envisagées pour expliquer l'évolution rapide des gamètes (nous y reviendrons).

Le nombre de partenaires pourrait aussi influencer sur le cours de l'évolution. Chez certaines espèces, les femelles s'accouplent avec des partenaires multiples pendant la période d'ovulation. Chez d'autres, elles s'accouplent avec un seul mâle pendant cette période. En fonction de divers facteurs extérieurs, tels que la disponibilité



3. DANS LA SÉLECTION SEXUELLE postcopulatoire, la sélection intervient après l'accouplement. Par exemple, des bouchons copulatoires se forment à partir de protéines présentes dans le sperme et empêchent les spermatozoïdes d'un autre mâle de progresser vers l'ovule.

des ressources, ces comportements ont pu constituer un avantage adaptatif au fil de l'évolution.

Les primates, qui ont développé différents systèmes d'accouplement, offrent un bon modèle pour étudier la façon dont ces différences ont influé sur l'évolution des caractéristiques reproductives et des protéines impliquées. Même entre des espèces proches, telles que l'homme et le bonobo, les systèmes d'accouplement diffèrent notablement. L'homme est en général monogame et le bonobo est l'un des primates ayant le plus de partenaires sexuels : une femelle bonobo peut s'accoupler jusqu'à 50 fois avec différents mâles pendant une période d'ovulation. De nombreuses études

ont montré que les espèces ayant de telles pratiques présentent des caractéristiques remarquables, telles qu'une grande variabilité de la taille des sexes, de plus gros testicules, une morphologie génitale complexe et d'autres particularités morphologiques, comportementales et moléculaires.

Le cas des oiseaux aquatiques sauvages est lui aussi emblématique. Patricia Brennan, des Universités de Sheffield, en Angleterre, et Yale, aux États-Unis, et ses collègues ont montré que, chez plusieurs espèces, l'évolution aurait favorisé une forme complexe du vagin qui empêche la fécondation lors d'une copulation forcée. Le vagin du canard de Pékin femelle, par exemple, en forme d'hélice droite (qui

monte dans le sens anti-horaire), empêche la détente complète du pénis du mâle, en forme d'hélice gauche, tant que la femelle ne facilite pas elle-même son entrée (voir la figure 2b). Le sperme n'atteint alors pas le site de fécondation. Ainsi, les accouplements multiples et la concurrence entre les mâles ont fait apparaître des structures sexuelles complexes au cours de l'évolution.

Si les stratégies d'accouplement sont aussi nombreuses et variées, c'est à cause des pressions de sélection sexuelle auxquelles les espèces sont soumises. La sélection sexuelle favorise les gènes qui confèrent un avantage reproductif. Dans une population donnée, ces gènes finissent parfois par s'imposer au fil des générations. Ainsi,

QUELLE SÉLECTION SEXUELLE LORS DE L'INTERACTION DES GAMÈTES ?

La sélection sexuelle et les multiples stratégies d'accouplement qu'elle crée favorisent l'évolution rapide de nombreux gènes impliqués dans la reproduction. Pour mieux comprendre les rouages de cette évolution rapide, les biologistes se concentrent sur des gènes candidats qui changent rapidement et dont les modifications peuvent être importantes pour le succès reproductif ou l'apparition de nouvelles espèces, en particulier les gènes impliqués dans l'interaction spermatozoïde-ovule.

On est encore loin de connaître toutes les molécules en jeu dans cette interaction. Mais le scénario se précise et fournit de nouvelles pistes de gènes à évolution rapide qui interviendraient dans des fonctions reproductives directes, telles la fixation des spermatozoïdes sur les ovules, la coagulation du sperme et la fécondation.

Quel que soit le type de fécondation, l'ovule libère des molécules qui attirent les spermatozoïdes. Les myriades de spermatozoïdes suivent alors cette piste jusqu'à l'ovule. Chez un homme, le nombre de spermatozoïdes morts ou anormaux dans l'éjaculat est surprenant. Joueraient-ils un rôle dans la fécondation ? C'est ce qu'ont proposé plusieurs biologistes : selon eux, des spermatozoïdes kamikazes réduiraient les chances que des spermatozoïdes rivaux fécondent l'ovule, en les bloquant et en les détruisant à l'aide d'enzymes. L'hypothèse n'apas

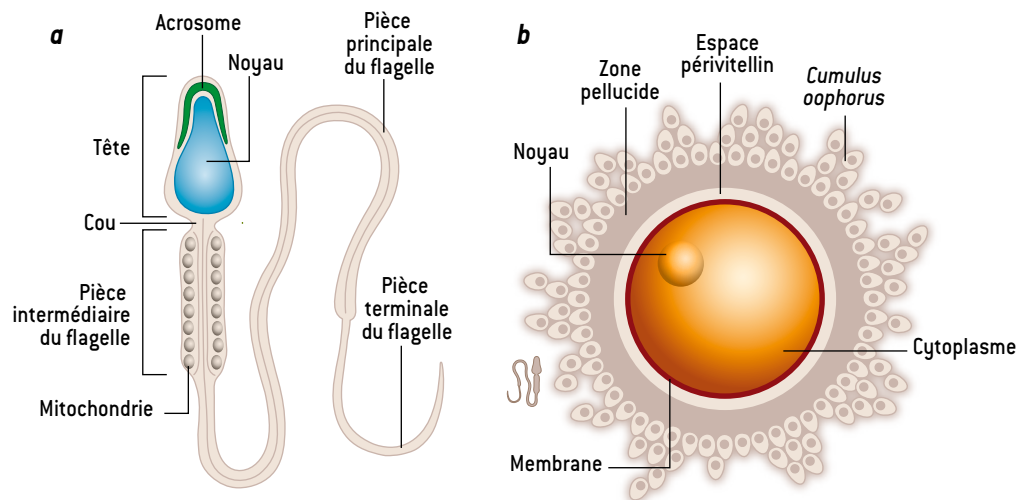
été confirmée chez l'homme, mais elle pourrait être pertinente chez d'autres espèces. Simone Immler, de l'Université d'Uppsala, en Suède, et ses collègues ont montré que la forme en crochet des spermatozoïdes de rongeurs augmente leur vitesse de nage : ils s'accrochent les uns aux autres via leur crochet, formant des groupes plus rapides qu'un spermatozoïde isolé. Ainsi, des spermatozoïdes s'associeraient pour le bien du groupe.

Les structures élémentaires des spermatozoïdes et des ovules sont

similaires chez les mammifères et les invertébrés (voir la figure ci-dessous). Durant leur périple, les spermatozoïdes baignent dans un liquide séminal riche en fructose qui leur procure un environnement protecteur et nutritif dans les voies génitales de la femelle. Le liquide séminal neutralise l'acidité de l'environnement vaginal, le rendant viable pour les spermatozoïdes. Les protéines du liquide séminal ont aussi des fonctions antimicrobiennes.

Chez les mouches des fruits, des protéines du liquide séminal modifient le

comportement de la femelle après l'accouplement. Lors d'expériences menées par Mariana Wolfner et ses collègues à l'Université Cornell, aux États-Unis, certaines protéines du liquide séminal ont été inactivées dans un groupe de femelles pendant l'accouplement. Les femelles qui avaient reçu le sperme non altéré ne cherchaient plus à s'accoupler avec d'autres mâles et avaient tendance à pondre davantage d'œufs que celles qui avaient reçu du sperme modifié. Il existerait ainsi, dans le sperme, des protéines



LA STRUCTURE ÉLÉMENTAIRE DES SPERMATOZOÏDES ET DES OVULES est conservée chez tous les animaux. L'acrosome du spermatozoïde est un compartiment contenant des enzymes qui facilitent la liaison à l'ovule (a). Le spermatozoïde se déplace vers l'ovule à l'aide de son flagelle. L'ovule est entouré de plusieurs couches protectrices (b).

la sélection sexuelle agit en parallèle de la sélection naturelle, qui favorise quant à elle la survie du plus apte. Chez le paon, par exemple, la sélection naturelle seule n'aurait pas favorisé la queue visible du mâle, qui diminue ses chances de survie.

Un moteur : la sélection sexuelle

On distingue deux types de sélection sexuelle : la sélection sexuelle précopulatoire (avant l'accouplement) et la sélection sexuelle postcopulatoire (après l'accouplement). La sélection sexuelle précopulatoire peut s'exercer entre mâles ou entre mâles et femelles. Dans le premier cas, les mâles se combattent pour

l'accès aux femelles. La concurrence entre mâles peut conduire au développement, *via* la sélection de modifications de gènes, d'un « armement » tel que les bois, les cornes, la force ou la taille. La sélection sexuelle précopulatoire entre mâles et femelles se produit lorsque les femelles choisissent leur partenaire sexuel en fonction de certaines qualités comportementales ou décoratives : danses et chants nuptiaux, changements de coloration et de forme. Par exemple, le coq de bruyère mâle présente sur sa poitrine des sacs qu'il gonfle à la saison des amours pour attirer les femelles.

De même, la sélection sexuelle influe sur la diversité des spermatozoïdes et des ovules, ainsi que sur l'évolution des pro-

téines de la reproduction (*voir l'encadré ci-dessous*). Les deux principaux scénarios invoqués pour expliquer le rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution rapide des gènes sont la compétition spermatique et le conflit sexuel.

Les spermatozoïdes sont en concurrence les uns avec les autres. Parce qu'ils sont plusieurs millions, d'infimes changements de leur forme ou de leurs réserves énergétiques suffisent à modifier leur probabilité de féconder l'ovule. Il en est ainsi, en particulier, chez les espèces à partenaires multiples. Dans certains cas, plus un mâle produit de spermatozoïdes et a de gros testicules, meilleures sont ses chances de féconder plusieurs femelles.

favorisant la ponte des œufs et modifiant le comportement des femelles après l'accouplement.

L'ovule, lui, s'entoure de nombreuses barrières, dont un amas de cellules folliculaires (*cumulus oophorus*), une enveloppe riche en glycogène (ou zone pellucide chez les mammifères) et une membrane. Ces barrières protègent les contenus de l'ovule et ralentissent tout spermatozoïde essayant d'y pénétrer. La fusion de plus de deux spermatozoïdes avec un ovule entraîne la mort de la cellule. La polyspermie, fusion de plu-

sieurs spermatozoïdes avec un ovule, produit un nombre déséquilibré de chromosomes qui entraîne la destruction des corps cellulaires. Certaines espèces à fécondation externe présentent des barrières externes supplémentaires.

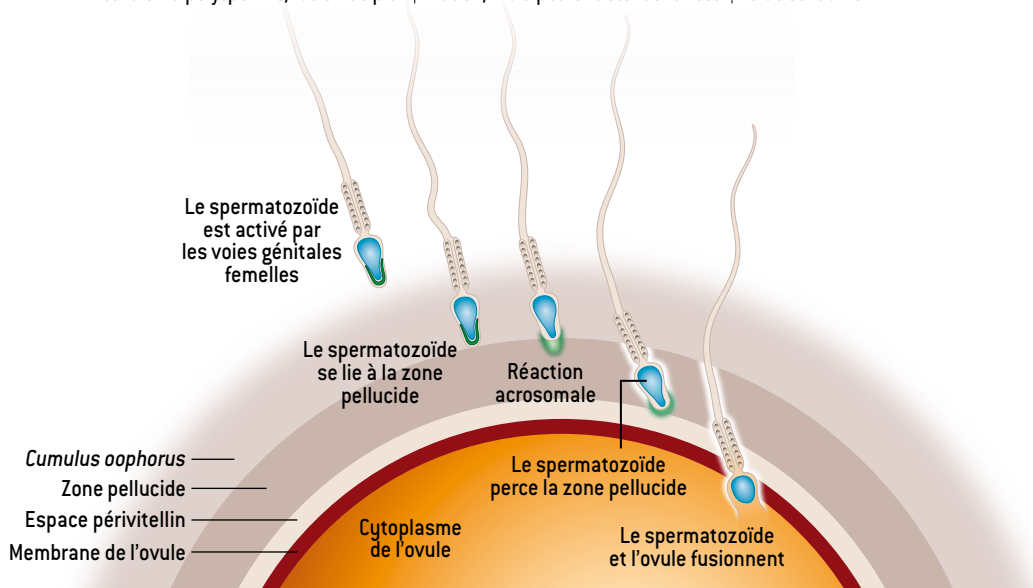
La première étape de la fécondation est la fixation du spermatozoïde sur l'ovule et son passage à travers son enveloppe (*voir la figure ci-dessous*). De nombreuses molécules présentes sur la tête du spermatozoïde et à la surface de l'ovule facilitent la fixation, mais peu ont été identifiées.

Chez l'ormeau, espèce à fécondation externe, deux protéines d'interaction ont été identifiées sur le spermatozoïde et sur l'ovule, respectivement la lysine et son récepteur sur l'enveloppe de l'ovule, VERL. Portée dans l'acrosome, un compartiment du spermatozoïde, la lysine est libérée lorsque le contenu de l'acrosome est répandu, après la fixation du spermatozoïde sur l'ovule. La lysine libérée se fixe au récepteur VERL et perce un trou dans l'enveloppe de l'ovule, à travers lequel le spermatozoïde se faufile.

Un mécanisme similaire semble à l'œuvre chez les autres organismes, et nombre de protéines pourraient y participer. Toutefois, il n'a été confirmé que chez l'ormeau et l'oursin. Même chez l'homme, dont la zone pellucide est pourtant bien caractérisée, aucune protéine d'interaction n'a été identifiée de façon concluante. Les protéines ZP3 et ZP2 joueraient un rôle important dans la fixation des spermatozoïdes et leur sélection. La protéine ZP3R/sp56 des spermatozoïdes se lierait à la protéine ZP3, mais cela reste à confirmer.

Dans la seconde étape de la fécondation, le spermatozoïde fusionne avec la membrane de l'ovule. Cette phase ne semble pas présenter une spécificité aussi élevée que la première : des spermatozoïdes de souris peuvent se fixer sur des ovules humains et fusionner avec eux lorsque leur zone pellucide a été retirée (la cellule obtenue n'est pas viable). Chez l'humain, l'interaction de la protéine CD9 de l'ovule avec la protéine Izumo des spermatozoïdes serait impliquée dans cette étape. Le mécanisme en jeu nous échappe encore, mais les protéines CD9 et Izumo présentent des signes d'évolution rapide. De façon générale, les gènes qui interviennent dans la fusion du spermatozoïde et de l'ovule peuvent varier beaucoup d'une espèce à l'autre.

Avec la fusion se termine la fécondation. La cellule obtenue, le zygote, commence alors son développement.



CHACQUE ÉTAPE DE LA FÉCONDATION nécessite l'interaction de protéines du spermatozoïde et de l'ovule. Des protéines à la surface du spermatozoïde se lient à celles du *cumulus oophorus* de l'ovule ; les enzymes de l'acrosome permettent au spermatozoïde de traverser l'enveloppe de l'ovule (zone pellucide chez les mammifères), puis le spermatozoïde et l'ovule fusionnent.

Diversité des spermatozoïdes et interactions mâles-femelles

La sexualité est un mécanisme de brassage génétique. La coexistence, au sein des espèces, d'individus mâles et femelles engendre, *via* leurs caractéristiques reproductives, des différences comportementales et physiologiques qui constituent un puissant moteur d'évolution. Katrina Claw aborde quelques-uns des mécanismes de diversification qui touchent en particulier les gamètes. Même à l'échelle de ces cellules uniques, ces mécanismes sont en fait bien plus nombreux et imbriqués : notamment, les pressions de sélection au stade post-copulatoire agissent aussi intensément que celles s'exerçant entre individus au stade précopulatoire.

À elle seule, l'ultrastructure des spermatozoïdes est riche d'informations : les caractères morphologiques du gamète mâle, supposés fixés au sein d'une espèce, peuvent varier considérablement d'un groupe taxonomique à un autre. Ces contraintes limitent les fécondations entre espèces distinctes tout en favorisant celles entre individus de la même espèce. L'évolution des outils d'observation microscopique des dernières décennies a été propice à la description quasi atomique du spermatozoïde. La symétrie, l'ornementation, le positionnement des structures externes et internes du spermatozoïde sont autant d'indications fonctionnelles sur le mode de reproduction des espèces et leur évolution.

Le spermatozoïde est soumis à la sélection naturelle en fonction de l'environnement dans lequel il évolue (selon que la fécondation est interne ou externe), mais aussi à la sélection sexuelle, d'une part *via* ses interactions avec les innombrables autres spermatozoïdes issus du même mâle ou de mâles différents et, d'autre part, *via* ses interactions avec l'environnement femelle dans lequel il doit évoluer (pour les espèces à fécondation interne) et avec les gamètes femelles. Lors du processus de fécondation, des adaptations aussi diverses que complexes ont évolué pour répondre à ces pressions de sélection.

K. Claw souligne les variations de taille des spermatozoïdes, le record de longueur et de diversité étant dé-

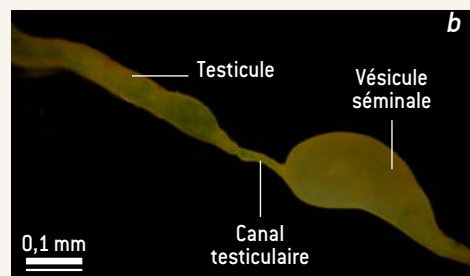
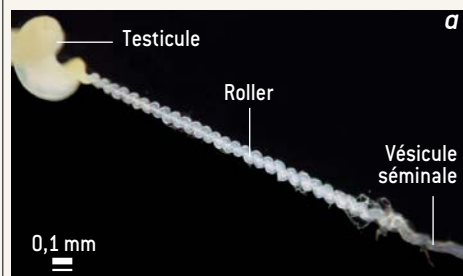
tenu par les drosophiles. Chez ces organismes ont aussi évolué des structures spéciales qui produisent, transmettent et utilisent les spermatozoïdes. Chez les mâles, un nouvel organe entre le testicule et la vésicule séminale a été découvert, le « roller ». Les spermatozoïdes y sont individualisés sous la forme de pelotes. Conservés en ordre serré dans la vésicule séminale du mâle, ces « boulets spermatiques » sont expulsés un à un par celle-ci, transformée en « sarbacane », lors de l'accouplement. Chez la femelle, le principal organe de stockage des spermatozoïdes, le réceptacle séminale, sorte de chaussette longue et étroite, est aussi di-

taillé par les drosophiles. Chez ces organismes ont aussi évolué des structures spéciales qui produisent, transmettent et utilisent les spermatozoïdes. Chez les mâles, un nouvel organe entre le testicule et la vésicule séminale a été découvert, le « roller ». Les spermatozoïdes y sont individualisés sous la forme de pelotes. Conservés en ordre serré dans la vésicule séminale du mâle, ces « boulets spermatiques » sont expulsés un à un par celle-ci, transformée en « sarbacane », lors de l'accouplement. Chez la femelle, le principal organe de stockage des spermatozoïdes, le réceptacle séminale, sorte de chaussette longue et étroite, est aussi di-

taillé par les drosophiles. Chez ces organismes ont aussi évolué des structures spéciales qui produisent, transmettent et utilisent les spermatozoïdes. Chez les mâles, un nouvel organe entre le testicule et la vésicule séminale a été découvert, le « roller ». Les spermatozoïdes y sont individualisés sous la forme de pelotes. Conservés en ordre serré dans la vésicule séminale du mâle, ces « boulets spermatiques » sont expulsés un à un par celle-ci, transformée en « sarbacane », lors de l'accouplement. Chez la femelle, le principal organe de stockage des spermatozoïdes, le réceptacle séminale, sorte de chaussette longue et étroite, est aussi di-

taillé par les drosophiles. Chez ces organismes ont aussi évolué des structures spéciales qui produisent, transmettent et utilisent les spermatozoïdes. Chez les mâles, un nouvel organe entre le testicule et la vésicule séminale a été découvert, le « roller ». Les spermatozoïdes y sont individualisés sous la forme de pelotes. Conservés en ordre serré dans la vésicule séminale du mâle, ces « boulets spermatiques » sont expulsés un à un par celle-ci, transformée en « sarbacane », lors de l'accouplement. Chez la femelle, le principal organe de stockage des spermatozoïdes, le réceptacle séminale, sorte de chaussette longue et étroite, est aussi di-

taillé par les drosophiles. Chez ces organismes ont aussi évolué des structures spéciales qui produisent, transmettent et utilisent les spermatozoïdes. Chez les mâles, un nouvel organe entre le testicule et la vésicule séminale a été découvert, le « roller ». Les spermatozoïdes y sont individualisés sous la forme de pelotes. Conservés en ordre serré dans la vésicule séminale du mâle, ces « boulets spermatiques » sont expulsés un à un par celle-ci, transformée en « sarbacane », lors de l'accouplement. Chez la femelle, le principal organe de stockage des spermatozoïdes, le réceptacle séminale, sorte de chaussette longue et étroite, est aussi di-



CHEZ *DROSOPHILA BIFURCA*, espèce à spermatozoïdes géants (58 millimètres), la jonction entre le testicule et la vésicule séminale, le canal testiculaire, s'est transformée en « roller » (a), ce qui n'est pas le cas chez *D. melanogaster* (b), espèce dont les spermatozoïdes ne font que 2 millimètres.

mentionné en fonction de la taille des spermatozoïdes. L'ensemble de ces adaptations et coévolutions morphologiques entre sexes est un processus de sélection sexuelle nommé « course aux armements », similaire à celui qui a conduit, dans la phase précopulatoire, à l'évolution de caractères sexuels exagérés tels que la queue du paon, les bois des cervidés, les pinces des crabes ou les cornes des coléoptères.

Moins connus, mais tout aussi extraordinaires, des cas d'hétéromorphisme gamétique ont été décrits tant chez les animaux (des invertébrés tels les mollusques, les araignées ou les insectes) que chez les plantes (des angiospermes, dont les fleurs sont pollinisées par le vent ou les insectes, ainsi que certains eudicotylédones et magnolias). Il s'agit d'une spécialisation des spermatozoïdes : certains, les paraspermatozoïdes, perdent leur fonction première de fécondation du gamète femelle,

et servent dans les voies génitales femelles en cas d'accouplements multiples.

Si les interactions spermatozoïdes-ovocytes sont cruciales pour la reproduction, celles des spermatozoïdes et de l'environnement femelle sont tout aussi déterminantes pour la paternité des descendants. Le succès du mâle à l'accouplement ne garantit pas l'utilisation de ses propres spermatozoïdes par la femelle. De nombreux processus de choix cryptique ont été mis en évidence depuis près de 20 ans, après une longue période où l'on pensait que seule la compétition spermatique, c'est-à-dire les interactions des gamètes mâles, prévalait.

Les femelles bénéficient de la mise en concurrence des partenaires sexuels et de leurs spermatozoïdes et favorisent cette compétition. La polyandrie (le fait qu'une femelle s'accouple avec plusieurs mâles) est bien plus répandue dans la nature que ne le laisserait supposer la seule nécessité pour les femelles d'acquiescer un stock de sper-

me et de l'éjaculation, absence de transport vers les voies de stockage, réduction du nombre de descendants produits par rapport à la quantité de spermatozoïdes acquis, échec de la maturation des ovocytes ou de l'ovulation, voire même suppression des bouchons copulatoires et des autres processus mâles de blocage des voies génitales femelles ou préparation incomplète de l'utérus pour la nidification chez les espèces placentaires.

Ainsi, les mécanismes de reconnaissance spermatozoïdes-ovocytes illustrés par K. Claw font partie d'une cascade complexe d'adaptations morphologiques, anatomiques, physiologiques et comportementales par lesquelles mâles et femelles, à l'échelle de l'individu ou des gamètes, manipulent et contrôlent la paternité des descendants.

Dominique Joly
Laboratoire Évolution, génomes et spéciation (CNRS UPR9034 / Université Paris-Sud), Gif-sur-Yvette

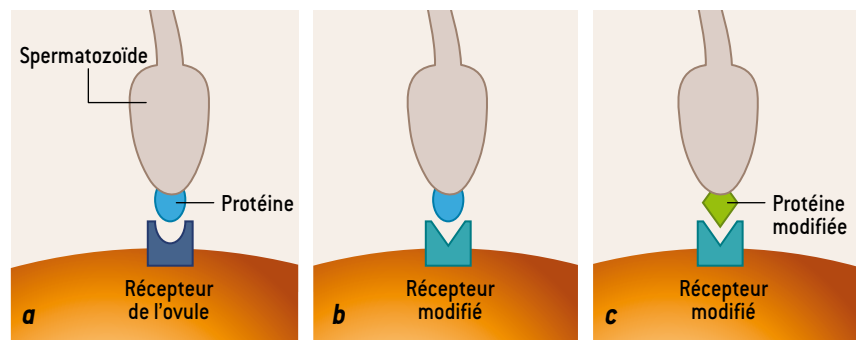
Par ailleurs, l'évolution a fait apparaître chez les mâles diverses tactiques pour réduire les chances des spermatozoïdes d'un autre mâle de féconder l'ovule, tels les bouchons copulateurs (voir la figure 3). Ainsi, le mâle bonobo est pourvu de gros testicules et ses liquides séminaux forment un épais bouchon dans les voies génitales de la femelle après l'accouplement. En revanche, le gorille, pour qui la compétition spermatique est quasi nulle, a de minuscules testicules qui produisent peu de spermatozoïdes : après avoir défendu son territoire et son harem de femelles, le gorille mâle s'accouple avec toutes les femelles, sans aucune pression des autres mâles.

Des systèmes clé-serrure qui évoluent vite

De son côté, nous l'avons vu, la femelle peut rechercher d'autres qualités qu'un spermatozoïde compétitif chez un partenaire sexuel ou vouloir éviter la polyspermie. Ces divergences peuvent conduire à un conflit sexuel. Par exemple, une mutation modifiant une protéine de l'enveloppe de l'ovule peut améliorer la protection de ce gamète en réduisant le nombre de spermatozoïdes qui pourront y entrer : seul un spermatozoïde présentant une protéine de forme compatible pourra se fixer sur l'enveloppe de l'ovule et la traverser. De leur côté, au fil des générations, les spermatozoïdes augmentent leur compatibilité avec cette nouvelle protéine, devenant ainsi plus compétitifs (voir la figure 4).

De telles protéines interagissant à la façon d'une serrure et d'une clé sans cesse perfectionnées changent vite, et les biologistes retrouvent l'empreinte de ces modifications rapides sur les gènes de la reproduction. Des recherches ont ainsi montré qu'un tel système clé-serrure mis en évidence chez l'orveau – la lysine du spermatozoïde et son récepteur VERL sur l'ovule – évolue vite dans les populations, selon un schéma qui suggère que cette évolution est bien influencée par un conflit sexuel.

Diverses autres hypothèses sont envisagées pour expliquer l'évolution des caractéristiques et des gènes sexuels. Chez les plantes, comme l'autofécondation donne des descendants moins diversifiés que la fécondation par du pollen d'un autre individu, la capacité de distinguer le soi du non-soi jouerait un rôle important. La



4. LE CONFLIT SEXUEL peut conduire à l'évolution rapide des gènes de la reproduction. Considérons un système où les spermatozoïdes ne peuvent se fixer sur l'ovule que si leurs protéines sont compatibles (a). S'il existe une pression de sélection pour que l'ovule ne soit pas fécondé par plusieurs spermatozoïdes, des modifications des protéines de l'ovule réduisant le nombre de spermatozoïdes compatibles seront sélectionnées au fil des générations (b). Mais les spermatozoïdes, eux, subissent une pression de sélection en faveur de leur pouvoir fécondant. Aussi les protéines spermatiques compatibles se développent-elles dans la population au fil des générations (c).

■ BIBLIOGRAPHIE

S. Dennenmoser et J. H. Christy, *The design of a beautiful weapon : compensation for opposing sexual selection on a trait with two functions*, *Evolution*, vol. 67, pp. 1181-1188, 2013.

K. G. Claw et W. J. Swanson, *Evolution of the egg : new findings and challenges*, *Ann. Rev. of Gen. and Hum. Genetics*, vol. 13, pp. 109-125, 2012.

M. R. Palmer et W. J. Swanson, *Evolution of sperm-egg interaction*, dans R. S. Singh et al. (éd.), *Rapidly Evolving Genes & Genetic Systems*, Oxford Univ. Press, 2012.

D. J. Emlen et al., *A mechanism of extreme growth and reliable signaling in sexually selected ornaments and weapons*, *Science*, vol. 337, pp. 860-864, 2012.

D. Joly et al., *Diversité morphologique et fonctionnelle des spermatozoïdes chez les drosophiles*, *J. de la Soc. de Biologie*, vol. 202, pp. 103-112, 2008.

W. J. Swanson et V. D. Vacquier, *Reproductive protein evolution*, *Ann. Rev. of Ecology and Systematics*, vol. 33, pp. 161-179, 2002.

capacité des spermatozoïdes et des ovules à se protéger contre une attaque microbienne pourrait aussi intervenir : de nombreux gènes impliqués dans la reproduction ont des fonctions antibactériennes et immunitaires.

Les avancées de la génomique et de la protéomique ont ouvert de nouvelles perspectives pour tester ces hypothèses. La génomique permet de séquencer la totalité du génome d'un organisme, qu'il s'agisse d'une bactérie, d'un virus, d'un ornithorynque ou d'un homme. Grâce au nombre croissant de génomes désormais accessibles, les hypothèses sur l'évolution rapide des traits et gènes sexuels sont testées sur divers organismes. La protéomique, elle, fournit des outils pour identifier des protéines dans des tissus ou cellules spécifiques et confirme les types d'interactions qui s'y produisent. De nouvelles protéines ont ainsi été identifiées dans les spermatozoïdes, l'ovule, le liquide séminal et le liquide folliculaire.

Nous utilisons les deux approches pour étudier l'évolution des protéines de la reproduction chez les orveaux, les plantes et les primates. Mes recherches sur la reproduction des primates visent à élucider comment l'accouplement avec des partenaires multiples et la compétition spermatique influent sur l'évolution des protéines du liquide séminal. Ces approches devraient aussi permettre d'identifier des protéines d'interaction des spermatozoïdes et des ovules et de caractériser les protéines de la reproduction. Une chose est sûre : la reproduction sexuée est bien plus complexe que la simple rencontre de deux cellules... ■

HISTOIRE DES SCIENCES

Nos bons amis les sauvages : rencontre en terre de Diémen

À la fin d'un séjour en Tasmanie, en 1793, les Français font la connaissance des Aborigènes de l'île. Derrière l'histoire de l'expansion européenne dans le Pacifique se cache aussi celle des rencontres de deux cultures.

Bertrand DAUGERON

Nous avons levé l'ancre le 13 de février 1793 et nous avons quitté nos bons amis les sauvages sans leur dire adieu.

Ainsi Louis Ventenat décrit-il la fin des rencontres avec les Aborigènes de Tasmanie, lors du second séjour de l'expédition d'Entrecasteaux dans la baie de la Recherche, du 7 au 12 février 1793. Durant la première escale, en avril-mai 1792, les Aborigènes n'avaient été vus qu'à distance et avaient refusé tout contact en s'enfuyant. Ventenat, botaniste de l'expédition partie au secours du comte de Lapérouse, a conscience, comme d'autres, d'avoir vécu un épisode particulier.

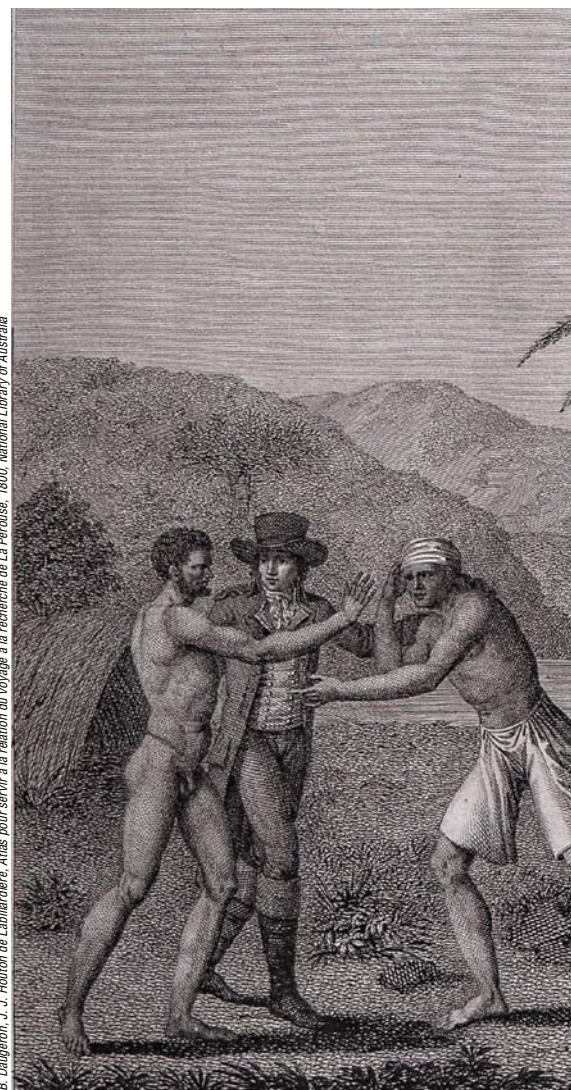
Aujourd'hui, sa phrase surprend. Le regret exprimé rappelle que le passé a eu lieu et que les mots renvoient à de vrais hommes et femmes. Les « voyages de découverte » ne relèveraient pas de la seule histoire des beaux bateaux et de leurs illustres capitaines, mais aussi, à une échelle plus humaine, des interactions entre non-Européens et Européens.

Depuis les années 1980, un courant historien sud-asiatique, les *subaltern studies*, renouvelle l'historiographie en contrebalançant le point de vue des dominants, celui d'une Europe blanche qui écrivait seule l'histoire mondiale. Avec l'aide de l'ethno-histoire — une branche de l'ethnologie cherchant à reconstruire l'histoire des peuples —, ce courant réinterprète les récits et documents de ces explorations du Pacifique dans une

histoire « par le bas », telle que les hommes ont pu la vivre, en donnant une place aux acteurs indigènes. La démarche n'est pas simple, car les sources aborigènes sont rares. Néanmoins, les documents européens recèlent de nombreux indices de la façon dont ces voyages et rencontres ont été vécus de part et d'autre. C'est ce que nous allons voir avec l'expédition d'Entrecasteaux.

Dans cette seconde moitié du XVIII^e siècle, les expéditions marquent la reconnaissance et la conquête des « Nouveaux nouveaux mondes » du Pacifique. Le déclin des puissances portugaise puis hollandaise en Asie a laissé ouvertes les portes des mers du Sud. Français et Anglais relancent l'exploration de ce qui deviendra le Pacifique à la recherche d'un supposé continent austral, afin de reconstituer un nouveau domaine colonial qui compensera les pertes des Amériques. Par ces logiques impériales, l'essentiel du Pacifique sera cartographié en un demi-siècle. La lutte entre puissances s'exprime alors par les sciences et les techniques. Les circumnavigations font du monde une expérience directe qu'il faut inventorier et classer par le biais de l'astronomie, de l'hydrographie, de l'histoire naturelle.

Plusieurs expéditions françaises ont touché les côtes de la Nouvelle-Hollande (l'Australie) dès 1772, dans les mêmes années que les Britanniques. Dans ce contexte, la terre de Diémen (la Tasmanie, île au Sud de l'Australie) est le passage obligé vers les mers du Sud. Depuis sa reconnaissance



B. Daugeron, J. J. Houton de Labillardière, *Atlas pour servir à la relation du voyage de La Pérouse*, 1800. National Library of Australia