

La bactérie *Wolbachia*,

FABRICE VAVRE

Le parasitisme de la reproduction est une forme de symbiose, récemment découverte. La bactérie Wolbachia, transmise par les femelles, favorise sa propagation en stérilisant les femelles non infectées, en féminisant les mâles ou en les tuant spécifiquement, et en déclenchant le clonage des femelles.

La symbiose est une relation de longue durée entre deux organismes distincts, un hôte et un symbiote. Selon cette définition, on distingue trois types de relations symbiotiques : le parasitisme, où le symbiote exploite son hôte à son seul profit ; le mutualisme, où le symbiote et l'hôte profitent de l'association ; enfin la situation intermédiaire, le commensalisme, où les deux partenaires coexistent sans subir de dommages ni tirer avantage de l'association.

Les symbioses sont fréquentes dans le monde du vivant, et l'on peut quasiment dire que tout organisme est hôte ou symbiote. Les associations symbiotiques ont des conséquences notables sur la santé publique : les parasitoses, par exemple le paludisme ou les filarioses, sont les principales causes de morbidité chez l'homme. Ces associations jouent également un rôle primordial dans l'évolution des êtres vivants. Le mutualisme correspond à l'acquisition par l'hôte d'une machinerie cellulaire complexe et fonctionnelle, beaucoup plus rapidement que ne l'aurait permis l'évolution graduelle de l'hôte. On compare parfois l'acquisition d'un symbiote à une «prédation génique». En d'autres termes, la symbiose permet à l'hôte d'élargir ses capacités métaboliques et, par conséquent, sa niche écologique presque instantanément.

L'interaction symbiotique installée, quel est son devenir ? Les symbiotes sont-ils toujours sélectionnés pour évoluer vers des associations bénignes ou avantageuses pour l'hôte ? L'évolution de l'association dépend surtout du mode de transmission du symbiote. Quand la transmission est horizontale (c'est-à-dire que le symbiote se propage d'hôte à hôte par contagion), la sélection peut favoriser une augmentation de la virulence. En présence de plusieurs souches, l'augmentation de la compétition favorise les souches à reproduction rapide, c'est-à-dire virulentes. Quand les symbiotes sont transmis verticalement (de parents à descendants), les succès reproducteurs de l'hôte et du symbiote sont intimement liés : moins le symbiote est virulent, mieux il est transmis. L'association peut même évoluer vers le mutualisme, un bénéfice acquis par l'hôte favorisant alors la transmission du symbiote.

On en avait déduit que des symbiotes transmis verticalement évoluaient inévitablement vers le mutualisme. Toutefois, l'étude récente des parasites de la reproduction montre

que d'autres voies évolutives sont possibles pour les symbiotes à transmission verticale. Ces organismes ont su tirer profit de la reproduction de leurs hôtes pour se répandre et se maintenir dans les populations hôtes, qui n'en tirent aucun avantage. Tel est le cas des bactéries du genre *Wolbachia* très répandues parmi les invertébrés et dont les stratégies de dissémination sont particulièrement efficaces.

Les *Wolbachia* ont été observées pour la première fois en 1924 par Burt Wolbach et Marshall Hertig, de l'Université Harvard, à Boston, sur le moustique *Culex pipiens*. Elles sont présentes dans le cytoplasme des cellules de leurs hôtes et sont transmises de mère à descendants par le cytoplasme des œufs. La bactérie *Wolbachia*, une cousine de la bactérie intestinale *Escherichia coli*, a «intérêt» à préserver la vie de l'invertébré qui lui sert d'hôte. Elle vit dans ses cellules et se transmet à la génération suivante en envahissant les ovules de l'hôte, et en «manipulant» son hôte : selon les espèces qu'elle infecte, elle tue la progéniture mâle, transforme les mâles en femelles, rend certains accouplements stériles. Si la plupart des effets de *Wolbachia* lui confèrent le statut d'organisme égoïste, elle semble pourtant avoir joué un rôle bien plus important que celui de simple parasite en raison de ses effets à long terme sur ses victimes. En interférant avec la reproduction de ses hôtes, *Wolbachia* a peut-être favorisé l'apparition de nouvelles espèces.

Transferts horizontaux

Ces bactéries infectent de très nombreux invertébrés, tels certains nématodes et particulièrement des arthropodes (acariens, crustacés et insectes). Avec plus de 20 pour cent des espèces infectées, les insectes sont les hôtes privilégiés de *Wolbachia*. Cette ubiquité fait de *Wolbachia* un des symbiotes les plus répandus du monde animal. En analysant la proximité génétique de nombreux variants de *Wolbachia* par séquençage de leur ADN, on a pu subdiviser les *Wolbachia* en six groupes (ou clades) : les clades A, B, C, D, E et F, qui se sont séparés il y a quelque 100 millions d'années. Les clades A, B, E et F sont spécifiques des arthropodes, alors que les clades C et D sont spécifiques des nématodes. La divergence entre insectes et nématodes étant beaucoup plus

parasite féministe



Francis M. Jiggins

ancienne (environ 600 millions d'années), un transfert horizontal de *Wolbachia* est certainement survenu entre une espèce d'insecte et une espèce de nématode. Ces transferts interspécifiques de la bactérie existent également au sein des arthropodes, où ils pourraient être fréquents à l'échelle évolutive. L'analyse des clades A et B montre que les phylogénies des *Wolbachia* et de leurs hôtes ne sont pas parallèles : des insectes très éloignés phylogénétiquement hébergent des *Wolbachia* proches, alors qu'une même espèce d'insecte peut héberger des variants bactériens différents. Ainsi *Wolbachia* peut passer d'une espèce hôte à une autre par transfert interspécifique.

Ces transferts nécessitent des relations étroites entre des individus d'espèces différentes. Ainsi, nous avons étudié les drosophiles et leurs parasitoïdes, des guêpes phylogénétiquement éloignées qui pondent leurs œufs dans les larves de drosophiles. Les larves de parasitoïdes se développent à l'intérieur des drosophiles, et les deux partenaires coexistent jusqu'au stade adulte de la guêpe. Quand la dro-

sophile est infectée par *Wolbachia*, elle peut transmettre le parasite aux larves de la guêpe parasitoïde. Les transferts horizontaux, fréquents dans ces systèmes, permettent à *Wolbachia* de conquérir de nouveaux hôtes ; ils expliquent en partie pourquoi la bactérie infecte de si nombreuses espèces. Toutefois, *Wolbachia* n'apportant généralement aucun avantage à ses hôtes, comment colonise-t-elle les populations hôtes et comment s'y maintient-elle ?

Dans les années 1970, on comprit que *Wolbachia* manipule la reproduction de ses hôtes. Puis, on a découvert que cette bactérie peut, selon les espèces qu'elle infecte, tuer spécifiquement les mâles, les féminiser, déclencher une reproduction parthénogénétique des femelles ou favoriser des isolements reproductifs. Examinons comment ces effets confèrent un avantage à la bactérie et lui permettent de se répandre dans les populations hôtes.

1. LA BACTÉRIE *WOLBACHIA* élimine les papillons *Acraea encadon* mâles, parce que seules les femelles peuvent l'héberger et la transmettre à la génération suivante.