

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.

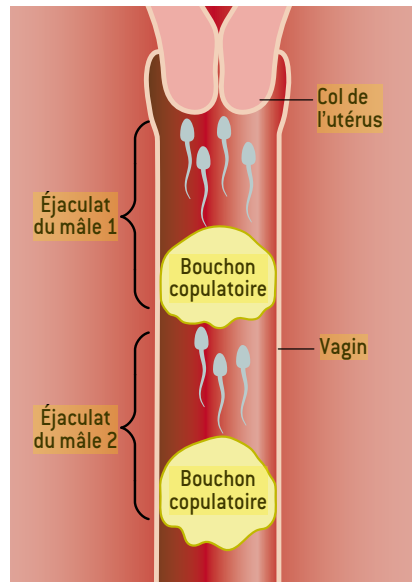
De fait, un trait bénéfique pour l'attraction du mâle peut ne pas l'être pour sa survie. Par exemple, le paon mâle exhibe des plumes colorées qui attirent la femelle paon, mais aussi... les prédateurs. Sa queue encombrante peut causer sa mort.

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

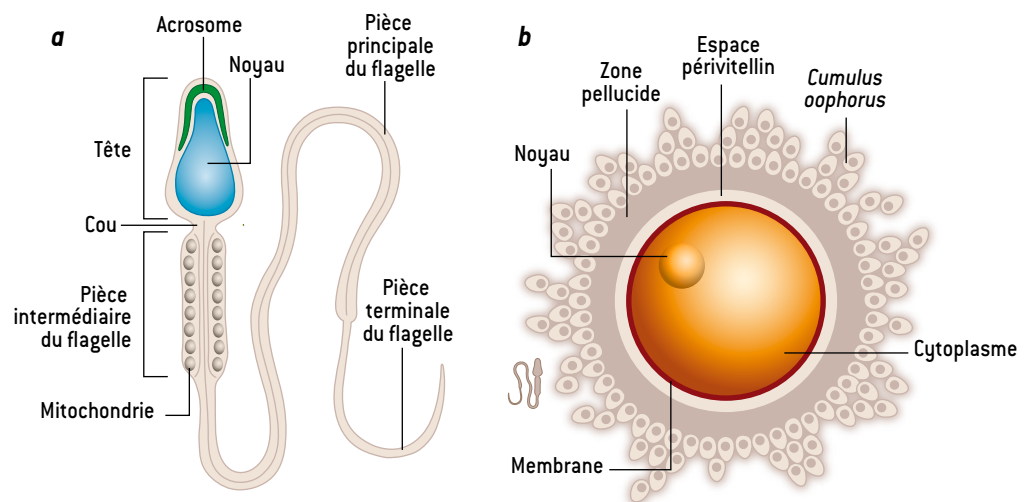
été confirmée chez l'homme, mais elle pourrait être pertinente chez d'autres espèces. Simone Immler, de l'Université d'Uppsala, en Suède, et ses collègues ont montré que la forme en crochet des spermatozoïdes de rongeurs augmente leur vitesse de nage : ils s'accrochent les uns aux autres via leur crochet, 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).