

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

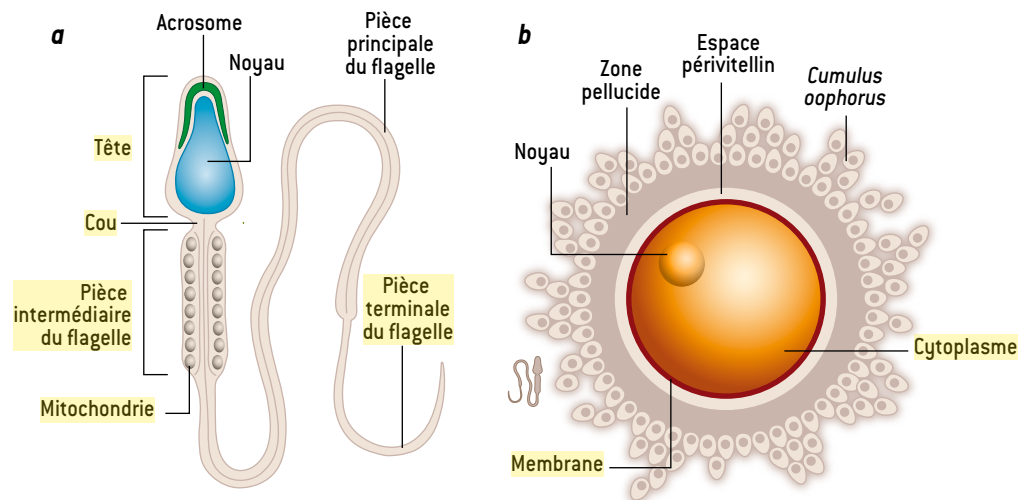
été confirmée chez l'homme, mais elle pourrait être pertinente chez d'autres espèces. Simone Immler, de l'Université d'Uppsala, en Suède, et ses collègues ont montré que la forme en crochet des spermatozoïdes de rongeurs augmente leur vitesse de nage : ils s'accrochent les uns aux autres via leur crochet,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

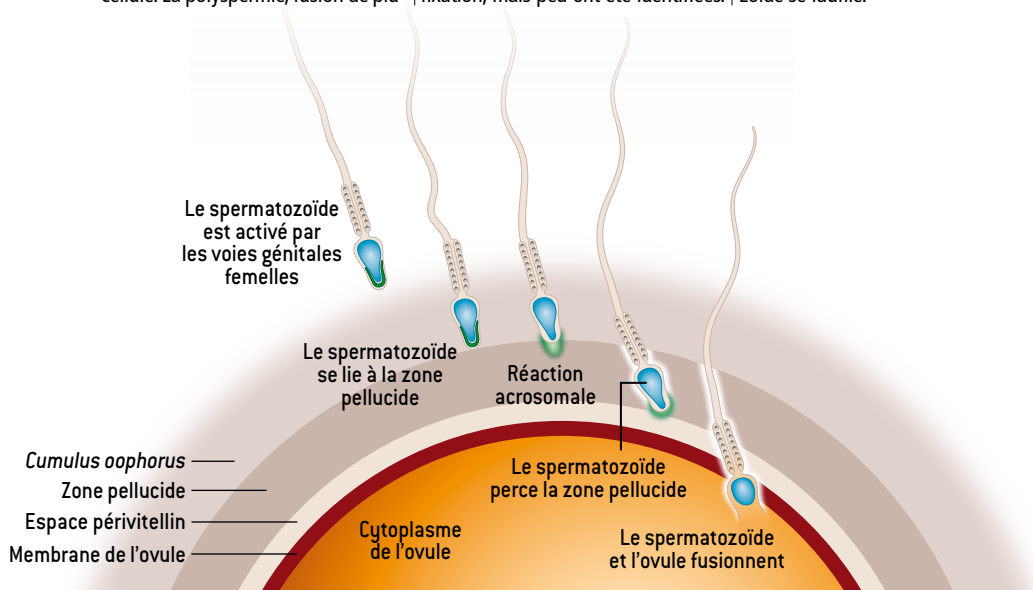
La première étape de la fécondation est la fixation du spermatozoïde sur l'ovule et son passage à travers son enveloppe (voir la figure ci-dessous). De nombreuses molécules présentes sur la tête du spermatozoïde et à la surface de l'ovule facilitent la fixation, mais peu ont été identifiées.

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.