

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.

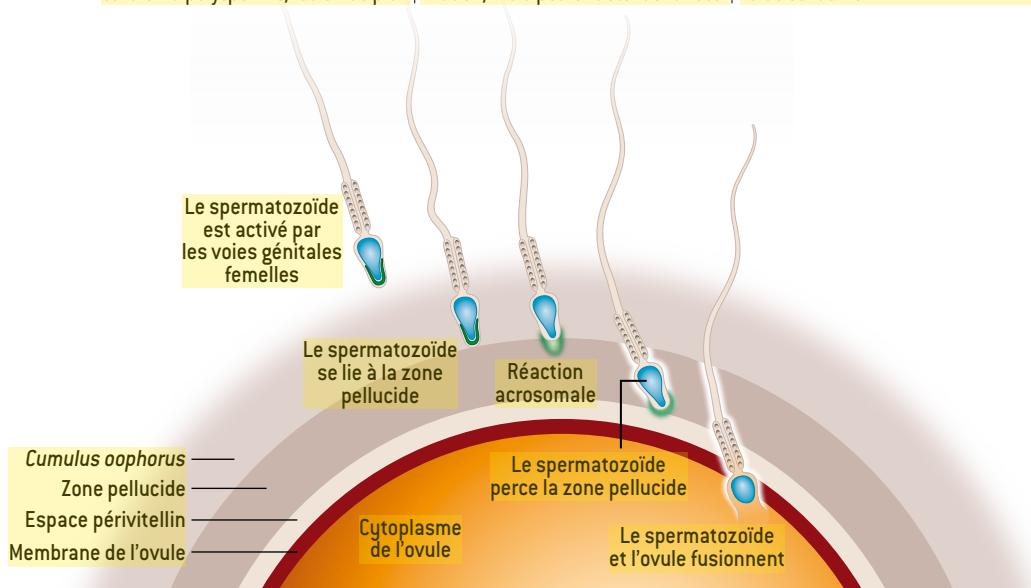
La première étape de la fécondation est la fixation du spermatozoïde sur l'ovule et son passage à travers son enveloppe (*voir la figure ci-dessous*). De nombreuses molécules présentes sur la tête du spermatozoïde et à la surface de l'ovule facilitent la fixation, mais peu ont été identifiées.

Chez l'orveau, 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'orveau 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-

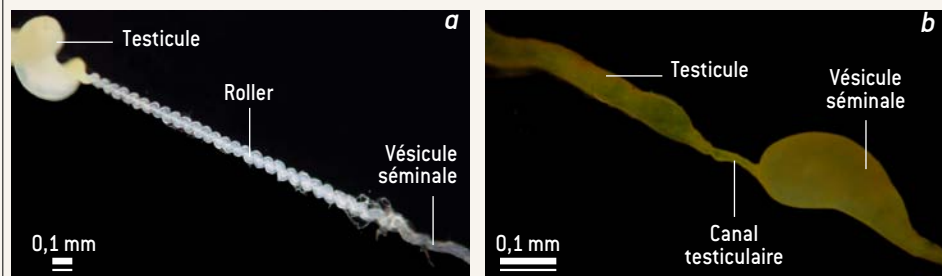
tenu par les drosophiles. Chez ces organismes ont aussi évolué des structures spéciales qui produisent, transmettent et utilisent les spermatozoïdes. Chez les mâles, un nouvel organe entre le testicule et la vésicule séminale a été découvert, le « roller ». Les spermatozoïdes y sont individualisés sous 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 séminal, sorte de chaussette longue et étroite, est aussi di-

taillé pour les spermatozoïdes féconds. Cette spécialisation conduit à des modifications morphologiques et structurelles spectaculaires des spermatozoïdes : chez l'escargot marin ou des coléoptères du genre *Dineutus*, des spermatozoïdes non féconds, devenus énormes et difformes, sont transformés en transporteurs de spermatozoïdes féconds petits et filiformes.

Dans certains cas, l'évolution de cet hétéromorphisme gamétique peut être explicitée par des processus de sélection intrasexuelle, tels qu'une facilitation de l'usage de spermatozoïdes frères ou un blocage des spermatozoïdes compéti-

teurs dans les voies génitales femelles en cas d'accouplements multiples. Les bénéfices pour les femelles peuvent être directs, grâce à l'apport par les mâles, lors de l'accouplement, de nouvelles ressources (nutritives ou territoriales), mais aussi indirects : limitation des incompatibilités génétiques, augmentation de la valeur génétique des descendants, ou diminution du harcèlement des mâles.

Les mécanismes de choix cryptique au stade postcopulatoire sont très variés : éjection totale ou partielle des spermatozoïdes, déplacement des spermatozoïdes vers des sites où ils pourront être manipulés par les mâles suivants, arrêt de l'accouplement et em-



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 de transporteurs de spermatozoïdes féconds.

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 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