

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-

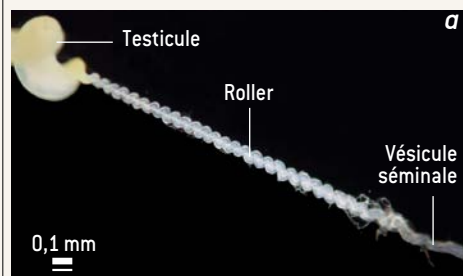
tenu par les drosophiles. Chez ces organismes ont aussi évolué des structures spéciales qui produisent, transmettent et utilisent les spermatozoïdes. Chez les mâles, un nouvel organe entre le testicule et la vésicule séminale a été découvert, le « roller ». Les spermatozoïdes y sont individualisés sous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

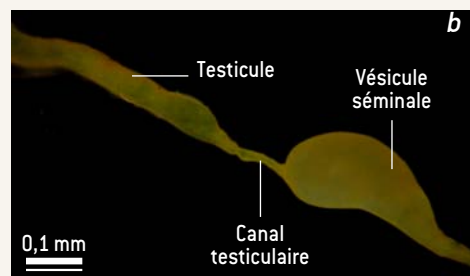
Dans certains cas, l'évolution de cet hétéromorphisme gamétique peut être explicitée par des processus de sélection intrasexuelle, tels qu'une facilitation de l'usage de spermatozoïdes frères ou un blocage des spermatozoïdes compéti-

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 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

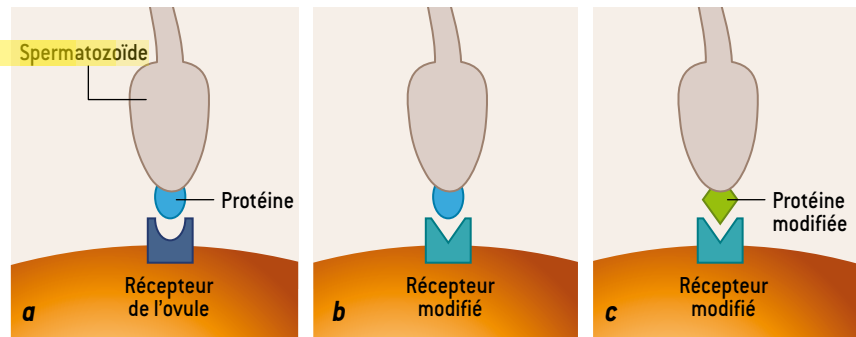
Par ailleurs, l'évolution a fait apparaître chez les mâles diverses tactiques pour réduire les chances des spermatozoïdes d'un autre mâle de féconder l'ovule, tels les bouchons copulateurs (voir la figure 3). Ainsi, le mâle bonobo est pourvu de gros testicules et ses liquides séminaux forment un épais 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... ■