

Évolution du sexe, évolution des sexes

Tatiana GIRAUD, Pierre-Henri GOUYON

Résumé

Pourquoi la plupart des espèces de plantes et d'animaux se reproduisent-elles de façon sexuée et ne se clonent pas ? Pourquoi certaines espèces se clonent-elles elles-mêmes ? Pourquoi la plupart des espèces sexuées présentent deux sexes différents, mâle et femelle, ou deux types sexuels différents ? Pourquoi pas un seul ou trois, ou dix ? Il existe d'ailleurs des champignons ayant des milliers de types sexuels.

Dans cet article, nous tentons de résumer les différentes hypothèses évolutives qui ont été formulées pour répondre à ces questions.

Mots clés : sexe, type sexuel, parthénogenèse, clonage, asexué, coût du sexe, genre.

Abstract

Why do most plant and animal species undergo sexual reproduction instead of just cloning themselves? Why do individuals in some species clone themselves? Why do most sexual species possess two separate sexes, male and female, or two mating types? Why not a single one, or three, or ten? Actually, some fungal species do exhibit thousands of mating types.

In this paper, we attempt to summarize the different hypotheses which may answer these questions.

Keywords: sex, mating type, parthenogenesis, cloning, asexual, cost of sex, gender.

Se cloner ou faire du sexe ?

Pourquoi la plupart des espèces de plantes et d'animaux se reproduisent-elles de façon sexuée ? Cette question peut apparaître surprenante, tant la reproduction sexuée nous paraît naturelle et répandue, mais de nombreuses espèces sont capables de se reproduire par clonage¹, comme des poissons, des lézards, des insectes, des plantes, des champignons, et beaucoup d'autres. Le clonage est donc possible dans de nombreuses branches de l'arbre du vivant et il apparaît à première vue

1. « Clonage » est utilisé ici dans le sens de « multiplication végétative » c'est-à-dire reproduction naturelle d'un organisme en gardant exactement le même génome, aux mutations près. Le clonage, par exemple, peut prendre la forme du bouturage chez les plantes ou des vrais jumeaux chez les animaux. Les biologistes de l'évolution nomment « reproduction sexuée » la production de descendants passant par une méiose et une fusion entre gamètes génétiquement différents. Au contraire, la « reproduction asexuée » ou « clonage » correspond à la production d'un autre individu de même génotype, ce que l'on nomme parthénogenèse chez les animaux.

tellement plus avantageux (comme nous le verrons plus loin) à court terme que la reproduction sexuée que les scientifiques spécialistes de l'évolution cherchent à comprendre depuis un demi-siècle pourquoi il n'est pas plus fréquent dans la nature. Pour comprendre pourquoi un comportement évolue et se maintient dans les populations, on sait depuis la synthèse néo-darwinienne du début du XX^e siècle, qui a intégré notamment les découvertes sur la sélection naturelle de Charles Darwin et la transmission génétique des caractères de Gregor Mendel, qu'il faut raisonner en termes de nombre de descendants qu'une variante d'un gène donné permet de laisser à la génération suivante (Gouyon *et al.* 1997 ; Dawkins 1997). Plus un allèle permet de laisser de descendants en moyenne, plus il augmente en fréquence dans les populations. Si, par exemple, une mutante parthénogénétique (qui se reproduit sans sexualité et produit des enfants qui sont des répliques génétiques d'elle-même, c'est-à-dire des clones) laisse en moyenne deux fois plus de descendants qu'une femelle sexuée, l'espèce devrait être rapidement envahie par les femelles clonales. Et, de fait, c'est exactement ce qu'on attend en théorie !

En effet, le principal désavantage évolutif du sexe par rapport à la clonalité est appelé « le double coût du sexe ». Pour le comprendre, prenons, dans une espèce hypothétique, deux femelles. L'une d'elle se reproduit sexuellement, l'autre se reproduit par parthénogénèse. Chacune de ces femelles produit en moyenne deux descendants. La femelle sexuée se reproduit sexuellement, elle a donc besoin d'un mâle, et parmi ses descendants, la moitié sera de sexe mâle. La femelle parthénogénétique, elle, produit deux descendants, forcément femelles et, comme elle, parthénogénétiques. À la génération suivante, seule la femelle peut produire deux descendants chez les individus sexués, tandis que nos deux femelles parthénogénétiques peuvent avoir chacune deux descendants, ce qui fait quatre femelles parthénogénétiques comme petits-enfants pour notre première femelle parthénogénétique, tandis que notre première femelle sexuée n'a en moyenne qu'une femelle chez ses petits-enfants. Au bout de n générations, une femelle parthénogénétique aura une descendance 2^n fois supérieure à celle d'une femelle sexuée : c'est-à-dire 1 024 fois plus en l'espace de dix générations ! Il peut donc suffire d'une seule femelle parthénogénétique pour surpasser une population entièrement sexuée en quelques générations... C'est ce que l'on appelle le coût de la production de mâles, qui est une perte assez sévère pour une population sexuée, et qui rend toujours mystérieux la grande fréquence de ce mode de reproduction dans le monde vivant (Otto & Lenormand 2002 ; Stearns 1987).

Une autre façon de comprendre ce problème, appelé « double coût du sexe », est le suivant : dans la plupart des espèces, les femelles s'occupent seules des petits, il n'y a pas d'investissement paternel. Les femelles sont donc capables de faire des petits toutes seules si elles se clonent, ce qui n'est pas le cas des mâles. Alors, pourquoi les femelles ne mettent-elles pas tous leurs gènes dans ces petits, et acceptent-elles d'y mettre la moitié de gènes qui viennent d'un mâle qui n'aide en rien à élever les jeunes ? Une femelle qui se clone transmet deux fois plus de copies de ses gènes qu'une femelle sexuée, pour la même énergie dépensée. Les gènes des femelles clonales devraient donc rapidement envahir les populations, les transformant ainsi en populations de clones. La question de savoir pourquoi la plupart des organismes vivants continuent à pratiquer le sexe est donc une véritable énigme scientifique (Otto & Lenormand 2002).

D'autant plus que le double coût du sexe n'est pas le seul désavantage de la reproduction sexuée : il faut aussi trouver un partenaire sexuel, ce qui peut s'avérer une tâche ardue, qui expose l'individu à des risques supplémentaires de prédation, de contracter des maladies, et qui demande une énergie considérable. Les plantes à fleurs, par exemple, produisent des structures florales magnifiques, avec parfois du nectar sucré en quantité, pour attirer les insectes pollinisateurs, ainsi disperser du pollen et en recevoir d'autres plantes. Ce faisant, elles dépensent beaucoup d'énergie, et attirent nombre d'insectes pilleurs de nectar ou de pollen, mais qui ne sont pas toujours des pollinisateurs... De nombreuses espèces d'animaux produisent des ornements sophistiqués pour attirer un partenaire sexuel, phénomène qui culmine chez certaines espèces d'oiseaux comme le Paon. Les mâles sont parés d'un plumage extravagant, qui les rend plus visibles par les prédateurs, et qui les handicape pour fuir ou se cacher. La parade amoureuse demande souvent beaucoup d'énergie et elle est par nature peu discrète, pouvant donc attirer des prédateurs. Chez l'espèce humaine également, la recherche des partenaires sexuels exige du temps et des ressources...

Et pourtant, de nombreuses espèces sont tout à fait capables de se passer de sexe pour leur reproduction, en optant pour le clonage. Certaines plantes se reproduisent de façon asexuée par leurs stolons, des tiges rampantes, comme chez le Fraisier, ou par leurs tubercules, comme la Pomme de terre. Cette capacité de clonage est d'ailleurs largement exploitée par les jardiniers qui pratiquent le bouturage ou le marcottage. Les champignons sont également très doués pour le clonage : les moisissures des fruits, par exemple, produisent des milliers de spores asexuées, qui sont dispersées très loin par le vent. Chez les animaux aussi

la reproduction asexuée est plus commune qu'on ne le pense ; elle est en général appelée parthénogenèse. Un exemple très connu est celui des pucerons : ils se multiplient par voie clonale à la belle saison, et les lignées les mieux adaptées aux conditions locales prolifèrent. Vers l'automne, des individus sexués sont produits, et les pucerons passent donc par une étape sexuée de leur cycle avant l'hiver, qu'ils passeront à l'état d'œuf dormant. Ici, il y a alternance temporelle des modes de reproduction, et le sexe a été conservé pour la période de plus grand stress. Parfois, le sexe est totalement facultatif. C'est ce qui se produit chez les Phasmes, un groupe d'insectes mimétiques imitant les brindilles : en présence de mâles, les femelles pratiquent le sexe. En leur absence, les femelles se reproduisent par parthénogenèse. Certaines espèces se passent même complètement de sexe depuis des temps immémoriaux. Les plus célèbres de ces espèces sont les Rotifères bdelloïdes, un groupe d'animaux qui a arrêté le sexe il y a près de 40 millions d'années et qui néanmoins réussit à se diversifier morphologiquement en plusieurs centaines d'espèces différentes (Welch & Meselson 2000). Il existe de nombreuses autres espèces totalement clonales, notamment chez les champignons, les fougères, les nématodes, les insectes, et les poissons. Les espèces sexuées sont cependant de loin les plus fréquentes dans le monde vivant, ce qui reste une des grandes énigmes scientifiques actuelles. À l'heure où le clonage chez l'être humain n'apparaît plus comme de la simple science-fiction, la question de savoir quels sont les avantages d'avoir des descendants différents de soi-même et différents les uns des autres est pourtant légitime.

Pourquoi faire du sexe ?

Une des hypothèses les plus connues pour expliquer le succès de la reproduction sexuée réside dans la création de diversité (à l'opposé, la multiplication clonale ne fait que reproduire à l'identique l'individu qui la pratique, aux mutations près). De fait, la fusion entre gamètes issus d'individus différents, la recombinaison et la ségrégation des chromosomes permet de créer des combinaisons génétiques nouvelles. La sexualité est généralement vue comme un générateur de variabilité génétique. De fait, la reproduction sexuée est caractérisée par deux phénomènes biologiques fondamentaux : la recombinaison, qui réassocie différemment entre eux des allèles de différents gènes localisés sur le même chromosome ou sur des chromosomes différents, et la ségrégation, qui réassocie différemment entre eux les chromosomes, c'est-à-dire

les allèles du même gène, chez les organismes diploïdes. Ces réarrangements d'allèles permettent que les descendants diffèrent génétiquement de leurs parents, et diffèrent génétiquement entre eux. La question de savoir si la reproduction sexuée va être avantagée au cours de l'évolution par rapport à la reproduction clonale revient donc à se demander si des descendants génétiquement hétérogènes, et différents de leurs parents, ont une meilleure valeur sélective que des clones, c'est-à-dire s'ils survivent mieux et arrivent à se reproduire davantage. Les réponses peuvent être très différentes à court terme et à long terme. À court terme, casser des combinaisons alléliques de parents qui ont réussi à survivre jusqu'à l'âge adulte peut apparaître comme une mauvaise idée : pourquoi changer une équipe d'allèles qui gagne ? Si l'on considère maintenant le long terme, générer de la variabilité génétique permet de mieux répondre à la sélection naturelle, ce qui paraît avantageux à première vue. Mais pour que ce phénomène permette à la reproduction sexuée de se maintenir face à la reproduction clonale, beaucoup plus efficace en termes de nombre de descendants, il faut que la nécessité de faire face à des pressions sélectives intervienne très souvent. On estime que la pression de sélection devrait changer au moins toutes les cinq générations pour permettre de maintenir la reproduction sexuée face à la clonalité. Cela paraît peu probable si l'on considère un environnement physique (le climat, par exemple). L'environnement physique ne change pas tellement d'une génération à l'autre, surtout pour des espèces à générations courtes. Alors pourquoi les parents, qui ont des combinaisons de gènes assez bonnes pour arriver en bonne santé à l'âge adulte, s'obstinent-ils à mélanger leurs gènes avec d'autres individus, au risque de créer chez leurs enfants des combinaisons génétiques moins bien adaptées ? On peut toujours avancer qu'il est avantageux de conserver un potentiel d'adaptation pour faire face à d'éventuelles pressions de sélection imposées par un environnement changeant. Cependant, la clonalité confère un tel avantage numérique en termes de reproduction, que des femelles parthénogénétiques devraient envahir les populations sexuées avant même que l'environnement n'ait eu le temps de changer. Pour expliquer que le sexe se maintienne chez la majorité des espèces actuelles, il faut donc lui trouver un avantage à très court terme, et un avantage assez fort pour contrebalancer les coûts considérables imposés par la sexualité. Quel est donc l'avantage immédiat de la sexualité qui permet son maintien dans le monde vivant ?

Importance des parasites : l'enfer c'est les autres

La plus grande part de la mortalité chez les plantes et les animaux est causée par d'autres êtres vivants, en particulier par leurs parasites. Même quand ils ne tuent pas directement, les parasites provoquent souvent une réduction du nombre de descendants, en stérilisant leurs hôtes, ou en leur dérobant des ressources qu'ils ne pourront donc plus investir dans leur progéniture. Les moisissures, par exemple, peuvent détruire complètement les fruits d'une plante, ou l'épuiser au point qu'elle n'arrive plus à produire de graines. Les bactéries ou les virus causant des maladies chez des animaux peuvent, sinon les tuer, au moins les affaiblir au point qu'ils soient moins capables de s'occuper de leurs petits. Les parasites ne sont donc pas juste un facteur supplémentaire de l'environnement : ils constituent une pression de sélection très importante, et surtout, ils évoluent eux-mêmes. Les parasites évoluent même très vite. Ils sont le plus souvent de petite taille, ce qui leur permet de se reproduire rapidement et d'avoir des tailles de populations considérables. Le virus HIV, par exemple, peut réaliser jusqu'à 300 générations par an, c'est-à-dire presque une par jour, et il y a en moyenne un million de particules virales chez un malade développant le sida. Ces chiffres expliquent les énormes potentialités d'adaptation du virus HIV : parmi toutes les particules virales produites en permanence, il y en aura toujours une qui portera la mutation permettant de contourner un gène de résistance chez l'homme ou un nouveau médicament.

La diversité génétique créée par la reproduction sexuée pourrait être un avantage immédiat dans la lutte contre les parasites (Giraud & Penet 2009, Lively 2010, Hamilton *et al.* 1990). Les parasites évoluent en permanence sous la pression de sélection de leurs hôtes : seuls les parasites qui parviennent à infecter des hôtes peuvent laisser leurs gènes à la génération suivante. Et les parasites capables de coloniser les génotypes d'hôtes les plus fréquents dans la population auront un grand avantage adaptatif. Les hôtes sont en retour sélectionnés pour résister à ces parasites, mais ils évoluent en général moins vite qu'eux, ayant des générations plus longues. La reproduction sexuée serait alors un avantage à court terme : la recombinaison permet de créer des descendants différents de soi-même, et ainsi d'éviter que les parasites qui se sont adaptés aux parents soient immédiatement capables d'infecter leurs descendants. La reproduction sexuée serait aussi un avantage à moyen terme, la diversité génétique d'une population permettant une réponse plus rapide à la sélection. Imaginons une espèce d'escargots faisant

cohabiter dans un même lac des individus sexués et des individus capables de se cloner ; lesquels laisseront le plus de descendants, entraînant au fil des générations la disparition de l'autre forme ? Les clones ont l'avantage d'une reproduction deux fois plus rapide, mais ils constituent des génotypes fréquents. Ils sont donc la cible préférentielle des parasites, qui s'adaptent plus vite aux génotypes qu'ils rencontrent plus souvent.

Les autres hypothèses pour expliquer le maintien du sexe : manipulation, réparation de l'ADN et diversité des niches écologiques

Même si l'hypothèse des parasites paraît convaincante, à la fois par ses arguments théoriques et par les nombreuses données biologiques qui l'étayent, il reste quelques ombres au tableau. En particulier, certains scientifiques considèrent que beaucoup de parasites n'ont pas de conséquences assez graves sur la survie ou la fécondité pour que ces effets contrebalancent les coûts du sexe. Les effets des différents parasites se cumulent, bien sûr, mais est-ce toujours suffisant face au double coût du sexe ?

Il existe d'autres hypothèses pour expliquer pourquoi autant d'organismes investissent des efforts considérables dans la reproduction sexuée, malgré ses coûts et sa faible efficacité en termes de nombre de descendants (voir les synthèses par Otto 2009, Otto & Lenormand 2002). Une hypothèse intrigante est celle de la manipulation : le sexe ne serait effectivement pas avantageux pour les organismes qui le font, mais il serait provoqué par des éléments génétiques égoïstes à qui il permettrait de se copier et de se transférer chez d'autres individus (Hickey 1982). Par exemple, la sexualité chez les bactéries est induite par de petits bouts d'ADN circulaires, les plasmides, qui se transmettent ainsi à d'autres cellules en les faisant « conjuguer² » (Judson 2002). Cependant, si cette hypothèse peut effectivement expliquer l'origine de la reproduction sexuée, on imagine difficilement comment elle pourrait expliquer son maintien : si la reproduction sexuée n'a pas d'avantage intrinsèque, tout gène de résistance à ces éléments génétiques manipulateurs la provoquant devrait être rapidement sélectionné.

Une autre hypothèse pour expliquer la persistance de la reproduction sexuée est la réparation de l'ADN (Bernstein *et al.* 1989), cette longue

2. Les bactéries échangent de l'information génétique par un système moins codifié que la méiose : elles peuvent absorber de l'ADN du milieu environnement ou « conjuguer », c'est-à-dire émettre un tube qui permet de transmettre un bout d'ADN à une autre bactérie.

molécule en double hélice qui porte l'information génétique de tout organisme vivant. L'ADN est fréquemment endommagé, en particulier par les UV solaires, et le sexe permettrait de le réparer, en copiant sur l'ADN d'un autre individu une information génétique intacte. Mais cette hypothèse n'est pas valable chez les organismes diploïdes, qui portent déjà deux copies de chaque gène, ni chez les organismes multi-cellulaires, comme le sont la plupart des plantes, animaux, et champignons, puisqu'il existe un remplacement régulier des cellules endommagées. D'autre part, on trouve justement souvent les espèces asexuées dans les habitats où les UV sont les plus forts, près des pôles et aux hautes altitudes, ce qui est contraire à ce qui est prédit par l'hypothèse de réparation de l'ADN.

L'hypothèse dite du « cliquet de Muller » (Muller 1932) se fonde sur le fait que des mutations défavorables se produisent régulièrement dans toutes les espèces. Les mutations s'accumulent donc au fil du temps. Or, seul le sexe permet de créer par recombinaison un individu sans mutation défavorable à partir de deux parents qui portent des mutations différentes. On pourrait imaginer que la sélection naturelle arrive à ne conserver dans les populations que des individus qui ne portent pas de mutations défavorables. Le problème est que les populations naturelles ne sont pas infinies. À chaque génération, un nombre restreint de descendants est produit, et donc un nombre restreint de génotypes. Par conséquent, il arrive régulièrement que les génotypes qui portaient le moins de mutations défavorables dans la génération précédente ne soient plus représentés dans la génération suivante, juste par le fait du hasard des types de génotypes produits. Et il est impossible de les recréer sans le sexe. On arrive donc avec la clonalité à un système de cliquet, dans lequel les classes de génotypes avec le moins de mutations disparaissent régulièrement, et sont impossibles à recréer. Les populations accumulent donc de plus en plus de mutations défavorables, inexorablement. Ce phénomène est cependant très lent, et ne semble pas faire le poids face à la rapidité à laquelle des femelles capables de se cloner devraient envahir une population de sexués.

Les dernières explications évolutives pour le maintien du sexe invoquent les avantages de produire des descendants hétérogènes (Burt 2000). L'hypothèse de la « rive luxuriante » suppose qu'il existe de nombreux habitats différents, et qu'il peut être avantageux de produire des enfants très différents, adaptés à différents habitats, pour qu'ils ne se retrouvent pas en compétition directe les uns avec les autres. L'hypothèse de la loterie suppose que l'environnement change assez souvent, et qu'il peut donc être avantageux de produire des enfants très différents, avec l'espoir qu'au moins quelques-uns seront bien adaptés au nouvel environnement.

La solution du mystère : une sélection à l'échelle des espèces ?

Une dernière hypothèse pour expliquer le maintien de la reproduction sexuée dans le monde vivant est une sélection à l'échelle des espèces (Gouyon 1999, Gouyon & Giraud 2009a et b). L'idée est que toutes les espèces qui peuvent devenir clonales le deviennent, parce que des mutantes parthénogénétiques envahissent rapidement les populations, mais qu'ensuite ces espèces sont incapables de s'adapter à long terme aux changements environnementaux, et elles s'éteignent, à plus ou moins brève échéance. Nous ne pouvons donc observer actuellement que les espèces qui n'ont pas pu devenir asexuées, pour une raison ou une autre, et qui sont donc les seules générant assez de variabilité génétique sur le long terme pour s'adapter et persister. Lorsqu'on observe une phylogénie des espèces sexuées et asexuées, on trouve qu'effectivement les espèces asexuées sont toutes récentes. Comme si toutes les espèces asexuées qui sont apparues il y a longtemps s'étaient éteintes et que ne subsistaient que celles chez lesquelles la transition du sexe vers la parthénogenèse s'était opérée récemment. Si certaines espèces ne peuvent pas devenir clonales, c'est que le sexe est physiologiquement lié à d'autres fonctions indispensables. Par exemple, on trouve souvent le sexe lié à la production de formes de résistance ou de dispersion. Chez les pucerons, les rotifères, les plantes ou les champignons, les œufs, les graines ou les spores permettent de résister à diverses contraintes, comme des hivers rigoureux ou des périodes de sécheresse. Chez ces espèces, cette liaison fait que la perte du sexe est catastrophique à court terme, non pas en elle-même, mais parce qu'elle induit aussi la perte de la fonction de résistance. En gros, ces espèces resteraient sexuées parce qu'elles ne pourraient pas faire autrement, que ce soit parce qu'elles ne peuvent simplement pas perdre le sexe (comme les mammifères, chez qui les œufs parthénogénétiques ne peuvent simplement pas se développer correctement à cause de mécanismes épigénétiques³) ou parce que, si elles le perdent, elles perdent aussi une autre fonction essentielle (comme la survie hivernale chez les pucerons). Finalement, nous n'observerions donc à l'heure actuelle que les espèces qui n'ont pas pu perdre la sexualité, à cause de contraintes ou de liaison entre sexe et organes de survie. Toutes les espèces qui auraient pu se passer de sexe seraient devenues rapidement asexuées et auraient disparu car elles ne pourraient pas évoluer assez vite. Il s'agirait donc bien

3. Modifications transmissibles d'une génération à l'autre et réversibles de l'expression génique sans altération des séquences nucléotidiques.

d'une sélection à l'échelle de l'espèce : une sélection pour les espèces incapables de se passer de sexe, à cause de contraintes, et non d'un avantage à court terme du sexe.

Pourquoi des sexes différents ? Pourquoi des mâles et des femelles ?

L'existence même de la sexualité reste donc une énigme scientifique, mais elle n'est pas la seule concernant la reproduction. Une autre question qui intrigue toujours les scientifiques est de comprendre pourquoi il existe des sexes différents : pourquoi existe-t-il des individus phénotypiquement différenciés en mâles et femelles ? Encore une fois, la question paraît surprenante, tant nous sommes habitués à ce que la sexualité doive se produire par l'accouplement d'un mâle et d'une femelle chez les animaux. Mais, de nouveau, cet état de fait mérite une explication évolutive : comment la sélection naturelle a-t-elle pu favoriser l'apparition d'individus qui acceptent de mettre beaucoup d'énergie et de ressources pour la production de gros œufs ou de gros ovules (ce qui est la définition d'une femelle), et de se faire féconder par des individus qui produisent des petits spermatozoïdes qui n'apportent pas de ressources énergétiques ou nutritives (ce qui est la définition des mâles). D'ailleurs, de nombreuses espèces ne montrent pas de différenciation en mâles et femelles pour les partenaires sexuels : chez de nombreux champignons, ciliés et autres protistes, tous les individus produisent des gamètes de même taille, ce qui paraît être la situation ancestrale dans l'arbre du vivant. À partir de cette situation dite d'« isogamie », il est facile d'imaginer pourquoi la production de plus petits gamètes pourrait être sélectionnée, si mettre moins de ressources dans chaque gamète permet d'en produire plus : émettre plus de gamètes devrait évidemment permettre de laisser plus de descendants. Ces « mâles » parasiteraient en quelque sorte les plus gros gamètes existant dans la population. Mais il est plus difficile de comprendre pourquoi les individus produisant les gros gamètes persisteraient dans les populations, voire pourquoi des individus produisant des gamètes encore plus gros, encore plus gorgés de ressources, pourraient être avantagés, menant au phénotype « femelle ». Mais si les œufs ont besoin d'une certaine quantité minimale de ressources pour pouvoir se développer normalement, il peut effectivement être avantageux que les gros gamètes soient encore plus gros, si des petits gamètes deviennent fréquents dans la population, qui n'apportent aucune ressource. Un individu produisant des gamètes de taille intermédiaire n'aura en effet ni l'avantage de produire de nombreux gamètes,

ni l'espérance que ses descendants arriveront à se développer, car ils manqueront de ressources (Parker *et al.* 1972). Les individus produisant des petits gamètes auront toujours l'avantage d'en émettre plus, mais ils ne peuvent pas envahir complètement la population, car ils ne peuvent laisser des descendants viables qu'en fécondant des gros gamètes : s'ils deviennent trop fréquents, les petits gamètes seront désavantagés, car ils ne trouveront que des petits gamètes avec qui fusionner. Dans une situation où de nombreux petits gamètes sont présents, les gros gamètes peuvent être donc tout de même avantagés car ils sont toujours assurés de laisser assez de ressources à leurs descendants pour qu'ils se développent, contrairement aux petits gamètes. Mais un mystère reste entier : pourquoi les gros gamètes ne peuvent-ils pas fusionner avec un autre gros gamète plutôt que de se faire systématiquement parasiter par un petit gamète qui n'apporte aucune énergie aux descendants ?

Une hypothèse, de prime abord assez surprenante, est liée à la transmission des mitochondries, ces petits organites logés au sein des cellules et qui lui sont nécessaires pour produire son énergie. Il existe de nombreuses mitochondries par cellule, il peut donc exister une compétition entre elles : celle qui se répliquera le plus rapidement envahira l'organisme et aura plus de chances d'être transmise à la génération suivante. Cela même aux dépens de l'organisme qui la porte : si une mitochondrie produit moins d'énergie pour la cellule mais que cela lui permet de se répliquer plus vite, elle sera avantagée par rapport aux autres en étant transmise plus fréquemment. Ce scénario correspond bien à l'existence de mutantes « petites » connues chez certaines mitochondries de levures. Une telle situation serait évidemment désavantageuse pour l'organisme dans son ensemble, qui se retrouverait avec des mitochondries peu efficaces. Des chercheurs ont donc avancé l'hypothèse que les sexes différents n'auraient évolué que pour permettre la transmission des mitochondries par un seul parent (Hurst & Hamilton 1992). De fait, les mitochondries sont le plus souvent transmises uniquement par la mère, et exceptionnellement uniquement par le père, comme chez certains cyprès. Cette hérédité uniparentale empêche effectivement l'évolution de mitochondries moins efficaces car le destin des mitochondries devient lié à celui de l'organisme qui le porte : une lignée de mitochondries moins efficace diminuera le nombre de descendants de l'organisme qui la porte, et donc le nombre de ses propres descendants⁴. Elle ne peut plus contrebalancer sa moindre efficacité

4. Voir l'article de Marc-André Selosse, p. 35.

énergétique par une plus grande capacité de réplication et donc de transmission dans les descendants : une seule lignée de mitochondrie est de toute façon transmise dans les descendants dans la situation d'hérédité uni-parentale. S'il apparaît donc effectivement avantageux pour le génome nucléaire de forcer une hérédité uniparentale des mitochondries, et si les mitochondries sont effectivement le plus souvent transmises par un des sexes, il apparaît en fait que cette liaison n'est pas parfaite : certains champignons, par exemple, possèdent d'autres mécanismes permettant une hérédité uniparentale des mitochondries, tout en produisant tout de même des gamètes mâles et femelles (Billiard *et al.* 2011). Sans doute l'hérédité des mitochondries s'est plutôt greffée sur un système préexistant de sexes différenciés. La question originale demeure donc : pourquoi existe-t-il des sexes différents et pourquoi les individus produisant des gros gamètes ne peuvent-ils pas se croiser entre eux ?

Une autre hypothèse suggère que des sexes différents et séparés permettent d'éviter la dépression de consanguinité⁵, comme chez les plantes et chez les animaux. Effectivement, les croisements par autofécondation révèlent souvent des mutations délétères en les rendant homozygotes, et l'existence de sexes séparés empêche l'autofécondation. Si cette hypothèse paraît très plausible chez les animaux, elle paraît plus difficile à appliquer aux plantes et aux champignons : dans ces groupes, chez de nombreuses espèces, tous les individus peuvent produire des petits et des gros gamètes, qui peuvent très bien réaliser de l'autofécondation, et on parle alors d'hermaphrodisme. Le mystère de l'évolution de fonctions mâles et femelles n'est donc pas encore complètement résolu...

Ce mystère se complique encore lorsqu'on apprend qu'il existe chez de nombreuses espèces de plantes et de champignons des « types sexuels ». Ce sont des catégories de gamètes qui ont la même taille, mais ne peuvent se croiser qu'entre types différents. Il existe des mécanismes de reconnaissances moléculaires qui n'autorisent la fusion qu'entre gamètes portant des allèles différents aux gènes de type sexuel. Ce système empêche l'autofécondation chez de nombreuses espèces de plantes hermaphrodites ; ce sont les systèmes d'auto-incompatibilité, qui permettent vraisemblablement de limiter la dépression de consanguinité. Chez les champignons, les types sexuels n'empêchent pas l'autofécondation⁶, mais empêchent les croisements entre clones, génétiquement

5. On appelle dépression de consanguinité la baisse de viabilité ou de fertilité des individus consanguins par rapport à celles des individus issus d'un croisement aléatoire dans la population.

6. L'autofécondation est une fertilisation entre deux gamètes génétiquement différents mais provenant de méioses du même individu diploïde.

identiques, ce qui limiterait évidemment l'intérêt de supporter le coût de la reproduction sexuée (Billiard *et al.* 2011). Le sexe entre clones haploïdes identiques, tel qu'empêché chez les champignons portant des types sexuels, ne permettrait pas en effet de bénéficier des avantages de la recombinaison et ne créerait aucune variabilité génétique. Les types sexuels chez les champignons auraient donc évolué pour empêcher les croisements entre clones, car les lignées clonales sont fréquentes chez ces organismes. De façon assez peu satisfaisante pour les scientifiques, qui cherchent toujours à unifier leurs théories, il semble donc que l'évolution des sexes et des types sexuels aient différentes causes évolutives dans les différents groupes, mais de nombreuses questions restent en suspens.

Pourquoi seulement deux sexes le plus souvent ?

Par exemple, une question intéressante, et de nouveau *a priori* surprenante, est : pourquoi existe-t-il le plus souvent seulement deux sexes ou deux types sexuels ? Il s'agit de la situation la plus fréquente et pourtant la plus désavantageuse : avec deux sexes ou deux types sexuels, chaque gamète est incompatible avec la moitié de la population, et tout nouveau sexe ou type sexuel (qui serait par définition compatible avec les deux sexes ou types sexuels existants mais incompatible avec lui-même) devrait avoir un énorme avantage, et augmenter en fréquence dans la population. Il devrait donc y avoir de nombreux sexes ou types sexuels dans les populations. Nous sommes tellement habitués à notre déterminisme du sexe humain avec des chromosomes sexuels X et Y et à la forte différenciation phénotypique en mâles et femelles, que nous avons du mal à même imaginer la possibilité d'un troisième sexe. Pourtant, il n'existe aucune impossibilité *a priori*, et même, il existe des organismes avec des dizaines, voire des milliers de types sexuels (Cassleton & Kues 2007). Chez les champignons poussant dans nos sous-bois, par exemple, et dont nous nous régalons tous les automnes, cette situation est fréquente : il existe littéralement des milliers de types sexuels différents, chacun étant compatible avec tous les autres. De même, il existe des dizaines d'allèles aux systèmes d'auto-incompatibilité chez les plantes, qui constituent des types sexuels, et il existe des ciliés qui possèdent une dizaine de types sexuels différents. Pourtant, même chez les champignons, la plupart des espèces ne possèdent que deux types sexuels, ce qui semble *a priori* le plus désavantageux. L'explication du maintien de seulement deux sexes ou deux types sexuels pourrait résider dans nos hypothèses précédentes : si l'hérédité des mitochondries est liée

à un sexe ou à un type sexuel, comme c'est le cas en fait chez les plantes et les animaux, et beaucoup de champignons, alors l'émergence d'un troisième sexe ou d'un troisième type sexuel peut être compliquée : comment gérer la transmission uniparentale des mitochondries quand il existe de nombreux types de parents possibles ? Qui va l'emporter sur les autres ? Si c'est simple avec deux sexes (la mère transmet toujours les mitochondries, et jamais le père, qui de toute façon ne met pas beaucoup de cytoplasme dans ses spermatozoïdes), cela devient difficilement gérable avec des dizaines de types sexuels... (Hurst 1996).

Conclusion

La reproduction pose donc de nombreuses questions passionnantes à la biologie évolutive, dont certaines sont encore loin d'être résolues malgré un demi-siècle de recherches acharnées. Pourquoi la reproduction sexuée est-elle aussi fréquente ? Pourquoi existe-t-il des sexes différents ? Pourquoi le plus souvent deux ? De nombreux modèles mathématiques ont été construits, qui permettent de tester la robustesse des hypothèses et d'imaginer des tests possibles. Nous manquons cependant de tests expérimentaux de ces hypothèses, pour différentes raisons : l'évolution est un processus opérant sur des échelles de temps bien plus grandes que celle de la vie humaine et les chercheurs se sont encore trop peu intéressés aux groupes taxonomiques en dehors des plantes et des animaux, comme les champignons et les protistes, qui présentent pourtant plus de variabilité dans leurs modes de reproduction et systèmes sexuels.

Bibliographie

- BERNSTEIN H., HOPF F.A. & MICHOD R.E. (1989). The evolution of sex: DNA repair hypothesis. In *The sociobiology of sexual and reproductive strategies* (ed. A. RASA, C. VOGEL & E. VOLAND). Chapman and Hall, London, 4.
- BILLIARD S., LOPEZ-VILLAVICENCIO M., DEVIER B., HOOD M.E., FAIRHEAD C., GIRAUD T. (2011). Having sex, yes, but with whom? Inferences from fungi on the evolution of anisogamy and mating types. *Biological Reviews* **86**, 421-442.
- BURT A. (2000). Perspective: sex, recombination, and the efficacy of selection - was Weismann right? *Evolution* **54**, 337-351.
- CASSELTON L.A. & KUES U. (2007). The origin of multiple mating types in the model mushrooms *Coprinopsis cinerea* and *Schizophyllum commune*. In *Sex in fungi: molecular determination and evolutionary implications* (ed. J. HEITMAN, J.W. KRONSTAD, J.W. TAYLOR & L.A. CASSELTON). ASM Press, Washington DC, 142-147.
- DAWKINS R. (1997). La loi des gènes. In *Dossier Pour la Science, L'Évolution*, 14-19.

- GIRAUD T. & PENET L. (2009). Le sexe, un outil de lutte séculaire contre nos parasites. In *Aux Origines de la Sexualité* (éd. P.-H. GOUYON). Fayard, Paris.
- GOUYON P.-H., MAURICE M., REBOUD X. & TILL-BOTTRAUD I. (1993). Le sexe pour quoi faire ? *La Recherche* **250**, 70-76.
- GOUYON P.-H., HENRY J.-P. & ARNOULD J. (1997). *Les avatars du gène. La théorie néodarwinienne de l'évolution*. Belin, Paris.
- GOUYON P.-H. (1999). Sex: a pluralist approach includes species selection. (One step beyond and it's good). *J. Evol. Biol.* **12**, 1029-1030.
- GOUYON P.-H. & GIRAUD T. (2009). Tout est-il vraiment pour le mieux dans le meilleur des mondes sexués ? In *Aux Origines de la Sexualité* (éd. P.-H. GOUYON). Fayard, Paris.
- GOUYON P.-H. & GIRAUD T. (2009). Le sexe et l'évolution. In *Les mondes darwiniens, Les sciences de l'évolution aujourd'hui* (éd. T. HEAMS, P. HUNEMAN, G. LECOINTRE & M. SILBERSTEIN). Syllepse, Paris.
- HAMILTON W.D., AXELROD R., & TANESE R. (1990). Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *PNAS* **87**, 3566-3573.
- HICKEY D. (1982). Selfish DNA: a sexually-transmitted nuclear parasite. *Genetics* **101**, 519-531.
- HURST L.D. & PECK J.R. (1996). Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. *Trends Ecol. Evol.* **11**, 46-52.
- HURST L.D. (1996). Why are there only two sexes? *Proc. R. Soc. Lond. B* **263**, 415-422.
- HURST L.D. (1992). Cytoplasmic fusion and the nature of sexes. *Proc. R. Soc. Lond. B* **247**, 189-194.
- JUDSON O. (2002). *Dr. Tatiana's sex advice to all creation*. Metropolitan Books, New York, 233-234.
- LIVELY C.M. (2010). A review of Red Queen models for the persistence of obligate sexual reproduction. *J. Hered.* **101**, S13-S20.
- MULLER H.J. (1932). Some genetic aspects of sex. *Am. Nat.* **8**, 118-138.
- OTTO S.P. (2009). The evolutionary enigma of sex. *Am. Nat.* **174**, S1-S14.
- OTTO S.P. & LENORMAND T. (2002). Resolving the paradox of sex and recombination. *Nat. Rev. Genet.* **3**, 252-261.
- PARKER G.A., BAKER R.R. & SMITH V.G.F. (1972). The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. Theor. Biol.* **36**, 181-198.
- STEARNS S.C. (ed.) (1987). *The evolution of sex and its consequences*. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston.
- WELCH D.M. & MESELSON M. (2000). Evidence for the evolution of bdelloid rotifers without sexual reproduction or genetic exchange. *Science* **288**, 1211-1215.