

Wolbachia et le concept de spéciation infectieuse

Autor(en): **Zampieri, Fabio**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin romand d'entomologie**

Band (Jahr): **23 (2005-2006)**

Heft 2

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-986335>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

***Wolbachia* et le concept de spéciation infectieuse**

par Fabio ZAMPIERI, 35 ch. de Grange Canal, CH-1208 GENEVE

Le concept de spéciation en biologie évolutive

À partir de la synthèse néodarwinienne des années trente et quarante du XXe siècle, on a établi qu'il y a quatre éléments fondamentaux dans le processus d'évolution: mutation, recombinaison, isolation et sélection naturelle. Toutefois encore aujourd'hui on est loin d'une claire compréhension de toutes les différentes formes d'interactions de ces quatre éléments dans la formation des nouvelles espèces (Mayr, 1954, trad. it. 1976).

Darwin avait compris que la formation des nouvelles espèces était le point crucial de l'évolution. Il avait également compris que la spéciation était équivalente à l'établissement d'une barrière reproductive entre une population et sa population d'origine (Futuyama, 1970; Mayr, 1982). D'ailleurs dans la pensée de Darwin le rôle respectif de l'isolation géographique et de la sélection naturelle dans le processus de la formation des espèces n'était pas clair. D'un côté Darwin considérait l'isolation géographique comme un élément important soumis à la sélection naturelle. De l'autre il semblait considérer les deux mécanismes comme alternatifs (Mayr, 1982).

En réalité isolation géographique et sélection naturelle sont deux mécanismes complémentaires qui ont un poids différent selon que l'on parle de spéciation «sympatrique» ou de spéciation «allopatrique».

La spéciation sympatrique est une spéciation qui se met en place à l'intérieur d'une population homogène de trois façons différentes (Mayr, 1982, trad. it. 1999, p. 552) :

- 1) Spéciation causée par une sélection qui partage la distribution génétique selon une courbe bimodale.
- 2) Spéciation «allochronique» due au glissement des saisons d'accouplement.

3) Spéciation due à la colonisation d'un nouvel hôte dans le cas d'une espèce liée à un hôte spécifique.

La spéciation allopatrique correspond à la naissance d'une nouvelle espèce qui se manifeste dans les zones plus périphériques de la distribution géographique d'une population. Ce type de spéciation est strictement lié au concept de flux génétique. Dans une grande population, les échanges génétiques parmi les individus sont tels que la sélection naturelle favorise normalement les gènes «factotum», c'est-à-dire les gènes qui sont bénéfiques à l'intérieur de plusieurs contextes génétiques et du milieu. Dans une zone périphérique, une partie de la population peut se trouver isolée au point de diminuer au-dessous d'un certain niveau les échanges avec la population d'origine. Dans ce cas, le flux génétique est réduit aux échanges parmi peu d'individus isolés et, dans cette situation, la sélection naturelle peut favoriser des gènes ayant de forts avantages, mais uniquement en relation avec un contexte très spécifique. En conséquence, ces populations isolées sont dans la situation la meilleure pour donner naissance à de nouvelles espèces. Selon Ernst Mayr, la spéciation allopatrique est le mécanisme idéal pour expliquer non seulement la naissance de nouvelles espèces, mais également la naissance de nouveaux taxa supérieurs (Mayr, 1947; 1954, trad. it. 1976).

Comme on peut le voir, la sélection naturelle est active dans les deux types de spéciation.

Dans la spéciation sympatrique on a tout d'abord une variation du patrimoine génétique, du comportement ou du milieu. La partie de la population qui a un avantage sur la base d'une telle variation bénéficie d'une croissance numérique qui porte à la formation graduelle d'une nouvelle espèce. Darwin, même s'il donnait beaucoup d'importance à l'élément géographique, était plutôt proche d'une vision de la spéciation sympatrique qui correspond à une vision numérique de la sélection naturelle et de la spéciation.

Lorsqu'il écrit: "Si une variété prospère jusqu'à devancer numériquement l'espèce mère, on considérera la variété comme une espèce et l'espèce comme une variété; ou bien il peut arriver que la variété supplante ou détruise l'espèce mère; ou que toutes les deux coexistent, et dans ce cas-là elles seront classifiées comme espèces différentes" (Darwin, 1859, p. 123).

Darwin semble le défenseur d'une vision de l'évolution typique des savants comme Ronald Fisher et, plus récemment, George Williams. La

sélection naturelle est un mécanisme qui travaille sur les proportions numériques des gènes. La fitness d'un gène dépend seulement de sa distribution, c'est-à-dire de sa représentation quantitative par rapport à des gènes concurrents (Fisher, 1930; Willams, 1966). La naissance d'une nouvelle espèce est liée au succès quantitatif d'une variété sur une autre.

Dans la spéciation allopatrique il n'y a pas une variation qui porte à une supériorité numérique. Le premier degré du processus consiste en l'établissement d'une population périphérique et isolée, dans laquelle le flux génétique se réduit à des échanges parmi peu d'individus par rapport à la population d'origine. Une fois une telle condition établie, la sélection naturelle peut travailler en favorisant des gènes d'action spécifiques n'existant pas dans la population d'origine ou ne pouvant s'exprimer.

Comme on peut le voir, dans la spéciation allopatrique le rapport entre supériorité numérique des gènes et naissance d'une barrière reproductive est inversé. Dans la spéciation sympatrique on a tout d'abord la naissance de la barrière reproductive, due à une variation génétique, du comportement ou du milieu. C'est seulement après que l'on a la naissance d'une nouvelle population. Au contraire, dans la spéciation allopatrique on a la naissance d'une nouvelle population dans un premier temps, due à l'établissement d'une barrière contre le flux génétique, et ensuite la naissance d'une isolation reproductive due à la fixation de nouveaux gènes (Mayr, 1947, p. 264).

Wolbachia et ses manipulations

Les *Wolbachia* sont des bactéries endosymbiotiques des Arthropodes présentes notamment dans les cellules germinales des deux sexes. Elles sont transmises verticalement par voie maternelle, à travers le cytoplasme de l'œuf. *Wolbachia* fait partie d'un vaste groupe de bactéries parmi lequel se trouvent les ancêtres des mitochondries. La bactérie est commune parmi les insectes, les arachnides, les crustacés (en particulier dans les isopodes et les crevettes d'eau douce) et les nématodes.

Du moment que la bactérie est seulement transmise par les œufs, le mâle est pour elle une sorte de «prison évolutive» (Hurst et Randerson, 2002). Au moins deux des trois grandes manipulations de *Wolbachia* envers ces hôtes sont liées à son propre mécanisme de transmission.

1) Meurtre des descendants mâles.

- 2) Transformation des mâles en femelles.
- 3) Stérilité de certains accouplements.

Le fait que *Wolbachia* soit responsable de la modification du rapport des sexes et de l'établissement de barrières reproductives parfois complètes à l'intérieur d'une population peut porter à penser que la bactérie est un agent actif du processus de spéciation chez les organismes qu'elle parasite.

Meurtre des descendants mâles

Chez certaines espèces, comme le papillon africain *Acraea encedon* ou chez l'isopode *Armadillium vulgare*, *Wolbachia* tue les œufs destinés à produire des organismes mâles. Si cet acte peut sembler être un suicide individuel de la bactérie qui parasite un œuf mâle, c'est en réalité probablement une adaptation au bénéfice d'autres bactéries qui sont à l'intérieur des œufs femelles. En effet, pour la bactérie qui se trouve dans le mâle, le destin est déjà écrit parce qu'elle ne pourra pas avoir de descendance. D'ailleurs, en tuant les œufs mâles, la bactérie offre un banquet d'œufs morts pour les femelles qui viennent de naître, infectées par les mêmes souches de *Wolbachia*, et donc elle avantage indirectement les membres de sa propre lignée. Cette adaptation n'a pas encore été démontrée pour *Acraea encedon*, mais elle semble certaine pour la coccinelle *Adalia bipunctata* (*ivi*, p. 96). D'ailleurs, on peut dire que s'il est vrai que la sélection travaille en faveur du suicide de *Wolbachia* dans les œufs mâles, il est alors également vrai que la sélection travaille aussi en faveur de l'hôte, c'est-à-dire du développement de la capacité des mâles à distinguer les femelles infectées des femelles saines et donc de ne s'accoupler qu'avec ces dernières (*ivi*, p. 97), mais la situation n'est pas encore assez claire.

Les chercheurs Francis Jiggins, Gregory Hurst et Michael Majeurs ont étudié en détail les effets de l'altération du rapport des sexes causé par *Wolbachia* chez le papillon africain *Acraea encedon* (Higgins, Hurst & Majeurs, 1999).

Dans les espèces qui se reproduisent sexuellement, la femelle est normalement le sexe qui s'investit le plus dans la descendance pour des raisons bien connues (Maynard Smith, 1964). C'est pour cela que le choix de partenaires est normalement dans les mains des femelles. La situation inversée est liée, soit à un investissement majeur des mâles dans

les soins aux descendants, soit, à la limite, à des gènes égoïstes qui rendent les femelles plus nombreuses que les mâles. L'infection par *Wolbachia*, dans certains cas, semble renverser le rapport habituel des sexes, mais sans la présence ni d'un investissement accru des mâles dans les soins aux descendants, ni de gènes égoïstes.

Dans l'étude de Jiggins, Hurst et Majeurs, on a vu que les populations de *Acraea encedon* qui sont infectées à 100% par *Wolbachia* sont constituées presque exclusivement de femelles. Dans ce cas-là, les femelles ont le comportement sexuel typique des mâles dans les populations à majorité masculine et où les investissements pour les descendants sont majoritairement assumés par les femelles.

En étudiant deux populations différentes de *Acraea encedon*, on a vu que la population la plus infectée par *Wolbachia* avait un pourcentage de femelles plus élevé par rapport à la population la moins infectée. Dans la population fortement infectée, en outre, la femelle adoptait un comportement particulier. À la place de voler librement dans l'espace, les femelles se réunissent en groupe au-dessus de zones dépourvues de nourriture, comme le font les mâles lorsqu'ils se réunissent en groupes restreints, nommés par les biologistes *LEK*, attendant d'être choisis par les femelles. Des expériences de fécondation artificielle des femelles ont montré que, en effet, seules les femelles vierges se regroupent dans les *LEK's*, mais il n'est pas encore clair si ce sont les mâles qui effectuent directement le choix du partenaire (Higgins, Hurst & Majeurs, 1999).

Transformation des mâles en femelles

Chez les isopodes, *Wolbachia* transforme les futurs mâles en femelles et la détermination du sexe, dans certains cas, est presque complètement entre les mains de la bactérie. Les mâles de *Armadillium vulgare* ont des chromosomes ZZ et les femelles WZ (contrairement à la situation plus commune où les mâles sont XY et les femelles XX). Les femelles infectées produisent des descendants femelles ZZ ou WZ (mâles «transsexuels»). Étant donné que les femelles ZZ donnent naissance seulement à d'autres femelles ZZ, le chromosome W tendra à disparaître au cours des générations, même si pas complètement, parce que cela signifierait, entre autre, le suicide de la bactérie même (plus de mâles, plus d'espèce hôte à infecter). En effet, il semble que les mâles ont développé une préférence pour les femelles non infectées. En outre, lorsque les mâles s'accouplent avec les femelles ZZ (les mâles transsexuels), ils libèrent une quantité de sperme inférieure par rapport aux accouplements

«hétérosexuels» (Hurst et Randerson, 2002).

L'incompatibilité cytoplasmique

Wolbachia a la capacité de rendre stériles certains accouplements parmi les individus d'une même population. Cette stratégie a été dénommée «incompatibilité cytoplasmique» (IC) parce que la bactérie libère une toxine dans le cytoplasme des cellules spermatiques qui cause la perte de chromosomes du sperme après la fertilisation.

Wolbachia peut causer une IC complète ou incomplète.

En ce qui concerne l'IC incomplète, on sait que la toxine libérée dans le cytoplasme du sperme empêche l'accouplement entre un mâle infecté et une femelle saine. Dans les œufs des femelles infectées, la bactérie libère une antitoxine dans le cytoplasme des œufs qui neutralise la toxine dans le sperme. Cette stratégie avantage indirectement les femelles infectées, parce qu'elles peuvent s'accoupler tant avec des mâles sains qu'avec des mâles infectés.

L'IC complète représente sans doute le cas le plus intéressant d'un point de vue évolutif. Elle se réalise lorsqu'une population est infectée par deux lignées différentes de *Wolbachia*, nommées A et B. Chaque lignée produit une toxine et une antitoxine différente. Si la spéciation, comme on l'a dit, se mesure par l'établissement d'une barrière reproductive, l'IC complète causée par *Wolbachia* peut représenter un premier degré de spéciation qui précède les barrières écologiques et génétiques classiques.

Les chercheurs Seth Bordenstein, Patrick O'Hara et John Werren du département de biologie de l'Université de Rochester à New York ont publié dans *Nature* en 2001 un article intéressant sur l'IC complète causée par *Wolbachia* chez l'abeille parasite *Nasonia* (Bordenstein, O'Hara & Werren, 2001).

Nasonia est un complexe des trois espèces parasites «haplodiploïdes» où les femelles vierges peuvent produire des mâles haploïdes à partir des œufs non fécondés. *Nasonia vitripennis* est répandue dans le monde entier et parasite différentes espèces de mouches. *Nasonia giraulti* se trouve dans l'est de l'Amérique du nord alors que *Nasonia longicornis* habite l'ouest de l'Amérique du nord. Les trois espèces sont infectées à 100% par les deux lignées A et B de *Wolbachia*. La bactérie est à la base d'une IC complète chez *N.*

vitripennis et *N. giraulti*. Si on traite les deux espèces avec des antibiotiques, il reste tout de même des barrières reproductives qui empêchent la formation des hybrides. Par conséquent il n'est pas clair si l'IC a évolué avant ou après les autres barrières génétiques classiques.

Parmi *N. giraulti* et *N. longicornis*, au contraire, l'isolation reproductrice semble se situer seulement au niveau de l'IC complète, même si on est en présence de deux espèces bien distinctes, non seulement par rapport à la localisation géographique, mais aussi par rapport aux espèces qu'elles parasitent. En effet, si les deux espèces sont traitées avec des antibiotiques, elles deviennent interfécondes et les hybrides sont féconds et viables.

La stérilité et un fort taux de mortalité de la deuxième génération hybride sont les premières manifestations d'incompatibilité génétique. On pense que cette incompatibilité est causée par des gènes récessifs. Les mâles haploïdes de *Nasonia* sont une très bonne source d'étude parce que leurs gènes récessifs ont la possibilité directe de s'exprimer. On a vu d'ailleurs que les hybrides de deuxième génération de *N. giraulti* et *N. longicornis* précédemment traités avec des antibiotiques sont viables et féconds. Cela signifie que les incompatibilités génétiques entre les deux espèces ne se sont pas encore établies, même si on parle de deux espèces quand même bien distinctes (*ibidem*).

Si la parthénogenèse de *Nasonia* semble dépendre directement de l'action de la bactérie, c'est-à-dire de la restriction de la population des mâles et, par conséquent, de la nécessité pour les femelles vierges de produire des descendants sans être fécondées, il y a d'autres espèces qui, même si elles sont infectées par *Wolbachia*, sont parthénogénétiques pour des raisons non liées à la bactérie, comme dans le cas du termite *Reticulitermes speratus* (Matsuura, Fujimoto & Goka, 2004).

Conclusion

La spéciation infectieuse causée par *Wolbachia* est incompatible avec les modèles de spéciation classiques.

D'une part, elle ressemble à une spéciation sympatrique, parce que l'infection impose une barrière reproductrice à l'intérieur d'une population. D'ailleurs il n'y a ni changement génétique, ni développement numérique majeur d'une variété par rapport à une autre.

D'autre part, elle ressemble à une spéciation allopatrique, parce que l'infection a la même fonction qu'une barrière géographique qui empêche le flux génétique entre deux populations. D'ailleurs, on ne trouve pas une petite population à côté d'une vaste espèce, condition *sine qua non*, comme on l'a vu, de l'expression de certains gènes.

On peut donc dire que le cas de *Wolbachia* démontre au moins que la spéciation est une affaire complexe, irréductible à un ou plusieurs modèles. Dans chaque cas, en effet, il y a des variables tellement différentes qu'elles peuvent difficilement être incluses dans un modèle unique.

Il est également vrai que le concept de spéciation infectieuse a plusieurs points obscurs. Il est intéressant de rappeler ici les objections du biologiste américain Michael Wade face au concept de spéciation infectieuse. L'article date de 1994, il est donc assez ancien par rapport aux autres études citées sur *Wolbachia*. En outre, je n'ai pas pu vérifier certaines données, mais je trouve certaines argumentations tout de même assez significatives.

- 1) On sait qu'à l'isolation reproductive parmi une population d'hôtes suit l'isolation reproductive parmi les parasites dans un processus nommé co-évolution.
- 2) La spéciation est normalement un sous-produit de la divergence génétique graduelle parmi deux populations, tandis que la spéciation infectieuse est un processus bien plus rapide et sans base génétique.
- 3) L'IC incomplète semble être plus commune que l'IC complète.
- 4) Les modèles de co-évolution *Wolbachia*-hôte montrent que la direction habituelle de la co-évolution va de l'IC complète à l'IC incomplète.
- 5) On a une connaissance encore trop peu approfondie des premières étapes de l'infection de *Wolbachia* dans les populations naturelles. En laboratoire, si on infecte un nouvel hôte, l'infection se transmet difficilement aux générations successives (Wade,1994).

Bibliographie

Bordenstein S. R., F. P. O'Hara & J. H. Werren 2001. *Wolbachia-induced incompatibility precedes other hybrid incompatibilities in Nasonia*. Nature **409**: 707-710.

- Darwin F. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle of Life*. Murray, London.
- Fisher R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, London.
- Futuyama D. J. 1970. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Hurst L.D. & J. P. Randerson 2002. *Manipolatori occulti del sesso*. *Le Scienze* **405**: 94-99.
- Huxley J. A., C. Hardy et E. B. Ford (éds.) 1954. *Evolution as a process*. Allen and Unwin, London.
- Jiggins F. M., G. D. D. Hurst & M. E. N. Majeurs 2000. *Sex-ratio-distorting Wolbachia causes sex-role reversal in its butterfly host*. *Proceedings of The Royal Society. Biological Sciences* **267**: 69-73.
- Matsuura K., M. Fujimoto & K. Goka 2004. *Sexual and asexual colony foundation and the mechanism of facultative parthenogenesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera, Rhinotermitidae)*. *Insectes Sociaux* **51**: 325-332.
- Maynard Smith J. 1964. *Group Selection and Kin Selection*. *Nature* **201**: 1145-1147.
- Mayr E. 1947. *Ecological Factors in Speciation* *Evolution* **1**: 263-288.
- Mayr E. 1954. *Change of genetic environment and evolution*, in: Huxley, Hardy & Ford 1954, pp. 157-180 (trad. it. de N. Calef & J. Carboni in: Mayr, *Evoluzione e varietà dei viventi*. Einaudi, Torino 1983, pp. 78-112).
- Mayr E. 1982. *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press, London (trad. it. de B. Continenza, rev. de P. Ghilseni, *Storia del pensiero biologico. Diversità, evoluzione, eredità*. Bollati Brighieri, Torino 1999).
- Wade M. J. 1994. *Infectious speciation*. *American Scientist* **82**: 53-54.

Williams G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton University Press, New Jersey.