

► Au cours des dernières décennies, une baisse drastique de la fertilité mâle a été observée, révélant des troubles importants dans la qualité et la quantité des spermatozoïdes. Cependant, les causes d'infertilité peuvent être également attribuées à la qualité et à la quantité du fluide séminal transmis à la femelle lors de l'accouplement. Les travaux présentés ici renseignent sur la composition du fluide séminal et ses conséquences sur les spermatozoïdes, ainsi que sur ses effets sur la physiologie et le comportement reproducteur des femelles. Ils soulignent l'importance du fluide séminal dans les interactions sexuelles postcopulatoires et illustrent ses effets en tant que pression de sélection dans la coévolution mâle-femelle. ◀

Ce que l'étude des protéines du fluide séminal de drosophile nous apprend sur l'évolution de la reproduction

Yacine Ben Chehida, Béatrice Denis, Gaëlle Claisse, Dominique Joly



Laboratoire évolution, génomes et spéciation, CNRS UPR9034, 1, avenue de la terrasse, bâtiment 13, 91198 Gif-sur-Yvette Cedex, France ; Université Paris-Sud, 91405 Orsay, France.
Dominique.Joly@legs.cnrs-gif.fr

Le fluide séminal : un mélange complexe aux multiples facettes

Le fluide séminal provient des sécrétions de diverses glandes du tractus reproducteur mâle (glandes annexes ou accessoires chez les arthropodes ; épидидyme, vésicules séminales, prostate et glandes de Cooper chez les vertébrés dont l'homme). C'est un liquide complexe d'un point de vue biochimique et varié d'un point de vue fonctionnel [1]. Son usage premier chez les espèces à fécondation interne est de nourrir et véhiculer les spermatozoïdes dans les voies génitales femelles, mais aussi de les protéger de l'environnement hostile de ces dernières, notamment en raison des propriétés immunodéfensives liées à l'introduction de corps étrangers. Facteur crucial d'infertilité [2], le fluide séminal joue également un rôle important dans la capacitation des spermatozoïdes (ensemble de modifications membranaires et intracellulaires préalables à la réaction acrosomique qui permet la fusion avec le gamète femelle), dans leurs biais d'utilisation chez la femelle pour la fécondation (dus par exemple à une mauvaise migration vers les voies de stockage ou vers les ovocytes, ou encore à une forte mortalité), ainsi que dans les

processus de compétition spermatique (en cas d'accouplement avec de multiples partenaires).

Les deux organismes les plus étudiés quant aux diverses fonctions des composés du fluide séminal sont la drosophile, qui est le modèle utilisé dans 45 % des études conduites sur les insectes, et l'homme, pour 75 % des études conduites sur les mammifères [1]. Il est intéressant de constater que ces protéines séminales allient un fort niveau de redondance fonctionnelle à des effets pléiotropes (qui agissent sur plusieurs caractères) importants et une vitesse d'évolution rapide couplée à l'apparition de nouvelles fonctions [3]. Malgré cela, les classes fonctionnelles que représentent ces protéines (peptides antimicrobiens, glycoprotéines, protéases, inhibiteurs de protéase, prohormones) restent relativement bien conservées dans le règne animal, ce qui en fait un bon modèle d'étude de l'évolution moléculaire.

Chez les drosophiles, ces substances séminales ont été bien identifiées et certaines bien caractérisées d'un point de vue fonctionnel et moléculaire. La plupart sont des protéines produites par les seules glandes accessoires des mâles (Acp, *accessory gland proteins*). Une fois l'accouplement achevé, certaines d'entre elles se fixent sur des récepteurs neuronaux localisés dans le tractus reproducteur femelle (Figure 1). Le signal déclenche alors une réponse comportementale d'inhibition de la réceptivité sexuelle associée à une réponse physiologique de stimulation de la ponte [5]. Le premier peptide sexuel

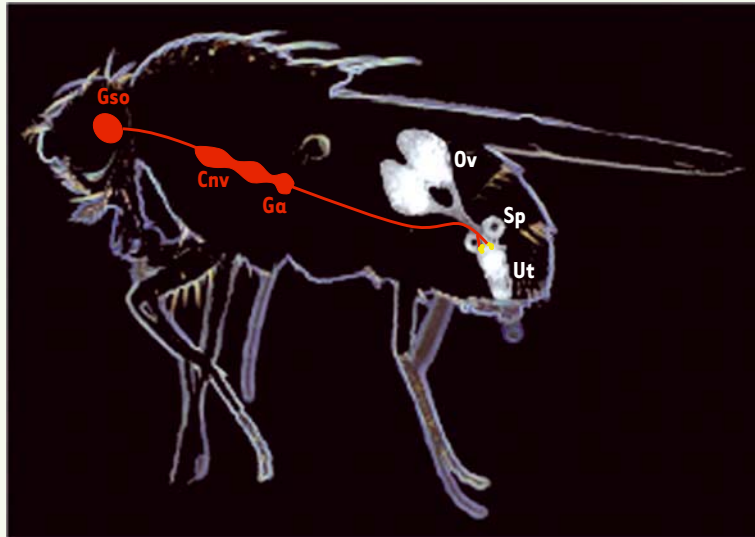


Figure 1. Vue schématique de la localisation chez la femelle de *Drosophila* des récepteurs neuronaux de certaines Acp dans le tractus reproducteur. Les récepteurs neuronaux (jaune) de certaines Acp se projettent dans le système nerveux central (rouge). Gso : ganglion sous-œsophagien ; Cnv : chaîne nerveuse ventrale ; Ga : ganglion abdominal ; Ov : ovaires ; Sp : spermathèques ; Ut : utérus.

à avoir été caractérisé d'un point de vue fonctionnel et moléculaire pour ses effets sur la baisse de réceptivité sexuelle chez les femelles est l'Acp70A ou *sex-peptide* [6, 7].

Chez les vertébrés, et notamment chez l'homme, les glandes accessoires produisent 99 % du fluide séminal. Elles sécrètent de nombreuses molécules dont des enzymes, des prostaglandines, des protéases (fibrinolysines), des inhibiteurs de protéases, des polyamines (dont certaines interfèrent avec les enzymes protéolytiques femelles), des sucres, des lipides, des caroténoïdes [8], ainsi qu'une importante quantité de zinc qui inhibe les réactions immunitaires de la femelle [9]. Bien que les fonctions exactes de ces molécules ne soient pas encore toutes identifiées, celles-ci agissent souvent en synergie pour la fertilité des deux sexes. Il a ainsi été proposé que

certaines molécules puissent « signaler » à la femelle des quantités suffisantes de spermatozoïdes, ce qui limite la propension de cette dernière à rechercher d'autres partenaires sexuels. L'injection du contenu des glandes accessoires mâles chez les femelles de certaines espèces de mammifères, dont l'homme, augmente en effet leur fertilité et la probabilité de grossesse [2].

Du point de vue du mâle, le transfert des composés du fluide séminal à un coût physiologique qui peut limiter la survie des spermatozoïdes et donc la production de descendants. Ce coût concerne : (1) la production de facteurs d'auto-immunité (certaines molécules, comme les spermathésines ou les immunoglobulines A, adhérant aux spermatozoïdes) qui peuvent représenter des antigènes pour le système immunitaire mâle et être la cible d'anticorps antispermatozoïdes à l'origine d'une baisse potentielle de fertilité ; (2) le transport de molécules possédant

des propriétés antigéniques, et donc susceptibles de déclencher une réponse immunitaire chez la femelle ayant pour cible les spermatozoïdes ; et (3) la transmission de maladies vénériennes virales (de type VIH [virus de l'immunodéficience humaine] par exemple) ou bactériennes (*Pseudomonas*, streptocoques ou certains *Enterobacter*) qui peuvent engendrer des taux de mortalité élevés chez les femelles [1]. En plus de ces coûts physiologiques, des coûts énergétiques peuvent être également importants. Ainsi, chez certaines espèces de papillons, les mâles peuvent transférer jusqu'à 20 % de leur poids corporel sous forme de fluide séminal [10].

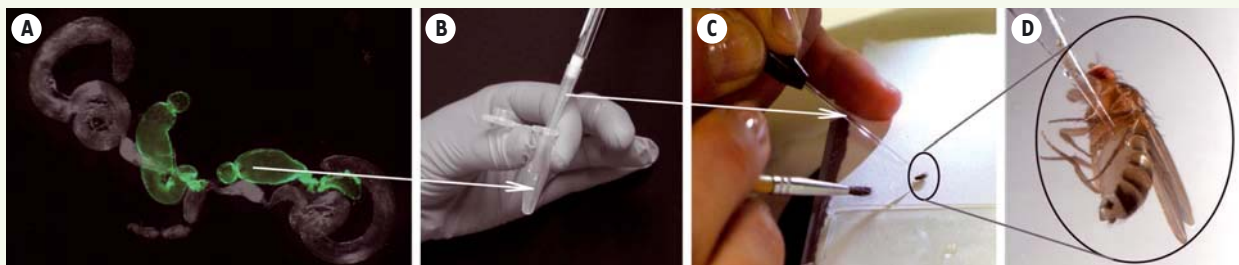


Figure 2. Injection in vivo du contenu des glandes accessoires mâles dans l'abdomen d'une femelle *Drosophila melanogaster*. Les glandes (A, vert) provenant de cinq mâles sont disséquées dans du liquide physiologique (Ringer), transférées dans un tube Eppendorf (B), puis vortexées et centrifugées afin d'en récupérer leur contenu. Les tests fonctionnels consistent à injecter 50 nL de cet extrait dans la partie supérieure droite de l'abdomen des femelles (C, D) afin de tester l'effet du fluide séminal sur leur réceptivité sexuelle. L'injection est réalisée manuellement grâce à un Nanoject II® (Drummond scientific company).

Syndrome postcopulatoire femelle

La transmission des composés séminaux mâles lors de l'accouplement déclenche chez la femelle tout un ensemble de processus physiologiques et comportementaux que l'on peut assimiler à un syndrome postcopulatoire. Ce dernier associe une diminution de l'attractivité et de la réceptivité sexuelle des femelles, une stimulation de l'ovogenèse, de l'ovulation et de la ponte, une augmentation de la prise alimentaire, une modification morphologique du tractus génital, ainsi qu'une facilitation du stockage et de l'utilisation des spermatozoïdes [11]. Ce syndrome postcopulatoire a été observé dans un grand nombre de groupes taxonomiques, qu'il s'agisse d'arthropodes [12-14] ou de vertébrés [15, 16] (Tableau 1). Avantageux pour le mâle en termes d'assurance de paternité, les composés séminaux ont cependant des effets délétères chez la femelle. Des études expérimentales d'injection de fluide séminal dans l'abdomen de femelles drosophiles (Figure 2) ont en effet montré des effets négatifs sur leur survie [11, 17]. De tels effets antagonistes entre mâles et femelles sont à

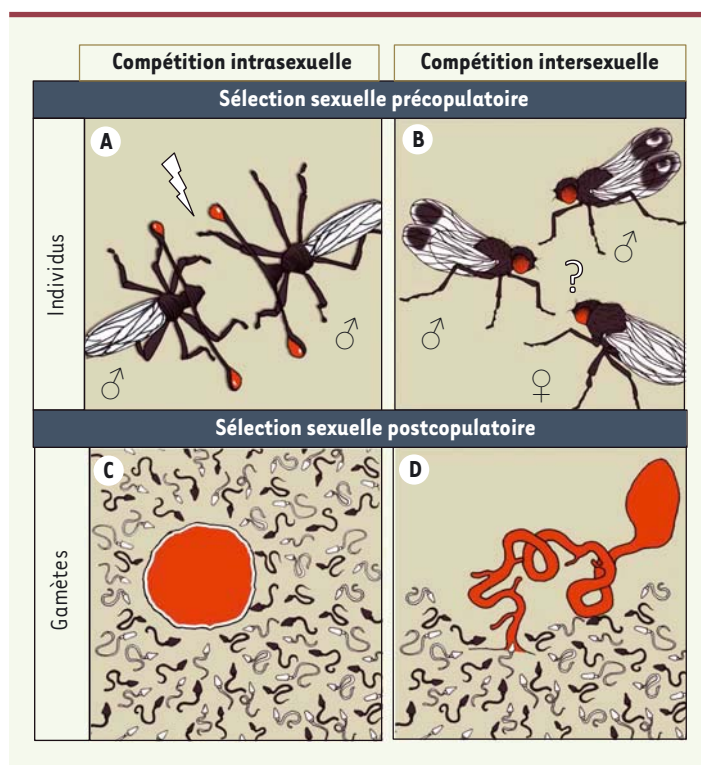


Figure 3. Diversité des pressions de sélection qui s'exercent sur les individus et les gamètes lors de la reproduction. La sélection sexuelle précopulatoire est présentée en haut, et la sélection sexuelle postcopulatoire en bas. À gauche, compétition entre mâles pour l'accès aux femelles, via les caractères sexuels secondaires (souvent exagérés comme ici dans le cas de ces mouches Diopsidae aux yeux pédonculés [A]), et via les spermatozoïdes de mâles différents (ici clairs et foncés) pour l'accès aux ovocytes (C). À droite, choix du partenaire sexuel, ici via un marqueur phénotypique sous forme de points colorés sur les ailes (B) et via l'accès aux organes de stockage femelles (spermathèques) pour des spermatozoïdes de mâles différents (D).

l'origine de ce que l'on appelle le conflit sexuel [18, 19], forme particulière de la sélection sexuelle (voir dernière section). Le conflit sexuel survient dès lors qu'une adaptation qui augmente le succès reproducteur d'un sexe conduit à une réduction de la valeur sélective de l'autre sexe [20].

Sélection sexuelle pré- et postcopulatoire

Décrite par Charles Darwin pour la première fois dans son livre intitulé *The descendant of man, and selection in relation to sex* [21], la sélection sexuelle fait référence aux processus par lesquels les caractères sont sélectionnés pour l'avantage qu'ils confèrent dans l'accès aux partenaires sexuels et dans la capacité de ces derniers à produire un plus grand nombre de descendants viables et fertiles. La sélection sexuelle détermine ainsi la valeur sélective des individus. Cette valeur sélective étant différente entre mâles et femelles au niveau de la reproduction, elle engendre des pressions de sélection divergentes. En effet, les mâles augmentent classiquement leur valeur sélective de façon quasi linéaire avec le nombre d'accouplements effectués, tandis que les femelles augmentent leur valeur sélective en fonction du choix du partenaire.

Deux types de sélection, intrasexuelle et intersexuelle, ont été identifiés (Figure 3). La sélection intrasexuelle opère entre individus de même sexe et aboutit à une compétition généralement entre mâles. Elle peut se manifester par des combats physiques directs pour l'obtention de partenaires sexuels ou par une compétition indirecte pour l'accès aux ressources nécessaires à la reproduction, comme des sites de ponte, des territoires, etc. Au niveau postcopulatoire, la sélection intrasexuelle peut prendre la forme d'une compétition spermatique, c'est-à-dire de compétition entre spermatozoïdes issus de différents mâles [22] chez les femelles polyandres (qui s'accouplent avec plusieurs partenaires). La sélection intersexuelle, quant à elle, a lieu entre individus de sexes opposés. Elle se traduit par le choix du partenaire sexuel au travers d'ornements visuels (queue du paon, couleurs vives chez les oiseaux), de comportements nuptiaux (parades sexuelles), d'attractions sonores (chants nuptiaux, chœurs sexuels), etc. En corollaire du choix comportemental, la sélection intersexuelle peut également opérer une fois l'accouplement achevé, dans les voies génitales femelles (Figure 3). Ces mécanismes postcopulatoires, nommés choix cryptiques, entraînent un biais de paternité du fait d'une sélection différentielle exercée sur les spermatozoïdes selon l'origine du mâle dont ils proviennent [23].

Groupes taxonomiques		Molécules	Fonctions physiologiques chez la femelle
Crustacé	Décapode	Protéines, sucres, lipides	Module la fertilité
Mollusque	Bivalve	Lysine	Interaction protéine/gamète mâle et femelle, et manipulation de la polyspermie
Insectes	Drosophile	Acp26Aa	Oviposition et ovulation
		Acp70A, Dup99B, PS-1	Diminution de la réceptivité
		PS-2, ovuline	Provoque la ponte
		Acp36DE, Acp62F Acp76A, Acp29AB Acp53Ea, Acp26Aa	Défense des spermatozoïdes contre le système immunitaire
	Bourdon	Cycloprolylproline	Diminution de la réceptivité
		Acides gras	Formation de bouchons copulatoires
	Criquet	Petites protéines	Diminution de la réceptivité
Lom-AG-myotropine		Stimulation de l'activité reproductrice	
Doryphore	Led-MAGP	Modification du comportement reproducteur	
Vinchuca	PGE-2 synthétase, acides gras	Modulation de la physiologie des femelles	
Mammifères	Lagomorphe	Prostaglandines	Suppression de la réponse immunitaire femelle
	Rongeur	Neuropeptides	Comportement social
		Immunoglobulines	Protège les spermatozoïdes contre le système immunitaire femelle
		Transglutaminase	Inhibe la réponse immunitaire
		Séménoclotine, SVSII	Formation de bouchons copulatoires
		β -endorphine	Diminution de la réceptivité
	Primate	Séménogéline	Bouchon copulatoire
		Phosphatase acide, protéases	Dissolution de bouchons copulatoires
		Interleukine-8	Immunostimulation de l'appareil reproducteur
		Interleukine-12	Suppression de la réponse immunitaire femelle
		Relaxine, leptine	Stimulation de l'activité reproductrice
		Endothéline	Stimule les muscles lisses de l'appareil reproducteur
		PAPP-A transglutaminase, protéases, immunoglobulines, transferrine, spermidine, stéroïdes	Inhibition de la prolifération des lymphocytes dans l'appareil reproducteur
Albumine, taurine		Protection des spermatozoïdes contre les dommages oxydatifs	
Catécholamines	Module l'activité immunitaire femelle dans l'appareil reproducteur		

Tableau 1. Principales fonctions physiologiques des molécules du fluide séminal associées au syndrome postcopulatoire des femelles. Acp : accessory gland protein ; Dup99B : *Ductus ejaculatorius peptide* ; Lom-AG-myotropine : *Locusta migratoria accessory gland myotropic peptide* ; Led-MAGP : *Leptinotarsa decemlineata male accessory gland peptide* ; PAPP-A : *pregnancy associated plasma protein-A* ; PEG : prostaglandine ; SVSII : *seminal vesicle secretion II*.

Un choix cryptique peut opérer conjointement à une compétition spermatique chez les femelles polyandres. L'identification de ces processus de biais d'utilisation des spermatozoïdes a bénéficié d'un effort soutenu de recherche ces trois dernières décennies grâce au développement des techniques cytologiques et moléculaires. Ainsi, les analyses de paternité montrent des taux de polyandrie bien supérieurs à l'optimum reproductif des femelles dans la plupart des groupes taxonomiques étudiés [24]. En effet, celles-ci bénéficient d'avantages directs en terme de survie ou de fertilité grâce, par exemple, à la protection du mâle ou à des dons nuptiaux lors de l'accouplement, ou d'avantages indirects grâce à une augmentation de la valeur sélective des descendants [23]. Pour les mâles, cette polyandrie a un impact négatif sur leur valeur sélective, puisqu'elle réduit l'assurance de paternité en favorisant la compétition spermatique.

Conflit sexuel et coévolution mâle-femelle

Cette différence de stratégies liée à l'accouplement conduit au conflit sexuel présenté précédemment [18, 19]. Lorsqu'un sexe se rapproche de son optimum reproductif, l'autre sexe s'éloigne du sien. Ce dernier développe alors à son tour une contre-adaptation visant à minimiser les coûts de l'interaction avec l'autre sexe. Un tel processus enclenche des réactions en chaîne, que l'on appelle coévolution sexuelle antagoniste [25]. Au cours de ces réactions, les mâles développent des stratégies comportementales, morphologiques, biochimiques et/ou physiologiques qui limitent la polyandrie des

femelles. En réponse, celles-ci développent des mécanismes qui favorisent la compétition entre mâles, y compris au niveau spermatique.

Parmi les théories qui sous-tendent le conflit sexuel, celle dite de « course aux armements » [26] considère que lorsqu'un trait devient plus fréquent chez les mâles et que la préférence des femelles pour ce trait augmente, il se crée une coévolution positive qui augmente mutuellement la valeur sélective de chaque sexe. Ce mécanisme conduit, par exemple, à l'évolution de caractères exagérés, comme les bois ou défenses chez les vertébrés, les cornes des scarabées, ou les chants et parades sexuelles chez les poissons, oiseaux et insectes. Ainsi, le trait des mâles et la préférence des femelles deviennent génétiquement liés. Un tel mécanisme ne peut se maintenir que si la descendance hérite à la fois du trait et de la préférence pour ce même trait. Un modèle alternatif de coévolution antagoniste a été proposé par Holland et Rice en 1998 [27]. Les auteurs considèrent que l'évolution du conflit sexuel amène à une coévolution antagoniste lorsque des traits avantageux pour la valeur sélective des mâles ont des effets délétères sur celle des femelles. Celles-ci vont alors développer une plus grande résistance, et non pas une attraction, à ces caractères. De tels mécanismes de résistance chez les femelles conduisent à l'évolution de caractères, là aussi exagérés, comme par exemple la taille de la queue chez les poissons porte-épée du genre *Xiphophorus* ou chez les passereaux veuves du genre *Euplectes*, la coloration du plumage chez le coq, ou la présence de grandes touffes de soie sur les pattes des araignées [27] (Figure 4). Il a été montré dans ces exemples que la préférence des femelles pour ces caractères existe également chez les femelles d'espèces proches phylogénétiquement, mais dont les mâles sont privés de ces caractères, et que l'intensité de l'attraction diminue chez les espèces qui en ont. Comme dans le cas d'une coévolution positive, la résistance femelle provoque, chez les mâles, une sélection pour qu'évolue une nouvelle forme de caractère permettant de surmonter cette résistance. Il se crée ainsi une dynamique coévolutive de type virulence/résistance, mais, à l'inverse du modèle précédent, l'évolution du caractère mâle induit ici un coût sur la valeur sélective des femelles, notamment par rapport à leur optimum reproductif. Les structures génitales « coercitives » chez les mâles et celles que développent les femelles pour y répondre en sont un autre exemple classique. Chez les punaises par exemple, les mâles de certaines espèces possèdent des organes génitaux censés stimuler les femelles

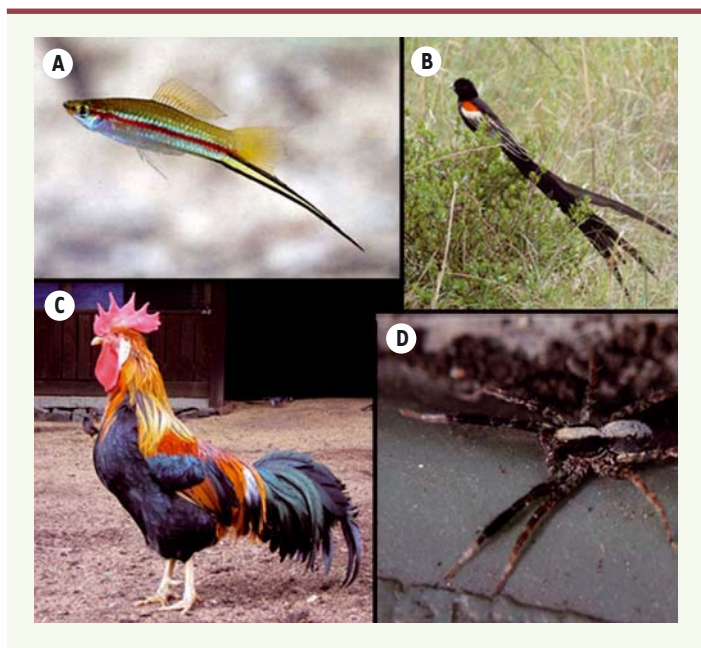


Figure 4. Exemples de mécanismes de résistance chez la femelle qui engendrent l'évolution de caractères sexuels exagérés chez les mâles. Poissons porte-épée du genre *Xiphophorus* (A), passereau veuve du genre *Euplectes* (B), coloration du plumage chez le coq (C), ou présence de grandes touffes de soie sur les pattes d'araignée-loup du genre *Chizocosa* (D). Photos Wikicommons.

pour favoriser la reproduction. Mais, dans certains cas, ces organes sont armés d'épines sclérifiées qui pénètrent profondément dans la paroi du canal copulateur de la femelle pour forcer et sécuriser l'accouplement. En réponse, le tissu conjonctif de ce canal copulateur s'épaissit, et ce d'autant plus que les épines des mâles sont puissantes [28].

Dans le cas de la sélection sexuelle postcopulatoire, certaines adaptations mâles, notamment au niveau des Acp, agissent en synergie avec celles des femelles dans une cascade de processus physiologiques répondant à une coévolution positive et, par exemple, concourent à une meilleure survie des spermatozoïdes, à un meilleur acheminement vers les ovules et à une meilleure fécondation [8, 29]. D'autres interactions moléculaires, en revanche, agissent pour contrecarrer les effets d'un sexe sur l'autre, créant ainsi une coévolution antagoniste (Figure 5). L'évolution rapide des protéines séminales sous pression de sélection positive est un argument fort en faveur d'un tel processus de sélection antagoniste [29]. Autre exemple, la stimulation de la ponte par les protéines séminales au-delà de l'optimum reproductif de la femelle engendre un coût pour celle-ci au bénéfice du mâle. Une résistance à cette stimulation pourrait expliquer les redondances fonctionnelles de protéines non homologues. La toxicité du fluide séminal, qui a été démontrée chez la plupart des espèces, devrait également favoriser une résistance à l'accouplement chez les femelles. La question de savoir comment ces processus peuvent se maintenir à long terme reste cependant entière. En effet, le coût évolutif de la mise en place de ces adaptations est contre-sélectionné si elles deviennent inutiles en absence de sélection sexuelle et, notamment, lorsque le régime d'appariement des femelles devient d'autant moins polyandre. C'est ce qui a été observé chez les drosophiles où les mâles de populations monogames (un seul partenaire sexuel) sélectionnés sur 47 générations engendrent moins d'effets délétères sur la survie des femelles. Ces dernières développent aussi une moindre résistance aux accouplements avec

ces mâles [27]. En revanche, replacées avec des mâles polygynes (qui s'accouplent de façon répétée), ces femelles montrent une survie nettement moins bonne. Ces travaux n'excluent pas l'idée que la toxicité du fluide séminal puisse être une conséquence indirecte de la compétition entre mâles, mais soulignent la complexité du conflit entre les sexes, notamment dans les interactions postcopulatoires.

Conclusion : fluide séminal, fertilité et succès reproducteur

La sélection sexuelle postcopulatoire a un impact évolutif fort [30] ; elle est de plus en plus étudiée, mais des questions majeures restent néanmoins à élucider. En effet, il existe, par exemple, un polymorphisme intraspécifique important des taux de polyandrie entre différentes populations d'une même espèce. Il serait ainsi intéressant d'étudier le système d'appariement de ces différentes populations en relation avec la capacité des mâles à produire un fluide séminal toxique. Ceci permettrait de conforter les données expérimentales issues des populations sélectionnées en laboratoire, mais également d'inclure ces paramètres dans les futurs modèles de conflit sexuel. Il a aussi été récemment montré, chez la femelle drosophile, que le niveau d'expression du *sex-peptide* influence la durée de la baisse de réceptivité sexuelle, mais pas la quantité d'œufs pondus [31], ce qui montre que les deux processus ne sont pas corrélés et que d'autres facteurs sont impliqués. Les différences importantes de stratégies de reproduction qui existent entre espèces phylogénétiquement proches représentent également un atout important pour documenter et mesurer l'impact du conflit sexuel sur l'évolution des protéines séminales. Enfin, le lien entre la compétition entre mâles pour l'accès aux femelles et les effets délétères produits par les peptides sexuels sur ces dernières n'a pas toujours été vérifié. Il apparaît donc crucial de déterminer la nature de la relation entre ces deux processus. Il a également été montré qu'il pouvait y avoir des effets maternels transgénérationnels qu'il serait intéressant de préciser, comme le montre l'augmentation de la résistance à l'accouplement de femelles issues de mères polyandres fortement exposées au fluide séminal des mâles [32]. Enfin, des études plus approfondies de ces mécanismes, à la fois d'un point de vue moléculaire, comportemental et évolutif, permettront de mieux comprendre le rôle et l'importance de ces processus postcopulatoires sur la fertilité [33, 34] et, par conséquent, de mieux intégrer en biologie médicale [35] les mécanismes de sélection sexuelle qui façonnent le succès reproducteur des individus. ♦

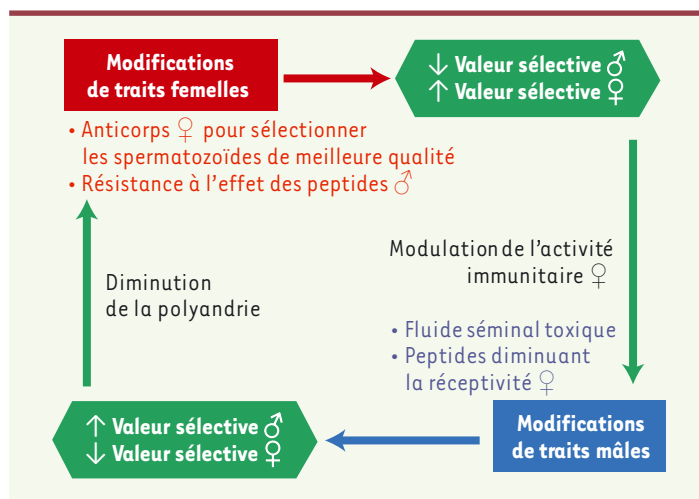


Figure 5. Schéma de coévolution antagoniste résultant d'interactions sexuelles postcopulatoires entre mâles et femelles par l'intermédiaire des protéines du fluide séminal.

SUMMARY

What the study of seminal fluid proteins in *Drosophila* tells us about the evolution of reproduction

Decrease in male fertility observed in the past decades have involved sperm quantity and quality disorders. However, decrease in quality or quantity of seminal fluid may also trigger drastic reduction of female and also male fertility. The present paper documents on the composition of seminal fluid, the consequences on sperm cells and on the physiological and behavioral effects towards females. The work evidences the crucial role of seminal fluid in the postcopulatory interactions between the sexes and illustrates the selective effects in the male-female coevolution. ♦

LIENS D'INTÉRÊT

Les auteurs déclarent n'avoir aucun lien d'intérêt concernant les données publiées dans cet article.

REMERCIEMENTS


Les auteurs remercient Cécile Joly pour son aide dans la préparation des illustrations, la Fondation pour la recherche sur la biodiversité et l'Agence nationale de la recherche pour leurs soutiens financiers dans la réalisation des travaux portant sur l'étude des signaux chimiques impliqués dans la reproduction.

RÉFÉRENCES

- Poiani A. Complexity of seminal fluid: a review. *Behav Ecol Sociobiol* 2006 ; 60 : 289-310.
- Clavert A, Cranz C, Bollack C. Functions of the seminal vesicle. *Andrologia* 1990 ; 22 : 185-92.
- Chapman T. The soup in my fly: evolution, form and function of seminal fluid proteins. *PLoS Biol* 2008 ; 6 : e179.
- Kubli E. Sexual behaviour: a receptor for sex control in *Drosophila* females. *Curr Biol* 2008 ; 18 : R210-2.
- Rezaval C, Pavlou HJ, Dornan AJ, et al. Neural circuitry underlying *Drosophila* female postmating behavioral responses. *Curr Biol* 2012 ; 22 : 1155-65.
- Chen PS, Stumm-Zollinger E, Aigaki T, et al. A male accessory gland peptide that regulates reproductive behavior in female *D. melanogaster*. *Cell* 1988 ; 54 : 291-8.
- Labie D. Sex peptide, un moyen pour éradiquer le paludisme ? *Med Sci (Paris)* 2007 ; 23 : 1105.
- Mann T. *The biochemistry of semen and of the male reproductive tract*. London : Methuen, 1964 : 280 p.
- Rink L, Kirchner H. Zinc-altered immune function and cytokine production. *J Nutr* 2000 ; 130 : S1407-11.
- Forsberg J, Wiklund C. Mating in the afternoon: Time-saving in courtship and remating by females of a polyandrous butterfly *Pieris napi* L. *Behav Ecol Sociobiol* 1989 ; 25 : 349-56.
- Wolfner MF. Tokens of love: functions and regulation of *Drosophila* male accessory gland products. *Insect Biochem Molec Biol* 1997 ; 27 : 179-92.
- Chapman T, Miyatake T, Smith HK, Partridge L. Interactions of mating, egg production and death rates in females of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Proc R Soc London B* 1998 ; 265 : 1879-94.
- Hosken DJ, Garner TWJ, Ward PI. Sexual conflict selects for male and female reproductive characters. *Curr Biol* 2001 ; 11 : 489-93.
- Yamane T, Kimura Y, Katsuhara M, Miyatake T. Female mating receptivity inhibited by injection of male-derived extracts in *Callosobruchus chinensis*. *J Insect Physiol* 2008 ; 54 : 501-7.
- Ramm SA, Oliver PL, Ponting CP, et al. Sexual selection and the adaptive evolution of mammalian ejaculate proteins. *Mol Biol Evol* 2008 ; 25 : 207-19.
- Klemme I, Firman Re C. Male house mice that have evolved with sperm competition have increased mating duration and paternity success. *Anim Behav* 2013 ; 85 : 751-8.
- Ericsson RJ, Baker VF. Transport of oestrogens in semen to the female rat during mating and its effect on fertility. *J Reprod Fertil* 1966 ; 12 : 381-4.
- Trivers RL. Parental investment and sexual selection. In : Campbell B, ed. *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Chicago : Aldine, 1972 : 136-79.
- Parker GA. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Phil Trans R Soc Lond B* 2006 ; 361 : 235-59.
- Hosken DJ, Garner TWJ, Ward PI. Sexual conflict selects for male and female reproductive characters. *Curr Biol* 2001 ; 11 : 489-93.
- Darwin C. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London : John Murray, 1871 : 446 p.
- Parker GA. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol Rev* 1970 ; 45 : 525-67.
- Eberhard WG. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton, NJ : Princeton University Press, 1996 : 502 p.
- Birkhead TR, Møller AP. *Sperm competition and sexual selection*. San Diego : Academic Press, 1998 : 826 p.
- Anderson. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* 1982 ; 299 : 818-20.
- Fisher RA. The evolution of sexual preference. *Eugen Rev* 1915 ; 7 : 184-92.
- Holland B, Rice WR. Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 1998 ; 52 : 1-7.
- Ronn J, Katvala M, Arnqvist G. Coevolution between harmful male genitalia and female resistance in seed beetles. *Proc Natl Acad Sci USA* 2007 ; 104 : 10921-5.
- Wolfner MF. Battle and ballet: molecular interactions between the sexes in *Drosophila*. *J Hered* 2009 ; 100 : 399-410.
- Angelard C, Montchamp-Moreau C, Joly D. Female-driven mechanisms, ejaculate size and quality contribute to the lower fertility of sex-ratio distorter males in *Drosophila simulans*. *BMC Evol Biol* 2008 ; 8 : 326.
- Smith DT, Sirot LK, Wolfner MF, et al. The consequences of genetic variation in sex peptide expression levels for egg laying and retention in females. *Heredity (Edinb)* 2012 ; 109 : 222-5.
- Priest NK, Roach DA, Galloway LF. Cross-generational fitness benefits of mating and male seminal fluid. *Biol Lett* 2008 ; 4 : 6-8.
- Jegou B. L'infertilité mâle aujourd'hui. *Med Sci (Paris)* 2012 ; 28 : 447-8.
- Coutton C, Satre V, Arnoult C, Ray P. Génétique de l'infertilité masculine – Les nouveaux acteurs. *Med Sci (Paris)* 2012 ; 28 : 497-502.
- Thomas AF, Raymond M. *Santé, médecine et sciences de l'évolution : une introduction*. Bruxelles : De Boeck, 2013.

TIRÉS À PART

D. Joly



Tarifs d'abonnement m/s - 2014

Abonnez-vous

à médecine/sciences

> Grâce à m/s, vivez en direct les progrès des sciences biologiques et médicales

Bulletin d'abonnement
page 636 dans ce numéro de m/s

