

# 1<sup>ER</sup> PRIX DU CONCOURS DE RÉDACTION SCIENTIFIQUE GEORGES-MAHEUX

## LES COÛTS DE LA MANIPULATION PARASITAIRE

par Fanny Maure

### Mise en contexte

Le parasitisme est défini comme une relation étroite au sein de laquelle un organisme (le parasite) utilise durablement un autre organisme (l'hôte) duquel il tire des bénéfices (e.g. ressources, habitats, transports, soins parentaux) et auquel il inflige des coûts sur la valeur sélective (e.g. croissance, fécondité, survie) (Clayton & Moore 1997; Combes 1995; Poulin 2007). Cette association est sans aucun doute l'interaction durable la plus fréquente dans le monde vivant : on estime que plus de la moitié des espèces actuellement connues ont, au moins à un moment de leur cycle, un mode de vie parasitaire (Bush 2001). Bien qu'au cours de l'évolution le parasitisme soit apparu dans des taxons phylogénétiques très distants (e.g. des virus aux oiseaux, voir Poulin 2007 et De Meeûs 2010 pour synthèses), tous les parasites ont développé une contrainte biologique commune, celle de se transmettre d'un hôte à un autre au fil des générations. Si de nombreux parasites maximisent leur probabilité de transmission par la production d'un grand nombre de propagules, des stratégies alternatives ont été sélectionnées (Combes 1995; Poulin 2007). Certains parasites sont par exemple capables de modifier la

physiologie, la morphologie ou encore le comportement de leurs hôtes, dans un sens qui augmente leur probabilité de transmission. On parle, dans ces situations, de manipulation parasitaire (Holmes et Bethel 1972; Moore 2002; Thomas *et al.* 2005; Poulin 2007).

### La manipulation parasitaire

#### Diversité de la manipulation

La manipulation parasitaire est une stratégie de transmission répandue chez les organismes parasites. Elle a notamment été rapportée chez les virus, les champignons, les bactéries, les protozoaires, les nématodes, les nématomorphes, les trématodes, les cestodes, les acanthocéphales et les parasitoïdes (voir Poulin 2007 et Lefèvre *et al.* 2009 pour synthèses). Si dans l'immense majorité des cas, la manipulation concerne des comportements déjà existants et se manifeste par de petits changements dans leur expression (Poulin 2010), elle peut aussi engendrer des comportements nouveaux, parfois spectaculaires (Figure 1).



Figure 1. Quelques exemples spectaculaires de manipulations parasitaires.

A) Gammarus *Gammarus insensibilis* parasités par le trématode *Microphallus papillorobustus*, présentant un fort phototropisme positif et des comportements de fuite aberrants (Photo : P. Goetgheluck). De tels comportements rendent les amphipodes plus sensibles à la prédation par les oiseaux aquatiques, hôtes définitifs du parasite (Helluy 1981). B) Le nématomorphe *Paragordius tricuspidatus* s'extirpant du corps de son hôte *Nemobius sylvestris* (Photo : P. Goetgheluck). Le ver parasite doit rejoindre le milieu aquatique pour se reproduire. Pour cela, il manipule le comportement du grillon des bois, de sorte que ce dernier se jette à l'eau (Thomas *et al.* 2002). C) La fourmi *Cephalotes atratus*, parasitée par le nématode *Myrmeconema neotropicum* (Photo : SP. Yanoviak). L'infection diminue le comportement de défense de l'insecte et donne à son abdomen l'apparence d'une baie, le rendant attractif pour les oiseaux frugivores, hôtes définitifs du parasite (Yanoviak *et al.* 2008). D) L'infection du polype corallien par le trématode *Podocotylodes stenometra* entraîne un gonflement, une couleur rose et une capacité de rétraction diminuée, ce qui favorise sa prédation par l'hôte définitif du ver, le poisson-papillon *Chaetodon multicinctus* (Aeby 1998) (Photo : G. Aeby). E) Sporocyste de *Leucochloridium paradoxum* dans les tentacules de son hôte intermédiaire, *Succinea putris* (Photo : M. Snowarski). Les tentacules parasités miment la couleur et le comportement d'une chenille et, par conséquent, augmentent la probabilité de rencontre entre le parasite et son hôte définitif, un oiseau prédateur de chenilles (Robinson 1947). F) La chenille *Thyrinteina leucocerae* manipulée par les larves du parasitoïde *Glyptapanteles* sp. se comporte comme un « garde du corps » des pupes du parasitoïde (Photo : J. Lino-Neto). Ce comportement réduit fortement la mortalité des pupes (Grosman *et al.* 2008).



Les stratégies de transmission basées sur la manipulation de l'hôte sont principalement observées dans quatre types de situation : chez les parasites (i) transmis de façon trophique, (ii) qui quittent eux-mêmes l'hôte, ou libèrent juste leurs propagules, dans un habitat différent de celui dans lequel ils vivent, (iii) transmis par un vecteur et (iv) qui continuent leur développement dans une structure externe protégée par l'hôte (Poulin 2010) (Figure 2). Les parasites manipulateurs modifient fréquemment les tropismes de base de leurs hôtes (e.g. réponse à la lumière, gravité, humidité), leurs réactions face à des stimuli menaçants (présence de prédateurs), ou leur niveau d'activité (voir Moore 2002 pour synthèse). Des changements dans ces motifs comportementaux simples sont généralement suffisants pour que l'hôte se déplace vers un nouvel habitat, devienne plus vulnérable à la prédation ou fasse toute autre activité qui pourrait augmenter le succès de transmission du parasite (Poulin 2010). Il est cependant important de garder à l'esprit que les hôtes manipulés ne sont pas seulement des hôtes normaux avec un ou quelques traits modifiés, mais qu'ils sont plutôt des organismes profondément modifiés. La manipulation parasitaire se fait selon plusieurs dimensions phénotypiques et c'est le résultat complexe des interactions entre ces dimensions qui engendre une meilleure transmission du parasite. On parle alors de multidimensionnalité de la manipulation (Thomas *et al.* 2010a).

Si de nombreuses modifications phénotypiques chez les hôtes infectés sont indéniablement des adaptations parasitaires visant à augmenter la transmission (voir Moore 2002 pour synthèse), il est important de souligner que tous les changements phénotypiques chez les hôtes infectés ne sont pas forcément des manipulations parasitaires (Poulin 1995). Prenons un exemple extrême : un comportement « suicidaire » (e.g. augmenter son risque de prédation) peut parfois être avantageux pour un hôte infecté, ou tout au moins pour la valeur sélective de ses gènes, s'il permet de réduire les risques d'infection de ses apparentés (Trail 1980). Enfin, les changements phénotypiques observés chez les hôtes parasités peuvent aussi être des conséquences pathologiques de l'infection, qui ne sont adaptatives ni pour l'hôte ni pour le parasite (sous-produits de l'infection). Dans la pratique, il n'est pas toujours facile de déterminer à qui profite un changement phénotypique à la suite d'une infection. Afin de proposer un cadre conceptuel rigoureux, Poulin (1995) a suggéré quatre critères de base pour qu'un changement induit par un parasite dans le comportement de son hôte puisse être qualifié d'adaptatif pour le parasite : la complexité, l'existence de convergence, la finalité et l'avantage sélectif. Dans un article récent, Poulin (2010) suggère toutefois que la démonstration de bénéfices en termes de transmission pour le parasite est un critère suffisant pour pouvoir parler d'adaptation parasitaire.

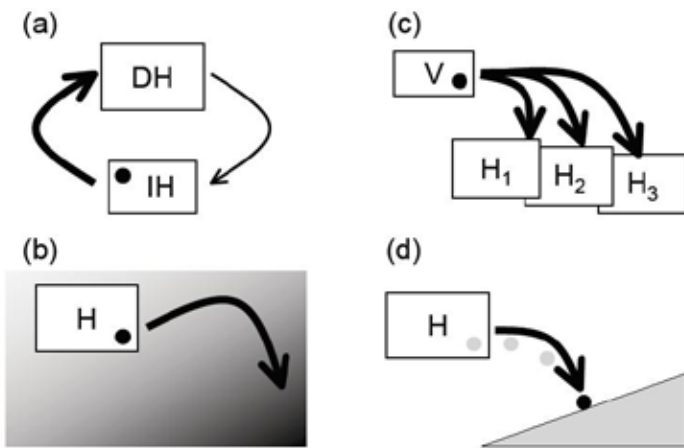


Figure 2. Représentation schématique des quatre principales situations dans lesquelles la manipulation du comportement de l'hôte a été observée.

Dans chaque situation, les hôtes sont représentés par des rectangles et le parasite par un rond noir. A) Chez les parasites transmis de manière trophique, la manipulation du comportement ou de l'apparence de l'hôte intermédiaire (IH= hôte intermédiaire), peut augmenter la probabilité de transmission vers l'hôte définitif (DH= hôte définitif), par le biais de la prédation. B) Chez les parasites qui doivent quitter l'hôte (H), ou libérer leurs propagules dans un habitat différent de celui dans lequel l'hôte vit, la manipulation peut induire un déplacement de l'hôte dans un habitat différent, mais viable, comme illustré par le gradient sur la figure. C) Chez les parasites transmis par des vecteurs (V), la manipulation du vecteur peut consister en une augmentation du nombre de rencontres avec les hôtes (Hn) du parasite. D) Chez les parasitoïdes qui doivent s'extraire de l'hôte et terminer leur développement à l'extérieur de celui-ci, la manipulation peut modifier le comportement de l'hôte de sorte qu'il protège la puppe de parasitoïde de ses prédateurs ou d'autres dangers (Poulin 2010).

### Scénarios évolutifs de la manipulation

On distingue à ce jour trois voies d'évolution de la manipulation du comportement de l'hôte par le parasite : (a) la manipulation *sensu stricto*, (b) l'exploitation des réponses compensatoires et (c) la manipulation de type « mafieuse » (Thomas *et al.* 2010b).

☛ La manipulation *sensu stricto* : C'est la stratégie illustrant le mieux le concept du « phénotype étendu » (extended phenotype) proposé par Dawkins (1982) selon lequel les changements phénotypiques chez l'hôte correspondent à l'expression des gènes du parasite dans le phénotype de l'hôte. Par exemple, dans le cas de la manipulation comportementale, on pourrait s'attendre à ce que des gènes du parasite soient responsables de la sécrétion de molécules (ou induisent leur production par l'hôte) qui agissent sur le système nerveux central de l'hôte afin d'aboutir à des modifications comportementales qui favorisent la transmission (Adamo 2002). L'hypothèse de manipulation *sensu stricto* suppose que manipuler est une activité coûteuse pour les parasites et qu'elle se fait nécessairement au détriment d'autres fonctions (Poulin 1994).

☛ L'exploitation des réponses compensatoires : La plupart des organismes ont des traits d'histoire de vie plastiques leur permettant de s'adapter à des conditions environnementales défavorables et ainsi réduire les coûts subis sur leur valeur sélective (Metcalf et Monaghan 2001). Le parasitisme peut être une variable environnementale suffisamment importante pour déclencher des réponses compensatoires





chez les hôtes infectés. Lorsque les réponses compensatoires des hôtes sont favorables à la transmission, Lefèvre *et al.* (2008) ont prédit que la sélection naturelle devrait favoriser les parasites exploitant ces dernières. Par exemple, certains parasites transmis par contact pourraient induire une castration progressive chez leurs hôtes, afin de stimuler chez ces derniers un effort de reproduction précoce, lequel est également favorable à la transmission du parasite par l'augmentation des contacts mâle-mâle et mâle-femelle. Dans ce cas, plutôt que de manipuler activement son hôte, le parasite exploiterait une réponse compensatoire de l'hôte (i.e. se reproduire rapidement lorsque l'espérance de reproduction future devient faible). La réponse compensatoire étant également bénéfique pour l'hôte (en contrastant et en diminuant les effets négatifs de l'infection), la sélection devrait favoriser ce type de stratégie bénéfique pour les deux protagonistes.

La manipulation *sensu stricto* et l'exploitation des réponses compensatoires représentent deux scénarios de manipulation différents, mais qui ne sont pas mutuellement exclusifs et qui peuvent former un continuum (Lefèvre *et al.* 2008).

☛ La manipulation de type « mafieuse » : Ce scénario, historiquement proposé par Zahavi (1979), est sans aucun doute l'illustration la plus extrême de ce qui peut évoluer en termes d'interactions hôtes-parasites dans le cadre de manipulations du comportement. Les parasites sélectionnent des comportements collaborateurs chez leurs hôtes en leur imposant un coût en valeur sélective dans le cas d'une désobéissance. Ils seraient ainsi capables d'adopter une virulence facultative à la hauteur du taux de collaboration manifesté par l'hôte. Quand le comportement de l'hôte diffère de celui attendu par le parasite, ce dernier peut augmenter sa virulence, rendant tout comportement non collaborateur plus coûteux pour l'hôte que la collaboration. Cette stratégie « mafieuse » peut donc, en théorie, forcer l'hôte à adopter un comportement bénéfique pour le parasite, sous peine de représailles (Thomas *et al.* 2010b). Le meilleur exemple actuel de cette hypothèse est l'association entre le coucou (*Clamator glandarius*) et la pie bavarde (*Pica pica*). Dans ce système, la femelle coucou dépose ses œufs dans les nids d'autres espèces et passe régulièrement vérifier si ses petits sont correctement élevés. Il a été montré que les couples d'oiseaux qui éjectent les œufs de coucou voient leurs nichées plus souvent détruites par des actes de prédation (exercés par le coucou) que ceux qui élèvent le poussin parasite (Ponton *et al.* 2006; Soler *et al.* 1995). Ainsi il est plus probable que la fréquence des « gènes accepteurs » augmente dans la population hôte, plutôt que celle des « gènes rejeteurs » (Soler 1999).

La plupart des études considèrent que le scénario de manipulation *sensu stricto* est le principal processus utilisé par les parasites pour prendre le contrôle du comportement de leurs hôtes. Pour cette raison, la majorité de ces études supposent aussi que des coûts pour le parasite sont inévitablement associés à la manipulation de l'hôte (Poulin 2010).

## Les coûts de la manipulation

La théorie prédit (e.g. Poulin 1994, 2010; Poulin *et al.* 2005) que la manipulation parasitaire *sensu stricto* engendre certes des bénéfices pour le parasite, mais aussi des coûts. L'énergie investie par le parasite dans la manipulation de son hôte ne serait plus disponible pour la réalisation d'autres fonctions comme la croissance, la reproduction, la fécondité ou la lutte contre la réponse immunitaire de l'hôte (Poulin 1994).

On distingue généralement deux types de coûts : les coûts indirects et les coûts directs. Il existe à ce jour plusieurs évidences de coûts indirects, comme une plus forte probabilité (relativement aux individus ou espèces non manipulateurs) d'être tué par le système immunitaire de l'hôte. Thomas *et al.* (2000) montrent, dans le système trématode-amphipode évoqué dans l'encadré 1, que les métacercaires cérébrales (celles qui manipulent le comportement du gammare) sont significativement plus sujettes à l'encapsulation puis à la mélanisation, que les métacercaires abdominales qui n'induisent pas de changements de comportement. De façon analogue, les individus ou parasites fortement manipulateurs peuvent être davantage exposés à la prédation par des prédateurs non appropriés comme hôtes définitifs (voir Poulin 2005 et 2010 pour synthèses). Leung *et al.* (2010) montrent que plus les métacercaires de *Curtuteria australis* sont situées dans la partie terminale du pied de bivalves hôtes intermédiaires, plus elles perturbent le comportement d'enfouissement des coques (ce qui augmente leur risque de prédation par l'huître-pie, l'hôte définitif du parasite), mais plus elles sont également exposées à la prédation par des petits poissons benthiques, dans lesquels elles meurent.

En parallèle aux coûts indirects, on distingue des coûts physiologiques directs associés à l'induction de la manipulation. Même si certains parasites perturbent le comportement de leurs hôtes simplement en se trouvant au bon moment dans le bon organe, la plupart des manipulations de comportement semblent résulter d'interférences actives avec le système neuronal de l'hôte, ce qui implique la sécrétion et la libération de substances par le parasite (Biron *et al.* 2005; Thomas *et al.* 2005). Bien que centrale dans la compréhension de l'évolution de la manipulation parasitaire comme stratégie de transmission, l'existence de coûts directs reste très peu documentée à ce jour. À notre connaissance, seule l'étude de Sanchez *et al.* (2008) avait jusqu'ici concrètement abordé la question des coûts directs de la manipulation. Ces auteurs montrent que plus les nématomorphes (Figure 1b) manipulent les orthoptères pendant de longues périodes, moins leur fécondité sera élevée par la suite. Bien que pertinente, l'étude de Sanchez *et al.* (2008) ne permet toutefois pas d'exclure l'hypothèse alternative selon laquelle les effets de la sénescence confondent ce résultat (i.e. les vers ayant manipulé longtemps pourraient avoir une moins bonne fécondité du fait de leur âge élevé).

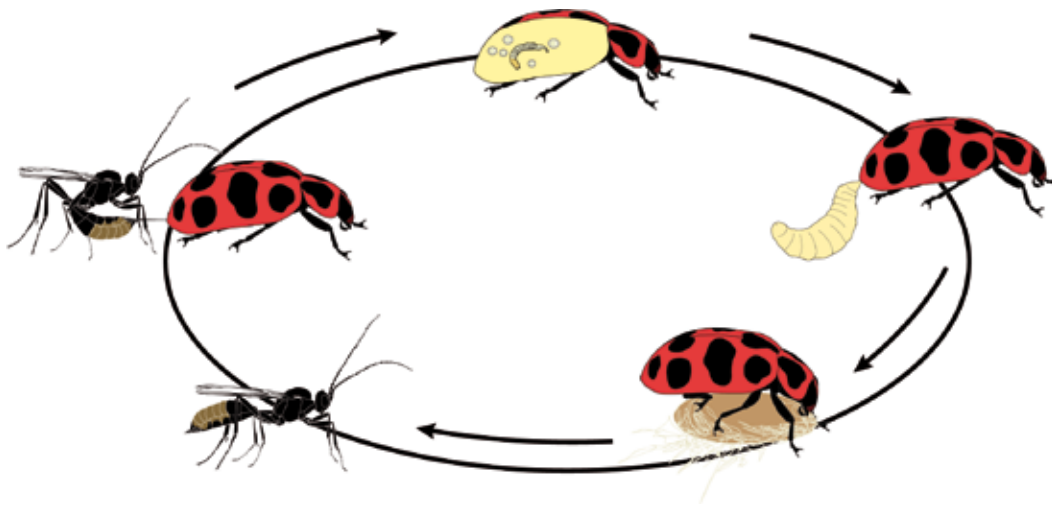


Figure 3 : Cycle de *Dinocampus coccinellae* dans *Coleomegilla maculata*.

Plusieurs jours après que la guêpe ait déposé un œuf dans la cavité abdominale de la coccinelle (environ 20 jours), une larve s'en extirpe (a) (Photo : M.B. Morin) et se tisse un cocon autour des pattes de la coccinelle (b) (Photo : F. Maure). De façon assez atypique pour une association hôte-parasitoïde, la coccinelle reste en vie, mais arrête de se déplacer et de se nourrir. Accrochée sur le cocon avec ses pattes, elle a alors pour seule activité de légers tressautements qu'elle manifeste à intervalles irréguliers (en particulier lorsqu'elle est sollicitée). Il a été montré que, manipulée ainsi, la coccinelle confère au cocon du parasitoïde une protection contre certains prédateurs (Maure *et al.*, sous presse). Environ 8 jours après qu'elle ait quitté son hôte, la guêpe adulte émerge du cocon (c) (Photo : F. Maure). (Illustration : Franz Vanoosthuysse)

Cependant, dans une très récente étude basée sur l'association entre une guêpe parasitoïde, *Dinocampus coccinellae*, et son hôte la coccinelle maculée, *Coleomegilla maculata* (voir Figure 3 pour le cycle), Maure *et al.* (sous presse) apportent un nouvel élément de réponse. Les auteurs montrent qu'il existe une relation négative entre le temps de protection (i.e. le temps de survie) de la coccinelle sur le cocon du parasitoïde et la fécondité de la guêpe à émergence, suggérant l'existence d'un compromis entre l'effort de manipulation et l'effort de reproduction de la guêpe. Cette étude apporte donc la première illustration expérimentale de l'existence de coûts liés à la manipulation du comportement des hôtes, coûts en l'occurrence liés à l'accomplissement, par l'hôte, des comportements manipulés (i.e., les tressautements).

## Conclusion

Bien qu'à ce jour les exemples de manipulations du comportement des hôtes par les parasites ne manquent pas, de nombreux aspects de cette stratégie de transmission restent encore inconnus, notamment ceux concernant les coûts que représentent ces manipulations pour les parasites. L'absence actuelle de ces données constitue un obstacle majeur pour notre compréhension de l'évolution de cette stratégie (Thomas *et al.* 2010b). L'étude de Maure *et al.* (sous presse) est, dans ce contexte, très pertinente, car elle apporte la première mise en évidence expérimentale de l'existence de tels coûts. Il semble donc qu'il soit important de ne plus sous-estimer ces coûts nécessaires à l'accomplissement de comportements manipulés et, dans cette optique, cette très récente étude

incite à la réalisation de travaux similaires sur d'autres systèmes dans lesquels les comportements manipulés semblent tout aussi coûteux.

## Références

- Adamo, S.A. 2002. Modulating the modulators: parasites, neuro-modulators and host behavioral change. *Brain Behav. Evol.* 60 : 370-377.
- Aeby, G. 1998. A digenean metacercaria from the reef coral, *Porites compressa*, experimentally identified as *Podocotyloides stenometra*. *J. Parasitol.* 84 : 1259-1261.
- Biron, D., L. Marché, F. Ponton, H. Loxdale, N. Galéotti, L. Renault, *et al.* 2005. Behavioural manipulation in a grasshopper harboring hairworm: a proteomics approach. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 272 : 2117-2126.
- Bush, A.O. 2001. Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press. 566 p.
- Clayton, D.H. et J. Moore. 1997. Host-parasite evolution: general principles and avian models. Oxford University Press, Oxford. 473 p.
- Combes, C. 1995. Interactions durables. Écologie et évolution du parasitisme. Collection écologie n° 26, Masson, Paris. 524 p.
- Dawkins, R. 1982. The Extended Phenotype. Oxford University Press, Oxford. 307 p.
- De Meeûs, T. 2010. Le parasitisme : une réussite évolutive. Pages 579-580 dans F. Thomas, T. Lefèvre et M. Raymond (éds.), Biologie évolutive, chapitre Évolution des interactions entre espèces. De Boeck, Bruxelles.
- Grosman, A.H., A. Janssen, E.F. De Brito, E.G. Cordeiro, F. Colares, J.O. Fonseca, *et al.* 2008. Parasitoid increases survival of its pupae by inducing hosts to fight predators. *PLoS ONE* 3: e2276. doi:10.1371/journal.pone.0002276





- Helluy, S. 1981.** Parasitisme et comportement. Étude de la métacercarie de *Microphallus papillorobustus* (Rankin 1940) et de son influence sur les gammares. Thèse de doctorat, USTL, Montpellier.
- Holmes, J. et W. Bethel. 1972.** Modification of intermediate host behaviour by parasites. Pages 123-149 dans Canning, E.U. et C.A. Wright (éds.), Behavioural aspects of parasite transmission. Zool. J. Linn. Soc. suppl 1, Londres.
- Lefèvre, T., B. Roche, R. Poulin, H. Hurd, F. Renaud et F. Thomas. 2008.** Exploiting host compensatory responses: the 'must' of manipulation? Trends Parasitol. 24 : 435-439.
- Lefèvre, T., C. Lebarbenchon, M. Gauthier-Clerc, D. Missé, R. Poulin, et F. Thomas. 2009.** The ecological significance of manipulative parasites. Trends Ecol. Evol. 24 : 41-48.
- Leung, T.L.F., D.B. Keeney et R. Poulin. 2010.** Genetics, intensity dependence, and host manipulation in the trematode *Curtuteria australis*: following the strategies of others? Oikos 119 : 393-400.
- Maure, F., J. Brodeur, N. Ponlet, J. Doyon, A. Firlej, É. Elguero et al. 2011.** The cost of a bodyguard. Biol. Lett. (sous presse).
- Metcalfe, N. et P. Monaghan. 2001.** Compensation for a bad start: grow now, pay later? Trends Ecol. Evol. 16 : 254-260.
- Moore, J. 2002.** Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press, É-U. 315 p.
- Ponton, F., D. Biron, J. Moore, A. Møller et F. Thomas. 2006.** Facultative virulence: A strategy to manipulate host behaviour? Behav. Processes 72 : 1-5.
- Poulin, R. 1994.** The evolution of parasite manipulation of host behaviour: a theoretical analysis. Parasitology 109 : S109.
- Poulin, R. 1995.** "Adaptive" changes in the behaviour of parasitized animals: A critical review. Int. J. Parasitol. 25 : 1371-1383.
- Poulin, R. 2007.** Evolutionary ecology of parasites. Princeton University Press. 332 p.
- Poulin, R. 2010.** Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked questions. Adv. Study Behav. 41 : 151-186.
- Poulin, R., B.L. Fredensborg, E. Hansen et T.L.F. Leung. 2005.** The true cost of host manipulation by parasites. Behav. Processes 68 : 241-244.
- Robinson, E.J. 1947.** Notes on the life history of *Leucochloridium fuscostriatum* n. sp. *provis* (Trematoda: Brachylaemidae). J. Parasitol. 33 : 467-475.
- Sanchez, M., F. Ponton, A. Schmidt-Rhaesa, D. Hughes, D. Misse et F. Thomas. 2008.** Two steps to suicide in crickets harbouring hairworms. Anim. Behav. 76 : 1621-1624.
- Soler, M. 1999.** Genetic and geographic variation in rejection behavior of cuckoo eggs by European magpie populations: an experimental test of rejecter-gene flow. Evolution 53 : 947-956.
- Soler, M., J. Soler, J. Martinez et A. Moller. 1995.** Magpie host manipulation by great spotted cuckoos: evidence for an avian mafia? Evolution 49 : 770-775.
- Thomas, F., E. Guldner et F. Renaud. 2000.** Differential parasite (Trematoda) encapsulation in *Gammarus aequicauda* (Amphipoda). J. Parasitol. 86 : 650-654.
- Thomas, F., A. Schmidt-Rhaesa, G. Martin, C. Manu, P. Durand et F. Renaud. 2002.** Do hairworms (Nematomorpha) manipulate the water seeking behaviour of their terrestrial hosts? J. Evolution. Biol. 15 : 356-361.
- Thomas, F., S. Adamo et J. Moore. 2005.** Parasitic manipulation: where are we and where should we go? Behav. Processes 68 : 185-199.
- Thomas, F., R. Poulin et J. Brodeur. 2010a.** Host manipulation by parasites: a multidimensional phenomenon. Oikos 119 : 1217-1223.
- Thomas, F., T. Rigaud et J. Brodeur. 2010b.** Evolution of parasite-induced behavioral alterations. Pages 661-669 dans M. Breed et J. Moore (éds.), Encyclopedia of Animal Behaviour. Elsevier.
- Trail, D.R.S. 1980.** Behavioral interactions between parasites and hosts: host suicide and the evolution of complex life cycles. Am. Nat. 116 : 77-91.
- Yanoviak, S., M. Kaspari, R. Dudley et G. Poinar Jr. 2008.** Parasite-induced fruit mimicry in a tropical canopy ant. Am. Nat. 171 : 536-544.
- Zahavi, A. 1979.** Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. Am. Nat. 113 : 157-159.

.....  
*Fanny Maure est étudiante au doctorat en écologie comportementale à l'Institut de recherche en biologie végétale (IRBV) de Montréal. Ses travaux sont effectués sous la direction de Jacques Brodeur de l'Université de Montréal (IRBV) et de Frédéric Thomas, chercheur de Montpellier, France. C'est au cours de la deuxième partie de sa maîtrise à l'IRBV qu'elle a abordé la problématique du modèle *Dinocampus coccinellae* - *Coleomegilla maculata* et qu'elle a « accroché » sur ce sujet.*

