

> mesurer à l'aune de l'action des hormones impliquées dans les soins parentaux, comme la prolactine, et dans le métabolisme lui-même, comme la corticostérone (associée au stress). Nos données montrent que la présence d'un œuf étranger altère les taux de ces deux hormones chez le merle femelle, ce qui semble déterminer sa réponse face à l'œuf. Sans aucun doute, l'étude future des mécanismes physiologiques qui interviennent dans le comportement défensif des hôtes sera cruciale pour comprendre ces différences comportementales, tant au niveau des individus que des espèces.

	HÔTE	PARASITE
AVANT LA PONTE 	Construit des nids cachés Défend agressivement le nid La femelle n'abandonne pas le nid	Développe la mémoire spatiale pour localiser les nids Imité le plumage d'un prédateur (épervier) pour éviter d'être agressé Coopère avec l'autre sexe pour distraire l'hôte Imité le plumage d'un prédateur (épervier) pour éviter d'être agressé Parasite le nid pendant que la femelle hôte s'y trouve
STADE DE L'ŒUF 	Rejet de l'œuf parasite (par éjection, enfouissement de la couvée parasitée ou abandon du nid parasité) Pond des œufs d'aspects divers (polymorphisme)	Détruit la ponte de l'hôte (comportement « mafieux ») Ses œufs imitent ceux de l'hôte Imité le polymorphisme des œufs de l'hôte
STADE DE L'OISILLON 	La femelle reconnaît le parasite et l'abandonne, ne l'alimente plus ou l'expulse du nid	L'oisillon parasite expulse du nid tous les œufs ou oisillons de l'hôte pour éviter la concurrence L'oisillon parasite imite les oisillons de l'hôte (mimétisme visuel et vocal)
STADE DE L'ENVOL 	La femelle reconnaît le jeune parasite et ne le nourrit pas	Le jeune oiseau parasite imite les jeunes de l'hôte (mimétisme visuel et vocal) Le jeune oiseau change de parents adoptifs

Le parasitisme de couvée a conduit à l'émergence, à tous les stades du cycle biologique, d'une série d'adaptations et de contre-adaptations tant au sein de l'espèce parasite que de l'espèce hôte. De nombreux exemples de comportement décrits dans ce tableau ont été découverts au cours des deux dernières décennies.

L'hôte ne se contente pas de réagir face à l'œuf étranger. Sa réponse peut également être affectée par le comportement des parasites adultes. En 1979, le biologiste israélien Amotz Zahavi a émis l'hypothèse que ces derniers pourraient recourir à un comportement mafieux en exerçant des représailles contre les hôtes ayant rejeté leurs œufs. Ce n'était là qu'une supposition, mais elle fut très critiquée et n'avait pas été vérifiée expérimentalement. À la fin du siècle dernier, notre groupe a entrepris de le faire sur le coucou gris qui parasite le nid de la pie.

Nos recherches ont montré que les coucous détruisaient tous les œufs du nid où la pie avait expulsé l'œuf du parasite. Le succès reproductif de la pie étant ainsi réduit de manière drastique, il était donc plus rentable pour cet oiseau d'accepter l'œuf parasite que de s'en débarrasser, comme nous l'avons observé ; c'était là sa seule chance de voir naître sa propre progéniture. Contrairement au coucou gris, l'oisillon du coucou geai n'éjecte pas les œufs et les oisillons hôtes du nid, donc l'hôte peut parfois élever le parasite parmi sa progéniture. À la suite de ces travaux, d'autres biologistes, notamment les Américains Jeffrey Hoover et Scott Robinson, ont également décrit de tels comportements mafieux chez d'autres espèces, comme le vacher à tête brune.

LE PARASITE DÉGUISE EN HÔTE

En 2003, Naomi Langmore, de l'université nationale australienne, et ses collègues ont décrit un comportement vraiment fascinant. Le mériion superbe (*Malurus cyaneus*), un passereau australien, avait pu identifier l'oisillon parasite du coucou didric, et l'avait abandonné et laissé mourir de faim dans le nid. Cette découverte contredisait l'idée largement répandue selon laquelle un tel comportement était exclu car il avait un coût très élevé (risque d'abandonner son oisillon si ce comportement est dirigé vers sa progéniture par erreur) et bien peu d'avantages (abandonner le nid avec un coucou oisillon seul ne sauvera pas sa progéniture). En d'autres termes, si le rejet de l'œuf étranger permet de sauver sa propre progéniture, ce n'est pas le cas avec l'oisillon parasite, car celui-ci a déjà préalablement éliminé tous les œufs de l'hôte. Cependant, des études ultérieures, comme celle de Nozomu Sato, Keisuke Ueda et leurs collègues en 2009, ont montré que certaines espèces hôtes appartenant à l'espèce *Gerygone* – des passereaux également – franchissent une étape supplémentaire et réussissent à expulser l'oisillon étranger en le saisissant avec leur propre bec.

À la suite de ces découvertes, ont été apportées de nouvelles preuves de discrimination pratiquée à l'égard d'oisillons parasites par des hôtes, qui cessaient de les nourrir. Parallèlement, de nombreux cas de mimétisme visuel et vocal (cris pour demander à manger) ont été décrits

chez les petits parasites: une stratégie visant à ce qu'ils soient confondus avec les petits de l'hôte. Il s'agit là d'un autre exemple de coévolution: le mimétisme des oisillons parasites est l'une des voies pour contrer la capacité de reconnaissance développée par leurs hôtes. En somme, ces conclusions présument que l'identification des oisillons étrangers est beaucoup plus répandue qu'on ne le supposait il y a seulement quinze ans. Aujourd'hui, il est admis que la course aux armements entre le parasite et l'hôte ne se limite pas à la phase de l'œuf, mais s'étend à celle des petits tant qu'ils restent dans le nid.

Et ce n'est pas tout. Certains éléments indiquent que cette rivalité se prolonge jusqu'à la période d'envol des oiseaux, c'est-à-dire lorsqu'ils ont déjà quitté le nid, ce qui était impensable au début de ce siècle. Bien qu'encore peu étudiées, les adaptations et contre-adaptations à ce stade ont été démontrées dans deux cas. Les preuves les plus solides ont été apportées par María Cecilia de Mársico, de l'université de Buenos Aires, et ses collègues, grâce à leurs travaux sur le carouge à ailes baies (*Agelaioides badius*), oiseau hôte de deux espèces du genre *Molothrus*: le vacher criard (*M. rufoaxillaris*), son parasite spécialisé (il ne parasite que lui), et le vacher luisant (*M. bonariensis*), un parasite généraliste (il parasite aussi d'autres oiseaux).

L'équipe de María Cecilia de Mársico a découvert en 2012 que le carouge nourrit les oisillons du parasite spécialisé, qui imitent à la fois l'apparence de ses propres oisillons et leurs cris de demande de nourriture; en revanche, il refuse de nourrir ceux du parasite généraliste, qui ne font preuve d'aucun mimétisme avec les petits de l'hôte. Cela signifie que les oisillons du vacher criard, contrairement au vacher luisant, ont franchi une étape supplémentaire en termes de mimétisme.

NOURRI MÊME APRÈS L'ENVOI

Le deuxième exemple d'adaptation au stade de l'envol est illustré par le système formé par le coucou (parasite) et la pie (hôte), chez qui notre équipe a fait deux découvertes importantes. Tout d'abord, nous avons constaté que lorsque le petit du parasite ne partage pas le nid avec les petits de la pie (et il s'agit de la situation la plus courante, puisque les oisillons de l'hôte meurent souvent de faim dans le nid en raison de la concurrence créée par le petit parasite, beaucoup plus efficace pour quémander et obtenir de la nourriture), la pie continue de le soigner et de le nourrir même après qu'il a quitté le nid. Toutefois, lorsque le petit parasite est élevé avec les oisillons de la pie, ses parents adoptifs le reconnaissent après son départ du nid et cessent, dès lors, progressivement de le nourrir.

Deuxième découverte: le très jeune coucou abandonné ne meurt pas (comme c'est le cas du vacher luisant quand il cesse d'être nourri



Un jeune coucou geai (*Clamator glandarius*, à gauche) est nourri par sa principale espèce hôte, la pie bavarde (*Pica pica*, à droite). Le petit du parasite est nourri par l'hôte même après avoir quitté le nid, bien que le parasite et l'hôte ne se ressemblent pas.

par le carouge à ailes baies), mais se consacre à la recherche d'autres pies et parvient à se faire adopter par celles qui n'ont élevé que des petits parasites dans leur nid. Il s'agit du seul cas connu d'oisillons parasites qui, tant à l'extérieur qu'à l'intérieur du nid, développent une adaptation distincte du mimétisme leur permettant d'éviter d'être reconnus par les hôtes.

Si les relations coévolutives entre les parasites de couvée et leurs hôtes se retrouvent bien à toutes les étapes du cycle de reproduction, l'existence de stratégies défensives à un stade donné pourrait faciliter ou entraver l'évolution de ce type de défense au niveau des étapes postérieures. Ainsi, chez les espèces qui ont développé une bonne capacité de reconnaissance des œufs, il semblerait qu'on ne puisse s'attendre à une même capacité en matière de reconnaissance des petits ou des jeunes qui ont pris leur envol. En revanche, si l'hôte n'a développé de défenses totalement efficaces à aucun de ces stades, cela pourrait favoriser chez lui l'évolution de défenses à n'importe quelle étape du cycle de reproduction.

Les futures recherches apporteront certainement de nouvelles informations sur la relation coévolutive qui s'établit entre les parasites de couvée et leurs hôtes. Les chercheurs se sont lancé de nombreux défis, parmi lesquels celui d'analyser plus en profondeur cette course aux armements, au-delà de la phase d'incubation, et de comprendre le rôle que joue la physiologie dans la régulation des stratégies parasitaires et des défenses de l'hôte.

Enfin, soulignons que les coévolutions entre les parasites de couvée et les hôtes font preuve d'un étonnant parallélisme, non seulement entre des oiseaux très distants les uns des autres sur le plan phylogénétique (comme *Clamator* et *Molothrus*), mais aussi entre des groupes taxonomiques aussi éloignés que les oiseaux, les poissons et les insectes. Aussi, une grande partie des conclusions auxquelles conduisent les recherches sur les oiseaux sont extensibles à d'autres systèmes hôte-parasite. ■

BIBLIOGRAPHIE

M. Soler, **Avian Brood Parasitism. Behaviour, ecology, evolution and coevolution**, Springer, 2017.

M. Soler, **Long-term coevolution between avian brood parasites and their hosts**, *Biological Reviews*, vol. 89(3), pp. 688-704, 2013.

W. E. Feeney et al., **The frontline of avian brood parasite-host coevolution**, *Animal Behaviour*, vol. 84(1), pp. 3-12, 2012.

R. M. Kilner et N. E. Langmore, **Cuckoos versus hosts in insects and birds: adaptations, counter adaptations and outcomes**, *Biological Reviews*, vol. 86(4), pp. 836-852, 2011.

N. B. Davies, **Cuckoos, Cowbirds and Other Cheats**, T & AD Poyser, 2000 (réimp. 2011).