



UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER

**MASTER  
ECO-EPIDEMIOLOGIE  
Parcours Emergences Parasitaires et Infectieuses  
Année 2**

**Mémoire de stage de fin d'étude**

**IMPACT DU PAYSAGE ET DE L'ETAT DE SANTE  
SUR LA COMMUNAUTE D'HELMINTHES  
GASTRO-INTESTINAUX D'UN RONGEUR  
GENERALISTE, *APODEMUS SYLVATICUS*, DANS  
LES LANDES**

Présenté par

**Julie BLANCHET**

Réalisé sous la direction de : Aloïs BERARD, Nathalie CHARBONNEL, Christophe DIAGNE

Laboratoire/Organisme : Centre de Biologie pour la Gestion des Populations

Période du stage : 13 janvier au 4 juillet 2025

Date de soutenance : 27 juin 2025

Année universitaire 2024-2025



## Remerciements

Je tiens à remercier chaleureusement mes encadrants, Aloïs Bérard, Nathalie Charbonnel et Christophe Diagne, pour leur accompagnement exceptionnel. Leur disponibilité, leur écoute, leur bonne humeur constante et la qualité de leurs conseils ont grandement enrichi ce travail. Je ne pensais pas pouvoir rêver d'un meilleur encadrement, et je leur suis profondément reconnaissante pour leur soutien tout au long de ce stage.

Je souhaite également remercier Caroline Tatard et Johannes Tavoillot pour leur accompagnement et leur patience dans l'apprentissage des techniques de laboratoire. Leur disponibilité, leurs explications claires et leur bonne humeur ont rendu cette étape à la fois enrichissante et agréable.

Je tiens également à remercier Aloïs, Anne, Julien, Karine et Nathalie pour cette belle semaine de terrain partagée ensemble.

Enfin, je remercie chaleureusement tous les stagiaires du CBGP, avec une mention spéciale pour mes collègues de bureau Maryla, Lisa, Thomas, Emma, Maud, Julie M., Lina, Amélie et Eya. J'ai partagé avec vous de très beaux moments remplis de rires (et beaucoup de gâteaux), et je vous suis reconnaissante pour votre bonne humeur, votre bienveillance, ainsi que pour toutes ces nouvelles amitiés qui se sont créées.

---

## Résumé

Le paysage, en structurant l'environnement et les interactions écologiques, influence la structure et la dynamique des communautés de parasites. Ses caractéristiques modulent la transmission en impactant directement ou indirectement les interactions hôte-parasite et le cycle écologique des parasites. Le paysage exerce aussi une influence indirecte sur ces communautés parasitaires, via l'état de santé des hôtes, avec des effets variables selon les contextes écologiques et les types de parasites. Dans ce contexte, ce stage vise à explorer l'influence du paysage et de l'état de santé sur la communauté de parasites gastro-intestinaux chez le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*). La faune helminthique de 115 mulots sylvestres provenant de trois catégories paysagères (îlots de feuillus, haies et pinèdes) de la forêt des Landes (Gironde, France) a été caractérisée. Des modèles linéaires mixtes généralisés ont été appliqués afin d'évaluer l'effet des différents types de paysages et de l'état de santé des mulots sylvestres sur l'infestation par les helminthes. Les infracommunautés d'helminthes retrouvées étaient largement dominées par *H. polygyrus*, *S. frederici* et *S. stroma*. La richesse spécifique en helminthes était corrélée positivement avec le poids des hôtes. Les prévalences de *H. polygyrus* et *S. stroma* variaient avec le statut infectieux et le sexe de l'hôte, tandis que leurs intensités d'infections étaient influencées par la catégorie paysagère, le poids et la condition corporelle. *H. polygyrus* était moins présent dans les îlots de feuillus, suggérant une moindre susceptibilité liée à un meilleur état de santé. À l'inverse, *S. stroma* présentait une abondance plus faible dans les pinèdes comparativement aux autres catégories paysagères. Malgré certaines limites méthodologiques, ce travail ouvre des perspectives prometteuses sur l'étude des liens entre parasitisme, paysage et santé des hôtes. Notamment, il serait pertinent d'intégrer des approches plus fines, incluant des marqueurs immunitaires et une meilleure caractérisation environnementale dans de futurs travaux.

**Mots clés :** État de santé, *Heligmosomoides polygyrus*, Helminthes gastro-intestinaux, Mulot sylvestre, Paysage, *Syphacia* spp.

## Abstract

Landscape structure, by shaping the environment and ecological interactions, influences the composition and dynamics of parasite communities. Its characteristics modulate parasite transmission by directly or indirectly affecting host–parasite interactions and parasite life cycles. The landscape also exerts an indirect influence on parasite communities through its effects on host health, with variable outcomes depending on ecological context and parasite type. In this context, the aim of this project was to explore the influence of landscape structure and host health on the community of gastrointestinal parasites in wood mice (*Apodemus sylvaticus*). The helminth fauna of 115 wood mice sampled from three landscape categories (deciduous woodland patches, hedgerows, and pine plantations) in the Landes forest (Gironde, France) was characterized. Generalized linear mixed models were used to assess the effects of landscape type and host health on helminth infestation. The helminth infracommunities were largely dominated by *H. polygyrus*, *S. frederici*, and *S. stroma*. Helminth species richness was positively correlated with host weight. The prevalence of *H. polygyrus* and *S. stroma* varied according to infection status and host sex, while infection intensity was influenced by landscape category, host weight, and body condition. *H. polygyrus* was less prevalent in deciduous woodland patches, suggesting reduced susceptibility potentially linked to better host health. In contrast, *S. stroma* abundance was lower in pine plantations compared to other landscape types. These results highlight the importance of adopting a species-specific approach to better understand how landscape structure shapes host–parasite dynamics.

**Keywords:** Health status, *Heligmosomoides polygyrus*, Gastrointestinal helminths, Wood mouse, Landscape, *Syphacia* spp.

---

# Table des matières

<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>.....</b>
<b>RESUME .....</b>	<b>.....</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>.....</b>
<b>TABLE DES TABLEAUX.....</b>	<b>.....</b>
<b>TABLE DES FIGURES .....</b>	<b>.....</b>
<b>TABLE DES ANNEXES .....</b>	<b>.....</b>
<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
<b>2. MATERIELS ET METHODES .....</b>	<b>4</b>
2.1 ECHANTILLONNAGE .....	4
2.1.1 Zone et plan d'échantillonnage .....	4
2.1.2 Piégeage des petits mammifères. ....	4
2.2 CARACTERISATION DES COMMUNAUTES D'HELMINTHES GASTRO-INTESTINAUX DES MULOTS SYLVESTRES ....	5
2.2.1 Sélection des échantillons de mulots sylvestres.....	5
2.2.2 Dissection des tubes digestifs des mulots sylvestres et collecte des helminthes gastro-intestinaux.....	5
2.2.3 Identification moléculaire des helminthes .....	5
2.2.4 Méthode d'identification spécifique des morphotypes de <i>Syphacia</i> .....	7
2.3 EVALUATION DE L'ETAT DE SANTE DES MULOTS SYLVESTRES .....	7
2.3.1 Indice de la condition physique des mulots sylvestres .....	7
2.3.2 Statut infectieux des mulots sylvestres .....	7
2.3.3 Quantification des Immunoglobulines A (IgA).....	8
2.4 ANALYSES STATISTIQUES .....	9
2.4.1 Impact du paysage et de l'état de santé sur la richesse spécifique et la diversité de la communauté d'helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre .....	9
2.4.2 Impact du paysage et de l'état de santé sur la prévalence et l'intensité des helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre.....	10
2.4.3 Probabilités d'occurrence des différentes combinaisons d'helminthes .....	10
<b>3. RESULTATS.....</b>	<b>11</b>
3.1 ECHANTILLONNAGE .....	11
3.2 CARACTERISATION DES COMMUNAUTES D'HELMINTHES GASTRO-INTESTINAUX DES MULOTS SYLVESTRES ..	11
3.3 EVALUATION DE L'ETAT DE SANTE DES MULOTS SYLVESTRES .....	12
3.4 ANALYSES STATISTIQUES .....	12
3.4.1 Impact du paysage et de l'état de santé sur la richesse spécifique et la diversité de la communauté d'helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre .....	12
3.4.2 Impact du paysage et de l'état de santé sur la prévalence et l'intensité des helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre.....	14
3.4.3 Probabilités d'occurrence des différentes combinaisons d'helminthes .....	16
<b>4. DISCUSSION.....</b>	<b>16</b>
4.1 CARACTERISATION DE LA COMMUNAUTE D'HELMINTHES GASTRO-INTESTINAUX DU MULOT SYLVESTRE .....	17
4.2 IMPACT DU PAYSAGE ET DU L'ETAT DE SANTE DU MULOT SYLVESTRE SUR LA PREVALENCE ET L'INTENSITE D'INFECTION DES HELMINTHES GASTRO-INTESTINAUX .....	18
4.3 CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	20
<b>ANNEXES .....</b>	<b>22</b>
<b>BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>25</b>

## Table des tableaux

Tableau 1 : Modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) les plus parcimonieux décrivant la richesse spécifique et différents indices de diversité.....	13
Tableau 2 : Modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) les plus parcimonieux décrivant la prévalence et l'intensité d'infection par différentes espèces d'helminthes. ....	14

## Table des figures

Figure 1 : Arbre de décision illustrant la méthode d'attribution d'une espèce aux morphotypes-hôtes Syphacia non séquencés. ....	12
Figure 2 : Intensité d'infection par différents helminthes en fonction du poids ou du SMI de leur hôte. ....	13
Figure 3 : Intensité d'infection par différents helminthes en fonction de la catégorie paysagère. ...	15
Figure 4 : Probabilités d'occurrence de différentes combinaisons d'helminthes. ....	16

---

## Table des annexes

Annexe 1 : Numéros d'accès GenBank des différentes séquences de Syphacia utilisées dans l'arbre phylogénétique destiné à déterminer l'identité spécifique des morphotypes-hôtes de Syphacia séquencés.....	22
Annexe 2 : Prévalence des différents genres d'agents pathogènes bactériens retrouvés chez les mulots sylvestres de l'étude. ....	22
Annexe 3 : Effectifs des différents morphotypes avant l'identification moléculaire .....	23
Annexe 4 : Matrice des corrélations basée sur le test de Spearman .....	23
Annexe 5 : Richesse moyenne en agents pathogènes bactériens en fonction de la présence d'H. polygyrus.....	24

---

## 1. Introduction

En écologie, un paysage est défini comme une unité spatiale hétérogène dont la composition et la configuration influencent directement les conditions environnementales (Lamy *et al.*, 2016). Le paysage joue un rôle clé dans la régulation de divers processus écologiques, notamment la circulation des individus, la disponibilité des ressources et la régulation du climat (Turner, 2005). L'impact du paysage sur les interactions écologiques est particulièrement important lorsqu'il s'agit de la dynamique des parasites, un phénomène complexe influencé par une multitude de facteurs abiotiques et biotiques (Poulin, 2004 ; Anderson et Sukhdeo, 2010 ; Deshpande *et al.*, 2023). En effet, des éléments tels que la connectivité du paysage et la diversité des microhabitats peuvent moduler les rencontres entre parasites et hôtes, influençant ainsi les taux de transmission (Taylor & Merriam, 1996 ; Scott, 2023).

De nombreuses recherches ont ainsi démontré que le paysage peut influencer la prévalence et la richesse en espèces de parasites (Allan *et al.*, 2003 ; Bordes *et al.*, 2015 ; Scott, 2023). Par exemple, plusieurs études ont mis en évidence une association entre la fragmentation des habitats et des niveaux plus élevés de prévalence de divers taxons parasites (Mborra & McPeck, 2009 ; Bordes *et al.*, 2015), bien que des résultats variés aient été observés en fonction des contextes écologiques spécifiques (Taylor & Merriam, 1996 ; Fenoglio *et al.*, 2012).

Les distributions des parasites ayant des cycles de vie complexes (c.-à-d. impliquant plusieurs compartiments hôtes) sont particulièrement influencées par le paysage, car elles dépendent de la disponibilité et de la rencontre avec leurs hôtes intermédiaires et définitifs pour leur transmission (Scott, 2023). Par exemple, une étude menée dans des forêts sèches fragmentées de Madagascar a montré que l'impact de la déforestation et de la fragmentation sur les nématodes gastro-intestinaux variait selon leur cycle de vie (Kiene *et al.*, 2021). Les parasites à cycle direct, comme certains oxyures, semblaient peu affectés par la fragmentation du paysage, mais leur prévalence augmentait dans les forêts matures, probablement en lien avec des conditions de gîte favorables pour leurs hôtes, entraînant une densité d'hôtes plus élevée, notamment chez le lémurien *Microcebus murinus*. En revanche, les parasites nécessitant un hôte intermédiaire — tels que les *Strongyloides* spp. ou les nématodes dont l'hôte intermédiaire est un arthropode — étaient moins fréquents en lisière de forêt. Ce patron pourrait s'expliquer par l'incapacité de cet arthropode à survivre dans ce type d'environnement. Les parasites à stade libre étaient également moins fréquents dans ce paysage, probablement en raison de leur dépendance à des conditions abiotiques comme la température, l'humidité ou la couverture végétale, qui influencent la survie de leurs stades libres dans l'environnement et rendent certains milieux moins favorables à leur transmission. (Simões *et al.* 2016 ; Scott, 2023).

Le paysage impacte également le parasitisme à travers la capacité des individus à se défendre contre les infections (Johnson, 2007). En effet, le paysage influence l'état de santé des hôtes, qui, à son tour, peut moduler leur susceptibilité aux infections (Villalobos-Segura *et al.*, 2025). Cette relation a été illustrée par Sweeny *et al.* (2021) dans une étude expérimentale sur des mulots sylvestres en Écosse, où une alimentation enrichie a permis d'améliorer la condition corporelle des individus et de renforcer leur immunité face au nématode gastro-intestinal *Heligmosomoides polygyrus*. Les mulots supplémentés présentaient une plus grande résistance à l'infection, une élimination plus



efficace des vers après traitement antiparasitaire, ainsi qu'une réponse immunitaire générale et spécifique plus forte, réduisant ainsi le potentiel de transmission.

Certaines caractéristiques environnementales défavorables en termes de ressources disponibles et/ou de stress pour les hôtes (p. ex. prédation, compétition inter ou intra-spécifique et pollution) peuvent limiter l'allocation énergétique aux fonctions immunitaires, augmentant ainsi la susceptibilité aux infections (Lochmiller & Deerenberg, 2000). Cependant, certaines études, comme celle de Guivier et al. (2014), ont montré que l'expression de certains gènes immunitaires chez les campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus*) était plus élevée dans des paysages défavorables à ces rongeurs (c.-à-d. des bois fragmentés) que dans des environnements plus favorables (c.-à-d. de larges forêts). Ces résultats suggèrent qu'il peut y avoir une variabilité de l'impact du paysage sur la réponse immunitaire, selon les voies immunitaires étudiées, et qui pourrait s'expliquer par les communautés de parasites associées aux différents habitats.

C'est afin de mieux comprendre cette influence du paysage sur le parasitisme qu'il est essentiel d'étudier les relations entre le paysage, les parasites et l'état de santé des hôtes. Pour cela, nous nous focaliserons sur les helminthes gastro-intestinaux. Le terme "helminthe" désigne de manière générale tous les parasites vermiformes, et constitue un groupe d'importance écologique et médicale cruciale (Wakelin, 1996). Il s'agit d'un groupe polyphylétique regroupant plusieurs phylums, dont les plathelminthes (comprenant les cestodes et les trématodes) ainsi que les nématodes et les acanthocéphales (Morand et al, 2006). Nous nous concentrons particulièrement sur les helminthes gastro-intestinaux (HGI) qui sont particulièrement étudiés pour différentes raisons.

Tout d'abord, ils présentent des niveaux de prévalence souvent très importants dans les populations naturelles de vertébrés, dont ils impactent significativement la dynamique spatio-temporelle en affectant la reproduction (Vandegrift & Hudson, 2009), la survie et, par conséquent, la densité et la structure des populations d'hôtes infestés (Scott & Lewis, 1987). Par exemple, *Pterygodermatites peromysci*, un nématode gastro-intestinal infectant les populations naturelles de la souris à pattes blanches (*Peromyscus leucopus*), présente des niveaux de prévalence élevés pouvant atteindre 36 %. Cette infection est associée à une réduction de la reproduction chez les femelles, en particulier durant la lactation (Vandegrift & Hudson, 2009).

Ensuite, de nombreuses études ont mis en évidence l'effet du paysage sur la distribution spatiale des helminthes (Torre et al., 2013 ; Scholz et al., 2024 ; Msoffe et al., 2025). Par exemple, chez le rongeur *Rhabdomys pumilio*, Froeschke et Matthee (2014), en comparant quatre catégories de paysages différents, ont observé une richesse et une abondance helminthique plus élevées en zone cultivée qu'en milieu naturel, tandis que l'abondance des nématodes était plus faible dans les zones d'élevage agricoles et urbaines.

Enfin, il est documenté que les helminthes peuvent également impacter l'état de santé de leurs hôtes. Dans leur méta-analyse, Shanebeck et son équipe (2022) soulignent que la charge parasitaire en helminthes a un impact sur la valeur sélective de l'hôte. Il est également désormais bien documenté que l'infection par des helminthes module significativement la réponse immunitaire, influençant ainsi la capacité des individus à lutter contre d'autres infections (Maizels & McSorley,

2016). *Heligmosomoides polygyrus bakeri*, un helminthe fréquent chez les souches de souris de laboratoire, est reconnu pour ses effets immunomodulateurs. Ce nématode est capable de détourner la réponse immunitaire des muqueuses via la sécrétion de molécules immunosuppressives, orientant les réponses vers des profils plus tolérants (Reynolds *et al.*, 2012). Une telle modulation favorise non seulement la persistance de l'helminthe, mais peut aussi accroître la susceptibilité de l'hôte à d'autres infections (Maizels *et al.*, 2018 ; Brosschot *et al.*, 2021). Au-delà de leur effet direct sur l'immunité, les helminthes comme *H. polygyrus* peuvent modifier la composition du microbiome intestinal. Cette interaction est importante, car le microbiome joue lui-même un rôle clé dans la régulation du système immunitaire : il favorise la tolérance, stimule les défenses contre les pathogènes et participe à l'équilibre immunitaire de l'hôte. Ainsi, la modification du microbiome par les helminthes influence indirectement la santé de l'hôte via ses effets sur l'immunité (Llinás-Caballero & Caballero, 2022)

Bien que de nombreuses études aient exploré les liens entre helminthes et état de santé, helminthes et paysage, ou encore paysage et état de santé, peu d'entre elles ont intégré ces trois dimensions simultanément. C'est dans cette perspective que s'inscrit ce stage, qui porte sur l'impact du paysage et de l'état de santé sur les communautés d'helminthes gastro-intestinaux d'*Apodemus sylvaticus*, le mulot sylvestre, dans les Landes.

Le mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus*, représente un modèle d'étude pertinent pour plusieurs raisons. Tout d'abord, c'est un rongeur généraliste, largement répandu dans les communautés de petits mammifères sauvages d'Europe et présent dans une grande diversité d'écosystèmes, y compris des milieux anthropisés (Herman *et al.*, 2016). Par ailleurs, les communautés d'helminthes qui lui sont associées sont relativement bien documentées en Europe (Milazzo *et al.*, 2005 ; Behnke *et al.*, 2009 ; Debenedetti *et al.*, 2015). De plus, plusieurs études rapportent des variations de ces communautés d'helminthes en fonction du paysage (Eira *et al.*, 2006). Des recherches menées en Angleterre ont révélé des différences significatives de prévalence et d'abondance pour plusieurs espèces d'helminthes, telles que *Heligmosomoides polygyrus*, *Syphacia stroma* et *Corrigia vitta*, entre des sites forestiers et des prairies (Lewis *et al.*, 2023). Enfin, Navarro-Castilla et Barja (2019) ont mis en évidence un lien entre le paysage et l'état de santé des mulots sylvestres. Ils ont observé que les individus vivant dans des paysages jugés de moindre qualité, en l'occurrence, les pinèdes, présentaient un poids inférieur et des niveaux de stress plus élevés que ceux des forêts, plus riches en ressources.

Notre étude se déroule dans la forêt des Landes de Gascogne, un massif de près d'un million d'hectares situé dans le sud-ouest de la France. Largement transformée par les humains pour des activités sylvicoles, cette forêt est majoritairement monospécifique, dominée par le pin maritime (*Pinus pinaster*), bien que quelques vestiges de forêts de feuillus subsistent (Bouffier *et al.*, 2009). Pour lutter contre les incendies ou les ravageurs des pins, une démarche de restauration écologique est en cours, via la plantation de haies. Cependant les impacts de cette démarche sur les petits mammifères et l'écologie de la santé (c.-à-d. le parasitisme et l'état de santé) restent inconnus dans ce contexte paysager. Le mulot sylvestre, en raison de son caractère généraliste, prédomine dans l'ensemble de ces catégories paysagères, ce qui en fait un modèle pertinent pour explorer les interactions entre paysage, parasitisme et état de santé.

Au cours de ce stage, nous avons donc mené une étude comparative de populations de mulots sylvestres (helminthes, état de santé) réparties dans différentes catégories de paysages des Landes (ilot de feuillus, haies de feuillus et lisières de pins).

Nos objectifs spécifiques sont doubles :

- (1) décrire et comparer la richesse spécifique et la composition des communautés d'helminthes gastro-intestinaux selon les types de paysages,
- (2) identifier les déterminants de la prévalence et de l'intensité d'infection, en fonction à la fois des caractéristiques paysagères et de l'état de santé des mulots. Ce dernier paramètre étant défini à partir d'indicateurs de condition physique, de statut infectieux et de réponses immunitaires.

In fine, les résultats de cette étude fourniront des données préliminaires permettant d'évaluer si la restauration écologique, à travers la plantation des haies de feuillus, peut avoir un effet bénéfique sur la santé du mulot sylvestre et contribuer à limiter la circulation de ses agents infectieux.

Au vu des études précédemment menées en Europe sur les communautés d'helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre, on s'attend à une faible richesse spécifique (Debenedetti *et al.*, 2015 ; Behnke *et al.*, 2021 ; Lewis *et al.*, 2023). De plus, en s'appuyant sur ces mêmes études, on anticipe une forte prévalence de *Heligmosomoides polygyrus* et des helminthes du genre *Syphacia*. En ce qui concerne l'effet du paysage, on s'attend à une plus grande présence des helminthes gastro-intestinaux à cycle hétéroxène dans les habitats favorisant une plus grande diversité d'hôtes (Scholz *et al.*, 2024).

On peut s'attendre à ce que les mulots sylvestres vivant dans les paysages les plus favorables présentent des intensités d'infection plus faibles que ceux des milieux moins favorables, en raison d'un meilleur état de santé, notamment lié à l'absence de compromis immunitaires induits par une disponibilité accrue des ressources.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1 Echantillonnage

#### 2.1.1 Zone et plan d'échantillonnage

L'échantillonnage est réalisé dans une zone de 1050 km<sup>2</sup> située dans la forêt des Landes de Gascogne (centre : 44°33'38.2"N, 0°46'36.7"W). Il est composé de 52 sites répartis en trois catégories paysagères : 24 correspondent à des haies de feuillus, 12 sites sont des lisières de parcelles de pins et 16 sites se trouvent dans des îlots de feuillus. Les haies, de dimensions variées, sont principalement composées de chênes pédonculés (*Quercus robur*) et de chênes tauzins (*Quercus pyrenaica*)

#### 2.1.2 Piégeage des petits mammifères.

Les mulots sylvestres de l'étude ont été capturés avant mon stage, en automne 2024, via une campagne d'échantillonnage ciblant la communauté de petits mammifères.

Pour chaque site, 20 pièges à capture unique de type INRA, espacés de 5 mètres, ont été installés en ligne pour une durée de 3 nuits. Chaque matin, les pièges sont contrôlés, réouverts (ou remplacés

en cas de capture) et réappâtés (si nécessaire) avec un mélange de graines de tournesol, de carottes et de sardines.

Les rongeurs capturés sont sédatisés par inhalation d'isoflurane et euthanasiés par dislocation cervicale, selon les recommandations en vigueur (Mills *et al.*, 1995). Ils sont ensuite pesés, mesurés, sexés et identifiés. Les tubes digestifs sont récupérés et conservés à -4 °C dans de l'alcool à 96 %, et les fèces qu'ils contenaient sont stockées à sec à -20°C.

Tous les mulots capturés ont été identifiés spécifiquement par une approche moléculaire ciblant une région du gène COI (Cytochrome Oxydase I).

Toutes ces informations de piégeage ont été enregistrées dans la "Base de données Petits Mammifères" du CBGP (Centre de Biologie pour la Gestion des Populations, 2018), et publiées sur la plateforme du GBIF (Charbonnel *et al.*, 2025).

J'ai participé à une campagne d'échantillonnage en mai 2025, mais les données recueillies n'ont pas pu être intégrées aux analyses de mon stage, car elles ont été obtenues trop tardivement par rapport aux échéances prévues.

## **2.2 Caractérisation des communautés d'helminthes gastro-intestinaux des mulots sylvestres**

### **2.2.1 Sélection des échantillons de mulots sylvestres**

Étant donné le temps nécessaire pour la dissection des tubes digestifs et la collecte des helminthes associés, tous les échantillons de mulot sylvestre disponibles n'ont pas pu être analysés dans le cadre de ce stage. Une priorisation des échantillons a donc été établie. Seuls les individus adultes et subadultes ont été analysés, à condition que leurs fèces, sérum et tube digestif aient bien été prélevés. Ce sous-échantillon a été équilibré autant que possible en fonction des catégories paysagères.

### **2.2.2 Dissection des tubes digestifs des mulots sylvestres et collecte des helminthes gastro-intestinaux**

Afin de caractériser les communautés d'helminthes gastro-intestinaux présents chez le mulot sylvestre, j'ai disséqué leurs tubes digestifs sous le poste de sécurité microbiologique (PSM) du laboratoire de biosécurité de niveau 2 du CBGP. L'observation est réalisée à l'aide d'une caméra à fort grossissement. Pour chaque tube digestif, j'ai trié et compté les helminthes par morphotype avant conservation dans de l'éthanol à 96%. Les différents morphotypes correspondent à des groupes d'helminthes définis par leur morphologie et leur localisation dans le tube digestif.

### **2.2.3 Identification moléculaire des helminthes**

En raison de contraintes financières, l'identification moléculaire n'a pas pu être réalisée pour l'ensemble des helminthes. Tous les morphotypes-hôtes (ensemble des helminthes partageant un même morphotype au sein d'un hôte) ont été inclus dans les analyses, à l'exception de celui correspondant au genre *Heligmosomoides*. Dans ce cas précis, une sélection raisonnée a été effectuée, car *Heligmosomoides* est un genre fréquent et bien connu (Reynolds *et al.*, 2012), et l'on s'attendait à n'y trouver qu'une seule espèce : *Heligmosomoides polygyrus*. C'est pourquoi le morphotype correspondant à ce genre a été directement nommé *H. polygyrus* dans les analyses.

La sélection a d'abord consisté à choisir des mulots sylvestres hébergeant *H. polygyrus*, en équilibrant autant que possible leur répartition selon les différentes catégories paysagères, les lignes de pièges et les pièges eux-mêmes. Cela a permis d'éviter une surreprésentation d'une zone. Ensuite, seuls les morphotypes-hôtes où le nombre d'*H. polygyrus* retrouvés était inférieur à 10 ont été inclus. Ce choix a permis de vérifier que les spécimens étaient bien des vers et non des fragments d'intestin avant l'extraction d'ADN. Au total, 96% des morphotypes-hôtes d'*H. polygyrus* ont été sélectionnés. Pour les morphotypes-hôtes non séquencés, leur identification a été extrapolée à partir des résultats obtenus sur les morphotypes d'*H. polygyrus*. Cette démarche repose sur la forte confiance que nous avons dans l'identification de cette espèce, bien documentée et reconnaissable.

Pour effectuer l'identification moléculaire, un helminthe par morphotype-hôte sélectionné a été mis en tube. Lorsque le morphotype-hôte n'était composé que d'un spécimen, la partie médiane du corps a été prélevée et les parties antérieure et postérieure ont été préservées dans de l'alcool à 96% pour d'éventuelles analyses morpho-anatomiques ultérieures. Le même processus a été appliqué pour les helminthes de plus grande taille, comme les cestodes.

J'ai extrait l'ADN total de chaque helminthe à l'aide du kit 96-Well Plate Animal Genomic DNA Mini-Preps Kit (Biobasics).

Pour l'amplification de l'ADN, j'ai réalisé une réaction de polymérase en chaîne (PCR) ciblant une région partielle (~450 pb) du gène mitochondrial codant pour la première sous-unité de la cytochrome c oxydase (COI). Ce gène mitochondrial est couramment utilisé comme marqueur moléculaire standard pour l'identification taxonomique des espèces animales (Hebert *et al.*, 2003), y compris les helminthes (Chan *et al.*, 2021). Il présente plusieurs avantages, notamment une forte variabilité interspécifique, une organisation génétique relativement conservée, et un nombre élevé de copies par cellule (Lazarova *et al.*, 2006).

L'amplification a été réalisée à l'aide des amorces COX1-F1 (5'-TTG RTT TTT TGG TCA TCC TGA RG-3') et COX1-R1 (5'-WSY MAC WAC ATA ATA AGT ATC ATG-3') (Diagne *et al.*, 2016). Chaque réaction PCR a été effectuée dans un volume total de 20 µL, contenant l'ADN extrait, le prémix QIAGEN multiplex, les amorces et de l'eau Milli-Q. L'ensemble des réactions a été réalisé dans un thermocycleur, selon le programme suivant : dénaturation initiale à 95°C pendant 15 minutes, suivie de 40 cycles d'amplification (94°C pendant 30 s, 50°C pendant 90 s, 72°C pendant 90 s), puis une élongation finale à 72°C pendant 10 minutes.

J'ai contrôlé les produits de l'amplification par électrophorèse sur gel d'agarose à 1.5 %, avec migration à 100V pendant 20 minutes. Un marqueur de poids moléculaire a été utilisé pour estimer la taille des amplicons attendus. Afin de garantir l'absence de contamination, chaque plaque était pourvue d'un témoin d'extraction négatif et un témoin de PCR négatif. Les produits PCR validés ont ensuite été envoyés chez un prestataire externe (Eurofins Genomics) pour un séquençage Sanger bidirectionnel. Les séquences forward et reverse brutes obtenues ont été corrigées, et assemblées à l'aide du logiciel de bioinformatique Geneious (v.11.1.5) par Johannes TAVOILLOT. Chaque séquence consensus obtenue a ensuite été comparée à la base de données ntNCBI à l'aide de l'algorithme BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) (Altschul *et al.*, 1990), afin de leur attribuer une identité taxonomique. Seules les correspondances présentant une couverture de 100% et le

plus *haut ratio score maximal* (le meilleur score d'alignement entre la séquence test et la référence) et *score total* (la somme des scores de tous les segments alignés), ont été retenues.

#### 2.2.4 Méthode d'identification spécifique des morphotypes de *Syphacia*

L'identification spécifique des helminthes du genre *Syphacia* a reposé sur une approche combinant des données moléculaires, phylogénétiques et anatomiques. J'ai adopté cette démarche afin de surmonter les limites de l'identification moléculaire employée, qui ne permet pas toujours d'avoir une identification à l'espèce pour ce genre.

Des séquences du gène mitochondrial CO1, issues de nos échantillons, ont été analysées par phylogénie. Pour cette analyse, des séquences de référence ont été sélectionnées depuis la base GenBank, incluant trois espèces de *Syphacia* : *S. stroma* et *S. frederici*, connues chez les mulots sylvestres en Europe et *S. obvelata*, fréquente chez *Mus musculus* et bien représentée dans les bases de données (Annexe 1)

Les séquences de référence et celles obtenues dans cette étude ont été alignées à l'aide du logiciel MEGA X (Molecular Evolutionary Genetics Analysis) (v. 12.0.12) (Kumar *et al.*, 2018), via un alignement multiple. Un arbre phylogénétique a ensuite été construit à partir d'une matrice de distances, et la robustesse des regroupements a été évaluée par la méthode de rééchantillonnage. Seuls les regroupements avec des valeurs de rééchantillonnage supérieur à 70% ont été considérés comme robustes.

### 2.3 Evaluation de l'état de santé des mulots sylvestres

#### 2.3.1 Indice de la condition physique des mulots sylvestres

Pour évaluer l'état de santé des mulots sylvestres, l'Indice de Masse Ajustée (Scaled Mass Index, SMI) proposé par Peig & Green (2009) a été calculé. Le SMI est un indice permettant d'estimer la condition physique d'un individu au sein d'une population, tout en minimisant la corrélation avec la taille, l'âge et le sexe (Peig & Green, 2010).

Cet indice repose sur la standardisation de la masse corporelle en fonction d'une mesure linéaire du corps, selon la relation allométrique entre la masse et la longueur, décrite par l'équation suivante :

$$Mi' = Mi \left[ \frac{L_0}{L_i} \right]^{bSMA}$$

$L_0$  représente la moyenne de la longueur tête-base de la queue des mulots sylvestres dont le tube digestif a été disséqué.  $bSMA$  est l'exposant allométrique obtenu par régression SMA (Standardized Major Axis) de  $\ln(M)$  sur  $\ln(L)$ , où  $M$  et  $L$  sont respectivement, la masse et la longueur tête-base de la queue. Les femelles gestantes ont été exclues du calcul de ces deux paramètres pour éviter les biais de masse liés à la gestation.  $Mi'$  est la masse corporelle prédite de l'individu  $i$  pour une longueur standardisée à  $L_0$ .  $M_i$  et  $L_i$  désignent la masse et la longueur corporelle observées de l'individu  $i$ .

#### 2.3.2 Statut infectieux des mulots sylvestres

Le statut infectieux des mulots sylvestres est utilisé comme indicateur approximatif de leur état de santé : plus ils sont infectés par un nombre élevé de pathogènes différents, plus leur état de santé



est dégradé. Cette analyse, réalisée en amont du stage, a permis d'estimer la richesse en agents pathogènes bactériens par deux approches complémentaires : la détection ciblée de *Leptospira* spp. pathogènes dans le rein par qPCR ciblant le gène *lipL32* (Dobigny *et al.*, 2015) et la détection sans *a priori* des bactéries présentes dans la rate par métabarcodage ciblant la région V4 du gène ribosomique 16S (Galan *et al.*, 2016). Cette analyse a permis d'identifier treize genres bactériens considérés comme pathogènes potentiels : *Bartonella*, *Borrelia*, *Borrelia*, *Ehrlichia*, *Leptospira*, *Metamycoplasma*, *Mycoplasma*, *Mycoplasma*, *Neisseria*, *Neoehrlichia*, *Spiroplasma*, *Streptobacillus* et *Treponema* (prévalences en Annexe 2).

### 2.3.3 Quantification des Immunoglobulines A (IgA)

Les Immunoglobulines A (IgA) fécales sont également quantifiées et utilisées comme marqueurs de l'immunité. Produites en grande quantité, les IgA protègent les muqueuses intestinales contre les infections et contribuent à l'équilibre du microbiome (Ramos *et al.*, 2022). Leur quantification chez le mulot sylvestre a montré qu'un niveau plus élevé d'IgA intestinales était associé à une charge d'helminthes gastro-intestinaux plus faible (Clerc *et al.*, 2018).

J'ai réalisé la quantification des IgA fécales dans le laboratoire de niveau 2 du CBGP par test ELISA en m'appuyant sur un protocole décrit dans la littérature (Sweeny *et al.*, 2021).

Les fèces des mulots sylvestres ont d'abord été pesées, puis broyées dans un volume fixe de 60 µL d'un inhibiteur de protéinase. Les surnageants ont ensuite été récupérés et conservés à -80 °C.

Pour réaliser les tests ELISA, 15 µL de surnageant par échantillon ont été ajoutés à 260 µL d'une solution de tampon salin phosphate (PBS) 1X, de polysorbate 20 (Tween 20) à 0.1 %, et d'albumine de sérum bovin (BSA) à 4 %.

Les produits de ces dilutions ont ensuite été transférés, en triplicat, sur une plaque ELISA POLYSORP. Cette plaque a été préparée la veille, avec un revêtement avec de l'IgA anti-souris de chèvre (Clinisciences - southern biotech 1040-01), suivi d'une saturation des puits avec une solution de PBS1X-tween 0.1%-BSA 4%.

Après incubation à température ambiante pendant 2h30 et 4 lavages au PBS 1X - Tween 0.1%, un anticorps secondaire conjugué à la peroxydase (IgA-HRP anti-souris de chèvre, Clinisciences - southern biotech 1040-05) a été ajouté. Après 1h d'incubation à température ambiante et 4 lavages au PBS 1X-Tween 0.1%, l'activité de la peroxydase a été révélée avec du tétraméthylbenzidine (TMB). La réaction a ensuite été arrêtée après quelques minutes à l'aide d'acide phosphorique à 10.3 %. Le produit issu de la réaction du TMB avec la peroxydase prend alors une couleur jaune, dont l'absorbance maximale se situe à 450 nm. La densité optique (DO) est ensuite mesurée à 450 et 620 nm. La DO corrigée pour chaque échantillon est déterminée de cette manière :

$$\Delta DO = DO_{450nm} - DO_{620nm}$$

$$\Delta DO_{corrigée} = \Delta DO - \text{moyenne des } DO_{\text{puits témoins négatifs}}$$

Une courbe étalon a été construite pour chaque plaque à partir d'une gamme standard d'IgA diluée en série. Les coefficients de la droite exponentielle obtenue ont permis de déterminer les concentrations d'IgA à partir des moyennes d'absorbance des triplicats.

La concentration obtenue a ensuite été corrigée en multipliant par un facteur de dilution total, prenant en compte à la fois la dilution initiale des fèces et celle appliquée au surnageant. En

supposant une densité de 1 (soit 1 g = 1 mL), le volume des fèces a été estimé à partir de leur poids. Le facteur de dilution propre à chaque échantillon de fèces a alors été calculé selon la formule suivante :

$$F = (\text{volume des fèces} + 60 \mu\text{L}) / \text{volume des fèces}$$

où 60  $\mu\text{L}$  correspond au volume d'inhibiteur de protéinase ajouté lors de la préparation. Ce facteur individuel a ensuite été multiplié par le facteur de dilution du surnageant (18.33) pour obtenir le facteur de dilution total appliqué à chaque échantillon.

## 2.4 Analyses statistiques

### 2.4.1 Impact du paysage et de l'état de santé sur la richesse spécifique et la diversité de la communauté d'helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre

J'ai réalisé l'entièreté des analyses statistiques avec le logiciel R (v. 4.4.3) (R Core Team, 2025).

La diversité et l'uniformité des communautés d'helminthes ont été évaluées à l'aide de plusieurs indices, calculés individuellement pour chaque mulot sylvestre.

La richesse spécifique qui correspond au nombre d'espèces présentes. L'indice de Shannon qui combine richesse et abondance, avec des valeurs élevées indiquant une diversité importante (Shannon, 1948). L'indice de Simpson, exprimé ici sous la forme  $1-D$ , qui reflète la probabilité que deux individus choisis au hasard appartiennent à des espèces différentes, avec des valeurs proches de 1 traduisant une forte diversité (Simpson, 1949). Ces deux derniers indices ont été déterminés uniquement pour les mulots dont la richesse spécifique en helminthes était différente de zéro.

Pour chaque indice, j'ai construit des modèles linéaires mixtes généralisés (GLMM) dans lesquels l'indice étudié est la variable à expliquer. Les variables explicatives comprennent l'état de santé de l'hôte (poids, SMI et richesse en agents pathogènes bactériens), le paysage (catégories paysagères) ainsi que des caractéristiques propres à l'hôte (sexe). La colinéarité entre les variables explicatives quantitatives a été évaluée à l'aide du coefficient de corrélation de Spearman. Ces variables ont ensuite été mises à l'échelle afin de faciliter la convergence des modèles en limitant les effets dus aux différences d'unités et d'amplitudes (Zuur *et al.*, 2009). La ligne d'échantillonnage a été intégrée comme effet aléatoire pour prendre en compte la non-indépendance des individus capturés sur une même ligne (Harrison *et al.*, 2018).

Le modèle visant à expliquer la richesse spécifique a été construit avec la fonction *glmmTMB* (McGillcuddy *et al.*, 2025), en utilisant la loi de Conway-Maxwell-Poisson disponible dans ce package (Brooks *et al.*, 2017). Pour tenir compte de la forte proportion de zéros dans les indices de Shannon et de Simpson, des modèles linéaires mixtes généralisés à inflation de zéros (zero-inflated GLMM) avec une distribution Tweedie ont été réalisés, également avec la fonction *glmmTMB*.

Ensuite, pour l'ensemble des modèles globaux une sélection des modèles a été effectuée à partir d'un modèle initial complet, incluant l'ensemble des variables explicatives.

À partir de ce modèle, toutes les combinaisons possibles de sous-modèles ont été générées à l'aide de la fonction *dredge* du package *MuMIn* (Bartoń, 2025) et classées selon leur critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons ( $AICc$ ). Les modèles dont le  $\Delta AICc$  était inférieur à 2 par rapport au meilleur modèle ont été retenus comme modèles candidats. Parmi eux, le modèle le plus parcimonieux (c'est-à-dire contenant le moins de variables) a été sélectionné (Arnold, 2010).



La qualité de l'ajustement du modèle a été vérifiée à partir des résidus standardisés simulés, obtenus via la fonction *simulateResiduals* du package *DHARMa* (Hartig, 2024). Une fois le modèle validé, la significativité des variables explicatives a été examinée par des tests de délétion et de rapports de vraisemblance. Pour les variables significatives ayant plus de deux modalités, des comparaisons post-hoc ont été réalisées à l'aide du package *emmeans* (Lenth, 2025). Pour tous les tests, le seuil de significativité a été fixé à 0.05.

Enfin, la fonction *r.squaredGLMM* du package *MuMIn* a été utilisée pour estimer la part de variance expliquée par le modèle, via les coefficients de détermination marginal ( $R^2m$ ) et conditionnel ( $R^2c$ ). Lorsqu'un  $R^2c$  très élevé (supérieur à 99 %) a été observé, cela a été interprété comme un signe potentiel de surajustement ou d'influence excessive de certaines observations (Nakagawa *et al.*, 2013). Dans ces cas, les données ont été ré-examinées, et les valeurs aberrantes identifiées visuellement ont été exclues. Ces points peuvent exercer une influence disproportionnée sur l'ajustement du modèle et biaiser les estimations des effets fixes et aléatoires (Harrison *et al.*, 2018). Leur retrait a permis d'obtenir des modèles plus robustes et mieux ajustés aux données réelles.

#### **2.4.2 Impact du paysage et de l'état de santé sur la prévalence et l'intensité des helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre**

Dans le but de comprendre les facteurs influençant la distribution des helminthes, j'ai également réalisé des GLMM, en suivant la même procédure que celle expliquée dans la section 2.4.1.

Les variables à expliquer incluent le statut parasitaire (0 = absence ; 1 = présence) et l'intensité (comprise entre 1 et n) pour les espèces dont la prévalence globale dépasse 5%. Les variables explicatives, ainsi que l'effet aléatoire, sont identiques à ceux utilisés précédemment dans les GLMM portant sur les indices de diversité, à savoir : le poids, le SMI, la richesse en agents pathogènes bactériens, le sexe de l'hôte et la catégorie paysagère (cf. partie 2.4.1).

L'ensemble des modèles testés a été créé à partir de la fonction *glmer* du package *lme4* (Bates *et al.*, 2015) ou la fonction *glmmTMB*, selon la distribution utilisée. Les modèles visant à expliquer le statut parasitaire ont été ajustés selon une distribution binomiale. Ceux portant sur l'intensité d'infection ont d'abord été ajustés avec une distribution de Poisson (via *glmer*), puis la dispersion des données a été évaluée à l'aide de la fonction *check\_overdispersion* du package *performance* (Lüdtke *et al.*, 2021). En cas de surdispersion, la distribution binomiale négative (via *glmmTMB*) était préférée. En cas de sous-dispersion, la distribution Conway-Maxwell-Poisson (du package *glmmTMB*) a été utilisée.

La sélection des modèles, l'évaluation de leur qualité d'ajustement, l'analyse de la significativité des variables explicatives ainsi que le calcul de la variance expliquée ont été effectués selon la même méthodologie que décrite précédemment (cf. partie 2.4.1).

#### **2.4.3 Probabilités d'occurrence des différentes combinaisons d'helminthes**

Afin de déterminer si certaines combinaisons d'helminthes (prévalence > 5%) apparaissent plus fréquemment que ce qui serait attendu par hasard, j'ai utilisé la méthode de détection d'associations (Vaumourin *et al.*, 2014). Cette analyse simule un intervalle de confiance à 95 % pour la fréquence attendue de chaque combinaison d'infections sous l'hypothèse nulle d'indépendance. Les combinaisons dont la fréquence observée tombe en dehors de cet intervalle sont considérées

comme significatives, avec  $p$  calculé sur le nombre de simulations où la fréquence simulée diffère de celle observée (Abbate *et al.*, 2024).

### 3. Résultats

#### 3.1 Echantillonnage

Au cours de la campagne d'échantillonnage d'automne 2024 ayant précédé mon stage, 178 mulots sylvestres ont été capturés. Parmi eux, 117 provenaient des haies de feuillus, 15 des lisières de parcelles de pins, et 46 des îlots de feuillus.

#### 3.2 Caractérisation des communautés d'helminthes gastro-intestinaux des mulots sylvestres

Les tubes digestifs de 115 des mulots sylvestres capturés ont été disséqués. Parmi ces mulots, 80, 15 et 20 provenaient respectivement des haies de feuillus, des lisières de pins et des îlots de feuillus. Au total, 7,863 helminthes ont été identifiés et répartis en sept morphotypes différents (Annexe 3). Pour le séquençage, un individu par morphotype-hôte (ensemble des helminthes partageant un même morphotype au sein d'un hôte) a été sélectionné. Parmi ces morphotypes-hôtes, 89.3 % de ceux correspondant au morphotype *Heligmosomoides polygyrus* ont été retenus pour le séquençage, à la suite d'un tri préalable visant à cibler spécifiquement ce morphotype. Tous les autres morphotypes-hôtes (*Syphacia* trouvés en position antérieure, *Syphacia* trouvés dans le caecum, *Syphacia* trouvés en position postérieure, *Trichuris*, cestode et indéterminé) ont été envoyés en séquençage.

Une identification au niveau de l'espèce ou du genre a pu être attribuée à 74.4 % des morphotypes-hôtes séquencés.

Toutes les séquences analysées et comparées à GenBank pour les morphotypes-hôtes du genre *Syphacia* ont été identifiées comme appartenant à *Syphacia obvelata*, une espèce retrouvée exclusivement chez la souris grise (*Mus musculus*). Cependant, l'arbre phylogénétique construit à partir des séquences de référence et de nos échantillons a mis en évidence trois regroupements distincts présentant une valeur de rééchantillonnage de 99%. Le premier regroupement ne contenait que des séquences de référence de *S. obvelata*. Les deux autres regroupements comprenaient respectivement les séquences de référence de *S. stroma* et de *S. frederici*, ainsi que plusieurs de nos séquences.

Parmi nos échantillons, 51 séquences étaient associées au regroupement de *S. stroma* et 32 séquences étaient associées au regroupement de *S. frederici*.

Toutes les séquences rattachées à *S. stroma* provenaient de morphotypes-hôtes localisés dans la partie antérieure du tube digestif. Par conséquent, quatre morphotypes-hôtes non séquencés, récoltés dans cette même région, ont été attribués à *S. stroma* en raison de leur localisation anatomique. De plus, deux morphotypes-hôtes non séquencés ont été identifiés sur la base de l'autre morphotype-hôte du même individu qui avait été séquencé et identifié.

Enfin, trois morphotypes-hôtes ont été attribués à *S. frederici* en se basant uniquement sur leur localisation dans le tube digestif et les données bibliographiques associées (Stewart *et al.*, 2017). L'arbre de décision pour la détermination des morphotypes-hôtes *Syphacia* est détaillé en Figure 1. Ainsi, 55 morphotypes-hôtes ont été identifiés comme *S. stroma* et 37 comme *S. frederici*.

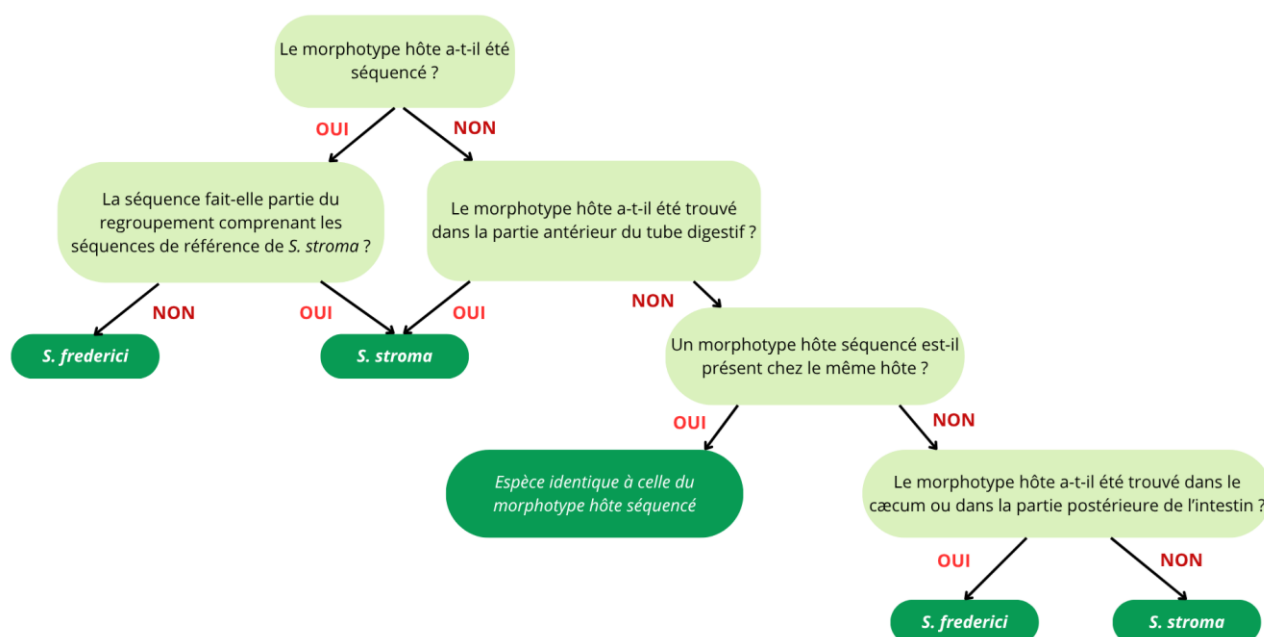


Figure 1 : Arbre de décision illustrant la méthode d'attribution d'une espèce aux morphotypes-hôtes *Syphacia* non séquencés.

Au total, huit espèces d'helminthes ont été trouvées dans les tubes digestifs : *Heligmosomoides polygyrus* (prévalence globale = 80 %), *Syphacia stroma* (32%), *Syphacia frederici* (23%), *Skrjabinotaenia lobata* (1.7 %), *Aspiculuris tetraptera* (0.9 %), *Hydatigera parva* (0.9 %), *Hymenolepis hiberna* (0.9 %) et *Trichuris muris* (0.9 %)

### 3.3 Evaluation de l'état de santé des mulots sylvestres

L'Indice de Masse Ajustée (Scaled Mass Index, SMI) moyen des mulots sylvestres est de 20.4 grammes, et varie de 13.9 g à 26.9 g.

La richesse moyenne en agents pathogènes bactériens est de 1.4 et varie de 0 à 6.

La concentration en IgA mesurée varie de  $10^{-1}$  à  $1 \text{ ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ , des valeurs nettement inférieures à celles généralement rapportées dans la littérature (Sweeny *et al.*, 2021). Cette discordance a conduit à la réalisation d'analyses supplémentaires afin d'évaluer la robustesse de notre protocole. Les résultats de ces vérifications n'ayant pas permis de confirmer la fiabilité des mesures obtenues, les données de concentration en IgA n'ont donc pas été incluses dans les analyses statistiques.

### 3.4 Analyses statistiques

#### 3.4.1 Impact du paysage et de l'état de santé sur la richesse spécifique et la diversité de la communauté d'helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre

La richesse spécifique moyenne en helminthes par mulot sylvestre est de 1.41, avec des valeurs allant de zéro à trois. Treize mulots ayant une richesse spécifique nulle ont été exclus du calcul des indices suivants. L'indice de Shannon varie entre zéro et 1.09, avec une moyenne de 0.21. L'indice de Simpson présente une moyenne de 0.13, avec des valeurs comprises entre 0 et 0.66.

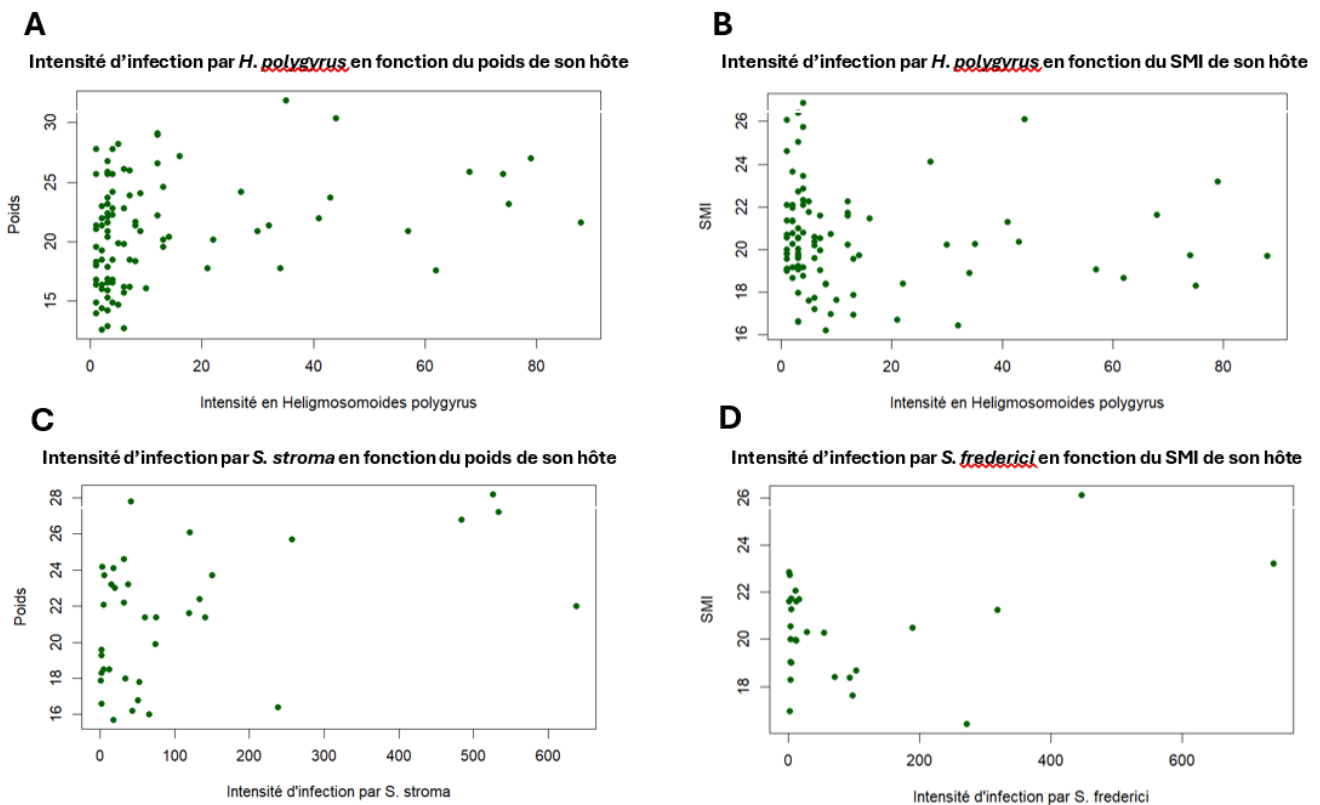
Aucune corrélation n'a été détectée entre les variables indépendantes quantitatives (Annexe 4).

Les résultats des GLMM visant à identifier les facteurs influençant les indices de diversité sont illustrés dans le Tableau 1.

**Tableau 1 : Modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) les plus parcimonieux décrivant la richesse spécifique et différents indices de diversité.**  $\Delta AICc$  : différence entre la valeur du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits effectifs ( $AICc$ ) du modèle choisi et celle du modèle ayant l' $AICc$  le plus faible.  $R^2m$  : coefficients de détermination marginal.  $R^2c$  : coefficients de détermination conditionnel.  $\chi^2$  : valeur du test du rapport de vraisemblance (Likelihood Ratio Test) associé à la déletion de la variable significative du modèle.  $p$  : valeur de probabilité associée. Richesse en AB : richesse en agents pathogènes bactériens. SMI : indice de masse ajustée.

Variables dépendantes	Variables sélectionnées	Effectif du jeu	$\Delta AICc$	$R^2m$ (%)	$R^2c$ (%)	Variables significatives	$\chi^2$	$p$
Richesse spécifique	Poids SMI	115	0.00	6.9	6.9	Poids	8.89	0.003
Indice de Shannon	Richesse en AB	102	1.35	1.6	23.5	Aucune	/	/
Indice de Simpson	Richesse en AB	102	1.38	1.9	12.7	Aucune	/	/

La richesse spécifique en parasites est expliquée par le poids et le SMI. Seul le poids est significatif ( $\chi^2=8.89$ ,  $ddl=1$ ,  $p=0.003$ ) et corrélé positivement à l'intensité d'infection et illustré en Figure 2. Le modèle présente un  $R^2$  marginal et conditionnel de 6.9 %, suggérant un pouvoir explicatif limité des effets fixes et nul de l'effet aléatoire.



**Figure 2 : Intensité d'infection par différents helminthes en fonction du poids ou du SMI de leur hôte.** **A.** Relation entre l'intensité d'infection par *H. polygyrus* et le poids de l'hôte, variable significativement corrélée selon le GLMM. **B.** Relation entre l'intensité d'infection par *H. polygyrus* et le SMI de l'hôte, variable significativement corrélée selon le GLMM. **C.** Relation entre l'intensité d'infection par *S. stroma* et le poids de l'hôte, variable significativement corrélée selon le GLMM. **D.** Relation entre l'intensité d'infection par *S. frederici* et le SMI de l'hôte, variable significativement corrélée selon le GLMM.

Les indices de Shannon et de Simpson ont été modélisés en fonction de la richesse en agents pathogènes bactériens, mais cette variable n'est pas significative. Les  $R^2$  marginal et conditionnel sont respectivement de 1.6 % et 23.5 % pour l'indice de Shannon, et de 1.9 % et 12.7 % pour l'indice de Simpson.

### 3.4.2 Impact du paysage et de l'état de santé sur la prévalence et l'intensité des helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre

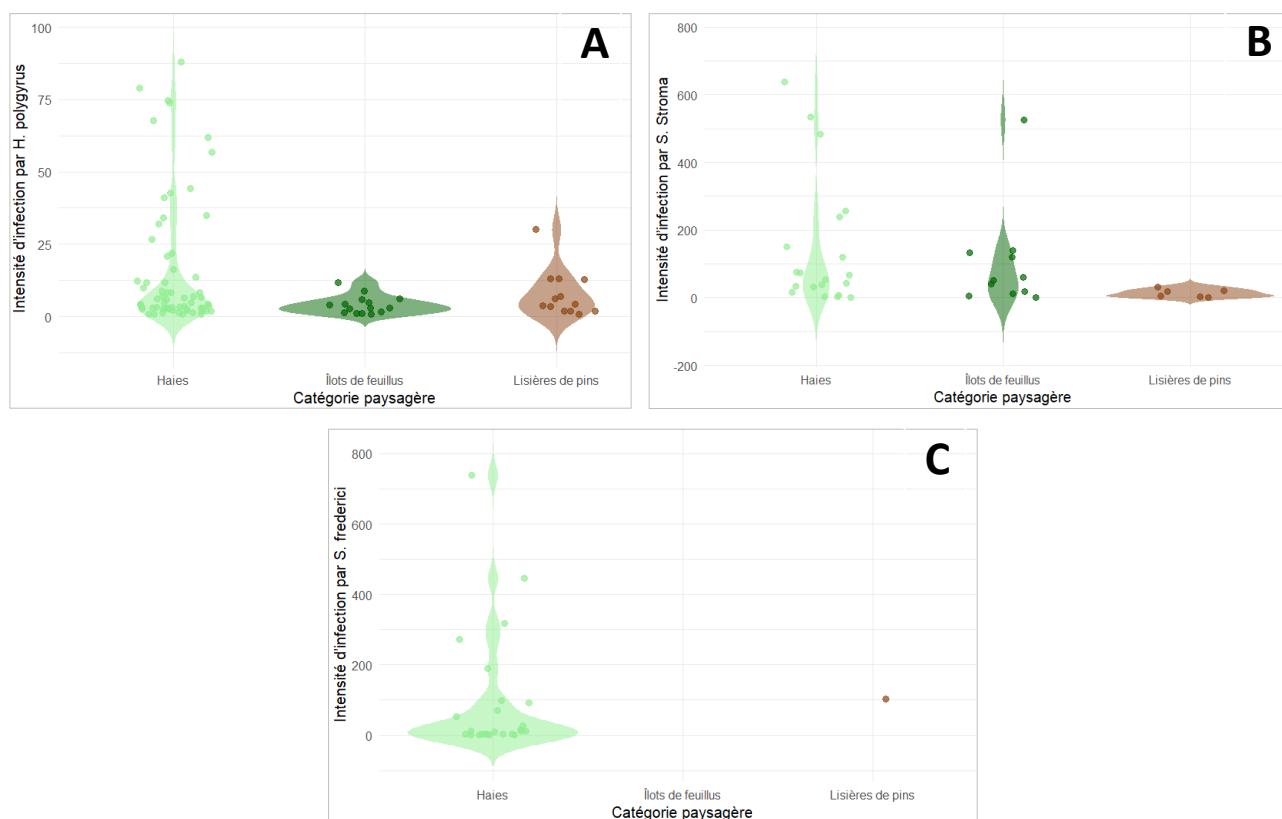
Les résultats de sélection des GLMM, ainsi que les valeurs de  $R^2$  et les tests de significativité, sont présentés dans le Tableau 2.

**Tableau 2 : Modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) les plus parcimonieux décrivant la prévalence et l'intensité d'infection par différentes espèces d'helminthes.**  $\Delta AICc$  : différence entre la valeur du critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits effectifs ( $AICc$ ) du modèle choisi et celle du modèle ayant l' $AICc$  le plus faible.  $R^2m$  : coefficients de détermination marginal.  $R^2c$  : coefficients de détermination conditionnel.  $\chi^2$  : valeur du test du rapport de vraisemblance (Likelihood Ratio Test) associé à la déletion de la variable significative du modèle.  $p$  : valeur de probabilité associée. *H. pol* : *Heligmosomoides polygyrus*.; *S. str* : *Syphacia stroma* ; *S. fre* : *Syphacia frederici*. Richesse en AB : richesse en agents pathogènes bactériens. SMI : Indice de masse ajustée. \*Cinq valeurs extrêmes ont été retirées du jeu de données pour ce modèle

Variables dépendantes	Variables sélectionnées	Effectif du jeu	$\Delta AICc$	$R^2m$ (%)	$R^2c$ (%)	Variables significatives	$\chi^2$	$p$
Présence <i>H. pol</i>	Richesse en AB	115	0.00	10.2	21.0	Richesse en AB	4.94	0.026
Intensité <i>H. pol</i>	Catégorie paysagère	92	0.66	33.0	50.0	Catégorie paysagère	10.45	0.005
	Poids SMI					Poids	21.53	3.486e-06
						SMI	10.51	0.001
Présence <i>S. str</i>	Sexe	115	1.37	5.3	14.3	Sexe	4.52	0.034
Intensité <i>S. str</i>	Catégorie paysagère	37	0.00	43.3	43.3	Catégorie paysagère	14.85	0.001
	Poids					Poids	9.93	0.002
Présence <i>S. fre</i>	Catégorie paysagère	115	0.00	/	/	Aucune	/	/
Intensité <i>S. fre</i>	SMI	22 *	0.00	20.0	98.2	SMI	4.21	0.040

*H. polygyrus* : la présence de cet helminthe est significativement associée à la richesse en agents pathogènes bactériens ( $\chi^2 = 4.94$ ,  $ddl = 1$ ,  $p = 0.026$ ), avec une probabilité d'infection qui augmente lorsque cette richesse est plus élevée (Annexe 5). Le modèle présente un  $R^2$  marginal de 10.2 % et un  $R^2$  conditionnel de 21 %, indiquant une contribution modérée des effets fixes.

L'intensité d'infection par cet helminthe est expliquée par la catégorie paysagère ( $\chi^2 = 10.45$ ,  $ddl = 2$ ,  $p = 0.005$ ), le poids ( $\chi^2 = 21.53$ ,  $ddl = 1$ ,  $p = 3.486e-06$ ) et le SMI des individus ( $\chi^2 = 10.51$ ,  $ddl = 1$ ,  $p = 0.001$ ). L'intensité d'infection est significativement plus faible dans les îlots de feuillus que dans les haies ( $z = -3.22$ ,  $p = 0.004$ ) et tend à être plus faible que dans les lisières de pins ( $z = -2.24$ ,  $p = 0.065$ ) (Figure 3). Ce modèle présente un  $R^2$  marginal de 33 % et un  $R^2$  conditionnel de 50 %, traduisant une bonne part de variance expliquée par les effets fixes, complétée par une part notable d'effets aléatoires.



**Figure 3 : Intensité d'infection par différents helminthes en fonction de la catégorie paysagère. A : Intensité d'infection par *H. polygyrus* en fonction de la catégorie paysagère. B : Intensité d'infection par *S. stroma* en fonction de la catégorie paysagère. C : Intensité d'infection par *S. frederici* en fonction de la catégorie paysagère**

*S. stroma* : la présence de cet helminthe est uniquement influencée par le sexe des individus ( $\chi^2 = 4.52$ ,  $ddl = 1$ ,  $p = 0.034$ ), les mâles étant plus souvent infectés (). Le modèle présente un faible pouvoir explicatif, avec un  $R^2$  marginal de 5.3 % et un  $R^2$  conditionnel de 14.3 %.

L'intensité d'infection est expliquée par la catégorie paysagère ( $\chi^2 = 14.85$ ,  $ddl = 2$ ,  $p = 0.001$ ) et le poids ( $\chi^2 = 9.93$ ,  $ddl = 1$ ,  $p = 0.002$ ). Les individus vivant dans les pins présentent une intensité d'infection significativement plus faible que ceux des haies ( $z = 3.80$ ,  $p = 4e-04$ ) et plus faible que ceux îlots de feuillus ( $z = 2.32$ ,  $p = 0.054$ ) (Figure 3). Le  $R^2$  marginal et conditionnel sont identiques (43.3 %), indiquant que la variance expliquée provient exclusivement des effets fixes, sans contribution de l'effet aléatoire.

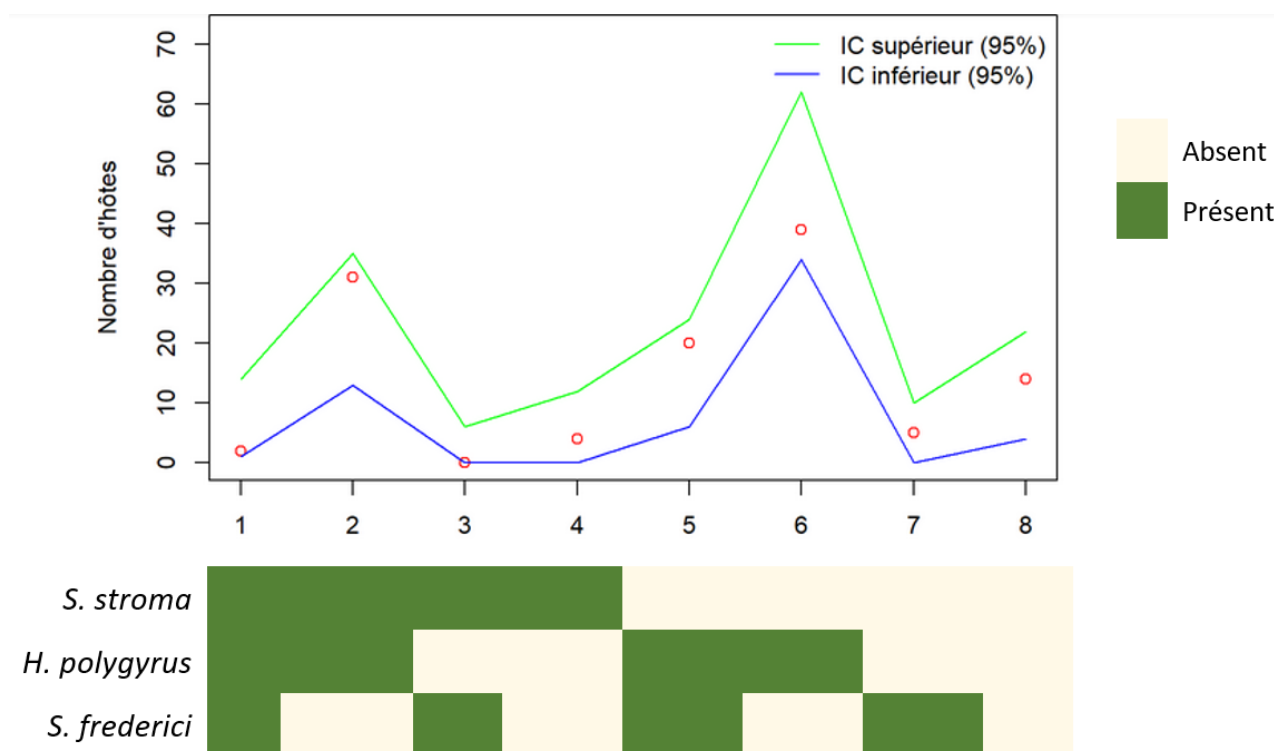
*S. frederici* : la présence de cet helminthe est modélisée en fonction de la catégorie paysagère, mais cette dernière n'est pas significative (Figure 3).

L'intensité d'infection est associée au SMI ( $\chi^2 = 4.21$ ,  $ddl = 1$ ,  $p = 0.040$ ), seule variable du modèle sélectionné. Celui-ci présente un  $R^2$  marginal de 20 %, mais un  $R^2$  conditionnel très élevé de 98.2 %.

Dans tous les modèles où le poids et le SMI sont inclus et significatifs, on observe une tendance constante : l'intensité d'infection augmente avec le poids des individus, tandis qu'elle diminue avec leur SMI (Figure 2).

### 3.4.3 Probabilités d'occurrence des différentes combinaisons d'helminthes

Aucune combinaison d'helminthes n'a été observée à une fréquence significativement différente de celle attendue sous l'hypothèse d'indépendance. Les fréquences observées de chaque combinaison se situent toutes à l'intérieur des intervalles de confiance simulés à 95 %, ce qui suggère l'absence d'association préférentielle entre les espèces considérées. Le graphique illustrant cela est disponible en Figure 4



**Figure 4 : Probabilités d'occurrence de différentes combinaisons d'helminthes.** Les points rouges représentent le nombre d'hôtes observés pour chaque combinaison d'helminthes. Ils sont comparés à un intervalle de confiance simulé à 95 % sous l'hypothèse d'indépendance entre les espèces. Les courbes indiquent les bornes inférieure (en bleu) et supérieure (en vert) des fréquences attendues si les associations d'espèces étaient dues au hasard.

## 4. Discussion

L'objectif de ce travail était d'analyser l'impact du paysage et l'état de santé sur la communauté d'helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre dans différentes catégories paysagères de la forêt des Landes. D'une part, ce travail a permis de caractériser la composition de la communauté d'helminthes gastro-intestinaux chez cette espèce dans cette région. D'autre part, il a permis d'identifier les déterminants de la prévalence et de l'intensité d'infection des helminthes en fonction à la fois des caractéristiques paysagères et de l'état de santé des hôtes, ce dernier étant ici défini à partir d'un indice de condition corporelle et du statut infectieux.

Les résultats obtenus montrent une richesse spécifique moyenne faible à l'échelle du mulot et une forte dominance des espèces d'helminthes *Heligmosomoides polygyrus* et *Syphacia spp.* Les prévalences de *H. polygyrus* et *S. stroma* varient selon le statut infectieux et le sexe. L'intensité d'infection dépend du paysage, du poids et de la condition corporelle. *H. polygyrus* est moins abondant en forêts de feuillus, *S. stroma* en pinèdes.



#### 4.1 Caractérisation de la communauté d'helminthes gastro-intestinaux du mulot sylvestre

Dans notre étude, les helminthes les plus fréquemment rencontrés appartiennent à l'espèce *Heligmosomoides polygyrus* et au genre *Syphacia*. Avec plus de 80 % des individus infectés, *H. polygyrus* présentait la prévalence la plus élevée, tandis que le genre *Syphacia* représentait plus de 75 % des helminthes récoltés, en raison de charges parasitaires très élevées chez certains individus. Ces résultats sont en accord avec des études menées dans d'autres régions d'Europe qui ont rapporté la forte prévalence de ces helminthes chez le mulot sylvestre (Sharpe, 1964 ; Lewis, 1968 ; Eira *et al.*, 2006 ; Lewis *et al.*, 2023). Ce schéma, déjà documenté (Eira *et al.*, 2006 ; Milazzo *et al.*, 2010), peut être attribué à la nature monoxène et à la transmission oro-fécale de ces espèces. Ces caractéristiques biologiques facilitent une transmission directe et rapide entre individus en particulier dans les populations à forte densité (Abu Madi *et al.*, 2010 ; Msoffe *et al.*, 2025).

Cependant, tous les nématodes monoxènes ne suivent pas ce schéma. *Trichuris muris*, malgré des caractéristiques biologiques similaires, est quasiment absent des mulots sylvestres étudiés ici - alors que cet helminthe est retrouvé à de hauts niveaux de prévalence ailleurs (Milazzo *et al.*, 2005 ; Behnke *et al.*, 2009). Cette rareté pourrait s'expliquer par des exigences écologiques plus strictes : ses œufs demeurent dans le milieu extérieur pendant plusieurs mois avant d'embryonner, sous des conditions environnementales précises (Forman *et al.*, 2021).

La richesse spécifique et les indices de diversité bas reflètent une infracommunauté déséquilibrée et constituées de peu d'espèces. Les cestodes, par exemple, sont rares, un résultat attendu et cohérent avec d'autres études (Behnke *et al.*, 2021), sans doute en raison de leur cycle de vie souvent complexe impliquant plusieurs hôtes. Le mulot peut y jouer le rôle d'hôte définitif (*Hymenolepis hibernia*, *Skrjabinotaenia lobata* ; Torres *et al.*, 2006 ; Ito & Budke, 2021), ou d'hôte intermédiaire (*Hydatigera parva* ; Catalano *et al.*, 2018). Ces cycles indirects sont fortement dépendants de la présence et de la rencontre entre les différents hôtes.

Parmi les variables testées, seul le poids est significativement associé à la richesse spécifique. Ce lien peut refléter deux mécanismes complémentaires : un effet d'accumulation, où les individus plus lourds — souvent plus âgés — ont eu plus d'opportunités d'être exposés à des parasites persistants comme le sont les helminthes (Pascala & Dobson, 1988 ; Msoffe *et al.*, 2025) ; et l'hypothèse de capacité de transport, selon laquelle un hôte plus grand peut soutenir les exigences spatiales ou métaboliques d'un plus grand nombre de parasites (Scholz *et al.*, 2024). En revanche, les analyses d'associations spécifiques n'ont révélé aucune association non aléatoire entre espèces d'helminthes. Cela pourrait indiquer une organisation communautaire relativement stochastique, comme suggéré par Lewis *et al.* (2023).

L'approche combinant données moléculaires, phylogénétiques et anatomiques a permis d'attribuer une identité spécifique à chaque morphotype-hôte (ensemble des helminthes partageant un même morphotype au sein d'un hôte). Toutefois, plusieurs limites et biais potentiels doivent être pris en compte. Tout d'abord, un seul helminthe a été séquencé par morphotype-hôte, ce qui peut fausser la richesse spécifique trouvée chez un individu si plusieurs espèces avaient été regroupées à tort sous un même morphotype. Ce biais est toutefois atténué par la précision de l'identification



morphologique au minimum à l'échelle du genre. Ensuite, l'utilisation de séquences de référence issues de GenBank peut entraîner des erreurs d'attribution, en raison de leur qualité variable et de l'incomplétude de la base. Dans cette étude, la région ciblée du gène CO1 ne s'est pas révélée suffisamment discriminante pour distinguer les espèces de *Syphacia* provenant du mulot sylvestre de celles retrouvées chez la souris grise. À l'avenir, cette limite pourrait être surmontée par l'utilisation d'autres marqueurs comme ITS, 12S et 16S, ou par le séquençage d'une portion différente ou plus étendue du gène CO1 (Chan *et al.*, 2021). Enfin, certains morphotypes du genre *Syphacia* non séquencés ont été identifiés par inférence, sur la base de leur localisation anatomique et de leur co-occurrence avec des morphotypes séquencés. Cette méthode d'attribution repose sur l'hypothèse que chaque morphotype est associé de manière spécifique à une région du tube digestif et que les individus n'hébergent pas plusieurs espèces de *Syphacia* simultanément. Cependant, ces biais ont été limités par le fait que seuls quelques morphotypes-hôtes non séquencés ont été attribués à une espèce sur la base de leur localisation anatomique, et que cette attribution s'appuyait toujours sur des données bibliographiques. De plus, la détection d'une unique co-infection par les deux espèces de *Syphacia* parmi les échantillons séquencés confirme que la majorité des hôtes héberge une seule espèce de ce genre.

#### **4.2 Impact du paysage et du l'état de santé du mulot sylvestre sur la prévalence et l'intensité d'infection des helminthes gastro-intestinaux**

Concernant les prévalences, la probabilité de présence de *H. polygyrus* augmente avec la richesse en agents pathogènes bactériens, un résultat attendu, déjà observé chez le mulot sylvestre (Beldomenico & Begon, 2010), et qui peut s'expliquer par le potentiel effet immunomodulateur de *H. polygyrus*, suggéré par les données issues de son congénère de laboratoire *H. polygyrus bakeri* (Maizels *et al.*, 2018). Cependant, ce résultat pourrait également refléter que les individus les plus exposés aux bactéries le sont aussi aux helminthes.

La présence de *Syphacia stroma* est plus fréquente chez les mâles, un biais sexuel bien documenté chez le mulot sylvestre (Eira *et al.*, 2006 ; Lewis *et al.*, 2023), souvent attribué à l'effet immunosuppresseur de la testostérone ou à des comportements d'exploration accrus (Zuk & McKean, 1996).

La catégorie paysagère n'influence pas les prévalences de *H. polygyrus*, *S. stroma* et *S. frederici*, la probabilité d'infection est similaire dans tous les paysages. Ceci peut s'expliquer par leur cycle de vie direct qui les rend peu sensibles aux variations locales de biodiversité ou de structure trophique (Lucius *et al.*, 2018). De fait, les différences de transmission des oxyures *Syphacia* ont souvent davantage attribuées aux variations de densité d'hôtes et de contacts sociaux qu'au type de paysage (Adamson, 1989).

Concernant les intensités d'infection, la catégorie paysagère influence l'intensité d'infection à *H. polygyrus*, avec une intensité d'infection significativement plus basse dans les îlots de feuillus que dans les haies. Une hypothèse est que la qualité de l'habitat module indirectement l'immunocompétence des hôtes, notamment via l'alimentation. Les îlots de feuillus, en fournissant plus efficacement des ressources alimentaires grâce à une alimentation plus diversifiée liée à la richesse végétale présente, pourraient améliorer l'état nutritionnel des mulots et renforcer leur

capacité à limiter les infections. Cette interprétation s'inscrit dans la continuité des observations de Navarro-Castilla & Barja (2019), et trouve un appui expérimental chez Sweeny *et al.* (2021), qui ont montré qu'un apport alimentaire enrichi entraînait une amélioration de la condition corporelle, ainsi qu'une baisse significative de la charge en *H. polygyrus*.

Ce lien est cohérent avec l'effet significatif associé à l'indice de condition corporelle (SMI), une relation négative étant observée entre ce dernier et l'intensité d'infection. Deux mécanismes peuvent l'expliquer : soit un bon SMI reflète une immunité plus efficace, les ressources énergétiques étant suffisantes pour soutenir à la fois le métabolisme de base et les défenses de l'organisme, soit les infections parasitaires altèrent directement la condition corporelle en entraînant une malabsorption intestinale, par exemple (Bansemir & Sukhdeo, 1994 ; Lewis *et al.*, 2021).

Ainsi, la qualité de l'environnement pourrait influencer indirectement la santé des hôtes, et donc leur susceptibilité à l'infection. Dans les îlots de feuillus, les ressources abondantes permettraient de maintenir une bonne condition physique, limitant les infections. À l'inverse, les contraintes accrues dans les haies pourraient réduire les capacités immunitaires, augmentant la vulnérabilité parasitaire (Lochmiller & Deerenberg, 2000).

Cependant, *S. stroma* présente un schéma inverse à celui attendu, avec une intensité d'infection plus faible dans les pins que dans les haies et les îlots de feuillus, et aucune relation avec l'état de santé. Les variations observées pourraient refléter des mécanismes post-infection. Le régime alimentaire, modulé par le type de paysage, constitue une piste particulièrement pertinente dans ce cas. En effet, les oxyures comme *S. stroma* se nourrissent de micro-organismes intestinaux symbiotiques et du contenu intestinal (Dunning & Wright, 1970 ; Adamson, 1989). Or, le régime alimentaire influence directement la composition du microbiome intestinal. Un régime plus pauvre ou moins varié, comme en pinède, pourrait limiter la disponibilité des ressources nécessaires au parasite, favorisant ainsi une plus forte compétition interne. Il est également possible que les contraintes environnementales propres aux pinèdes induisent une activation accrue de certaines voies immunitaires, qui pourraient, de manière non spécifique, limiter plus efficacement le développement de *S. stroma*. Alors que l'état de santé n'est pas significativement associé à l'intensité de cet helminthe, une des explications peut être que certaines espèces parasites ne provoquent pas d'effet visible sur la condition physique (Shanebeck *et al.*, 2022). Il est également possible que l'absence de relation statistiquement significative soit due à une puissance de test insuffisante, liée au faible effectif de l'échantillon ( $n = 37$ ). Ces observations soulignent la complexité des dynamiques hôte-parasite et la nécessité d'envisager des facteurs écologiques et physiologiques plus fins pour les comprendre.

Cette complexité est renforcée par les résultats obtenus pour *S. frederici*, dont l'intensité d'infection suit un schéma différent de celui observé pour *S. stroma*, alors que ces deux espèces partagent une écologie relativement similaire. Ici, c'est la condition corporelle qui semble jouer un rôle. Cette divergence pourrait s'expliquer par leur localisation différente dans le tube digestif, soumise à des conditions microbiennes et physico-chimiques distinctes (Stewart *et al.*, 2017 ; Fumat, 2014). Toutefois, le modèle statistique associé à *S. frederici* montre un  $R^2$  conditionnel anormalement

élevé, ce qui, compte tenu du faible effectif et d'une répartition déséquilibrée, invite à la prudence dans l'interprétation.

### 4.3 Conclusion et perspectives

Ce travail a permis d'apporter une contribution nouvelle aux études des liens paysages - parasitisme - santé, en montrant que le paysage peut significativement influencer l'intensité d'infection par les helminthes gastro-intestinaux *H. polygyrus* et *S. stroma*. Toutefois, il est important de souligner que notre approche présente un certain nombre de limites à prendre en compte pour appréhender pleinement nos résultats. L'état de santé des mulots sylvestres a été évalué via le SMI et la richesse en agents pathogènes bactériens, indicateurs complémentaires mais insuffisants pour un diagnostic complet, nécessitant d'autres marqueurs physiologiques et immunitaires. En l'occurrence, le calcul du SMI excluait les femelles gestantes afin d'éviter un biais lié à une prise de masse temporaire, mais incluait les subadultes, ce qui peut également introduire un biais. Ce compromis visait néanmoins à garantir une meilleure représentativité. Par ailleurs, le dosage des IgA fécales, prévu pour compléter l'analyse, a donné des concentrations trop faibles, compromettant la fiabilité des résultats obtenus. Ce résultat pourrait s'expliquer par des interférences dues à la composition des selles ou par un effet prozone lié à des agrégats d'IgA résistants à la dilution (Baudine & Pilon, 2019). Nous avons limité l'impact d'éventuels biais en n'intégrant pas les valeurs d'IgA dans nos modèles statistiques. Malgré ces limites, notre étude souligne l'importance d'adopter une analyse espèce-spécifique pour comprendre l'impact du paysage sur les dynamiques hôte-parasite. En effet, nous avons montré que les liens entre paysage, helminthes gastro-intestinaux et état de santé des hôtes sont fortement dépendants de l'espèce de parasite. Le paysage influence parfois le parasitisme de manière indirecte, possiblement via l'état de santé des hôtes, comme suggéré dans le cas de *H. polygyrus*, bien que cette relation n'ait pas été testée directement. D'autres espèces, comme celles du genre *Syphacia*, présentent des tendances différentes.

Ces résultats soulignent également plusieurs pistes de réflexion, notamment sur le potentiel des helminthes à servir d'indicateurs de l'état écologique ou sanitaire des habitats. Il est possible que certaines espèces puissent être utilisées comme bioindicateurs, en reflétant un stress environnemental ou, au contraire, une bonne qualité du milieu. A titre d'illustration, il est de plus en plus démontré que certaines espèces d'helminthes pourraient jouer un rôle de bioaccumulateur de polluants chimiques, avec des implications sanitaires importantes pour la santé de leurs hôtes (rongeurs) (Jankovská *et al.*, 2008 ; Jankovská *et al.*, 2023).

Concernant la restauration des monocultures par la plantation de haies, notre étude montre un effet non uniforme sur le parasitisme. Globalement, la restauration ne diminue pas systématiquement le risque parasitaire, qui dépend largement des espèces de parasites et des interactions hôte-parasite-habitat.

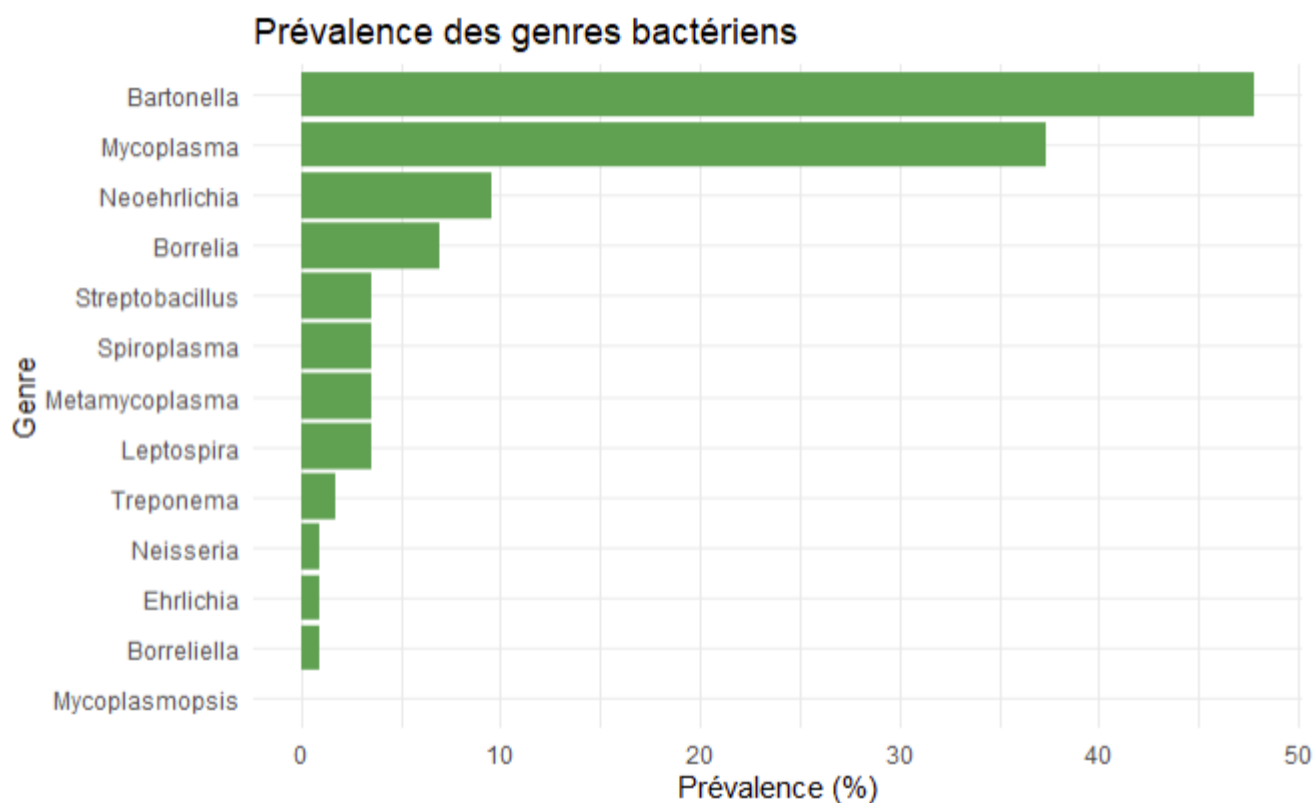
En perspectives, la caractérisation du paysage pourrait être affinée à l'aide de données plus précises, telles que la température, l'humidité ou le recouvrement herbacé, afin de mieux comprendre les facteurs influençant les intensités d'infection propres à chaque espèce. Par ailleurs, réaliser les échantillonnages sur plusieurs saisons permettrait de détecter plus efficacement certaines espèces d'helminthes absentes à certaines périodes de l'année. Enfin, bien que les variations de la réponse

immunitaire n'aient pas pu être prises en compte dans notre étude, leur intégration future serait précieuse pour décrypter les réponses de l'hôte dans le système étudié et explorer le rôle central de l'immunité dans les relations entre variations du paysage et état de santé des hôtes. Cette question est d'autant plus pertinente que les helminthes sont connus pour leur interaction étroite avec l'immunité de l'hôte, avec des conséquences sanitaires importantes pour ce dernier (ex. interaction synergique entre helminthe et microorganismes viraux ou bactériens (Guivier *et al.*, 2014)).

## Annexes

Hôte	Helminthe	Numéros d'accès GenBank
<i>Apodemus</i>	<i>S. stroma</i>	MF142428.1
		LC038091.1
		MF142420.1
	<i>S. frederici</i>	MF142429.1
		MF142423.1
		MF142426.1
<i>Mus musculus</i>	<i>S. obvelata</i>	GQ260137.1
		MG386204.1
		HM204792.1

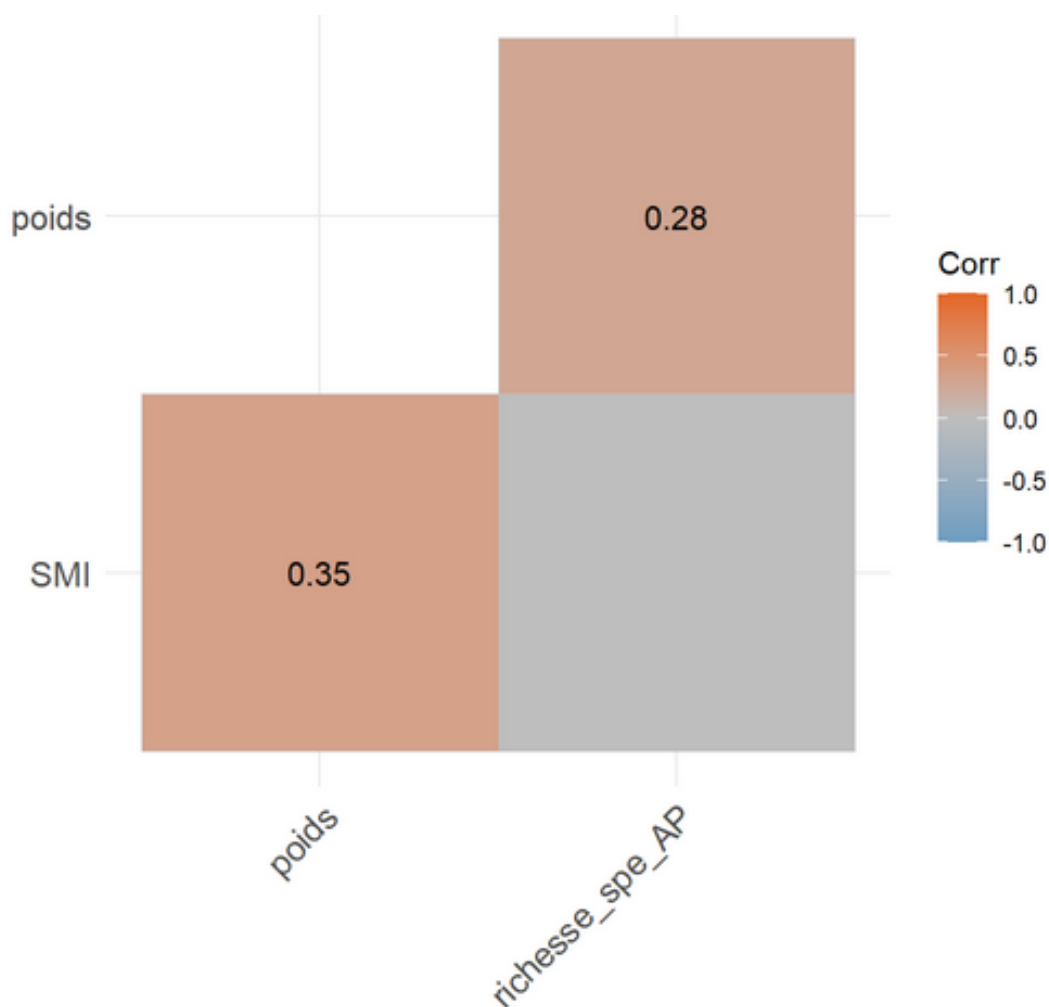
Annexe 1 : Numéros d'accès GenBank des différentes séquences de *Syphacia* utilisées dans l'arbre phylogénétique destiné à déterminer l'identité spécifique des morphotypes-hôtes de *Syphacia* séquencés.



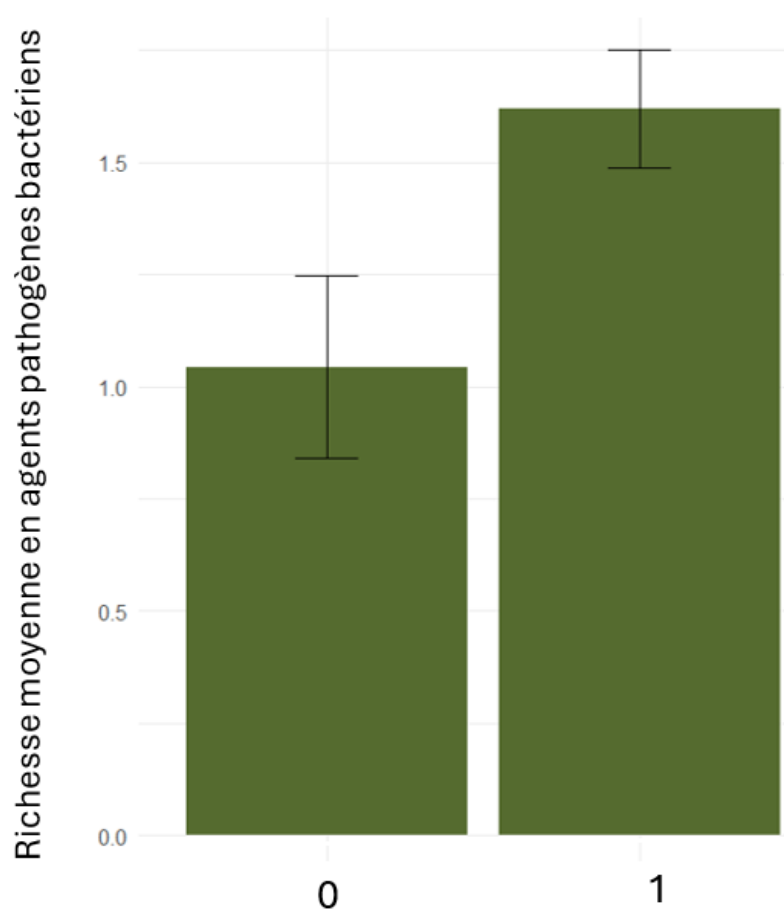
Annexe 2 : Prévalence des différents genres d'agents pathogènes bactériens retrouvés chez les mulots sylvestres de l'étude.

Morphotypes	<i>Syphacia</i> en position antérieure	<i>H. polygyrus</i>	Cestode	<i>Syphacia</i> dans le caecum	<i>Syphacia</i> en position postérieure	<i>Trichuris</i>	Indéterminé
Effectif	3868	1291	4	2205	480	1	14

Annexe 3 : Effectifs des différents morphotypes avant l'identification moléculaire



Annexe 4 : Matrice des corrélations basée sur le test de Spearman



**Annexe 5 : Richesse moyenne en agents pathogènes bactériens en fonction de la présence d'*H. polygyrus*.** L'absence d'*H. polygyrus* est traduite par 0 et la présence par 1

## Bibliographie

Abbate, J. L., Galan, M., Razzauti, M., Sironen, T., Voutilainen, L., Henttonen, H., Gasqui, P., Cosson, J.-F., & Charbonnel, N. (2024). Pathogen community composition and co-infection patterns in a wild community of rodents. *Peer Community Journal*, 4, e14.

Abu-Madi, M. A., Behnke, J. M., Prabhaker, K. S., Al-Ibrahim, R., & Lewis, J. W. (2010). Intestinal helminths of feral cat populations from urban and suburban districts of Qatar. *Veterinary Parasitology*, 168(3), 284-292. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2009.11.027>

Adamson, M. L. (1989). Evolutionary Biology of the Oxyurida (Nematoda) : Biofacies of a Haplodiploid Taxon. In J. R. Baker & R. Muller (Éds.), *Advances in Parasitology* (Vol. 28, p. 175-228). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)60333-4](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)60333-4)

Allan, B. F., Keesing, F., & Ostfeld, R. S. (2003). Effect of Forest Fragmentation on Lyme Disease Risk. *Conservation Biology*, 17(1), 267-272. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01260.x>

Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3), 403-410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)

Anderson, T. K., & Sukhdeo, M. V. K. (2010). Abiotic versus biotic hierarchies in the assembly of parasite populations. *Parasitology*, 137(4), 743-754. <https://doi.org/10.1017/S0031182009991430>

Arnold, T. W. (2010). Uninformative parameters and model selection using Akaike's information criterion. *The Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1175-1178. <https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01236.x>

Bansemir, A. D., & Michael V. K. Sukhdeo. (1994). The Food Resource of Adult Heligmosomoides polygyrus in the Small Intestine. *The Journal of Parasitology*, 80(1), 24-28. <https://doi.org/10.2307/3283340>

Bartoń, K. (2025). *MuMIn: Multi-model inference* (R package version 1.48.11). <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>

Baudin, B., & Pilon, A. (2019). Interférences et pièges en immuno-analyse. *Revue Francophone des Laboratoires*, 2019(510), 60-66. [https://doi.org/10.1016/S1773-035X\(19\)30191-1](https://doi.org/10.1016/S1773-035X(19)30191-1)

Behnke, J. M., Eira, C., Rogan, M., Gilbert, F. S., Torres, J., Miquel, J., & Lewis, J. W. (2009). Helminth species richness in wild wood mice, *Apodemus sylvaticus*, is enhanced by the presence of the intestinal nematode *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitology*, 136(7), 793-804. <https://doi.org/10.1017/S0031182009006039>

Behnke, J. M., Rogan, M. T., Craig, P. S., Jackson, J. A., & Hide, G. (2021). Long-term trends in helminth infections of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) from the vicinity of Malham Tarn in North Yorkshire, England. *Parasitology*, 148(4), 451-463. <https://doi.org/10.1017/S0031182020002243>



- Beldomenico, P. M., & Begon, M. (2010). Disease spread, susceptibility and infection intensity : Vicious circles ? *Trends in Ecology & Evolution*, 25(1), 21-27. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.015>
- Bordes, F., Morand, S., Pilosof, S., Claude, J., Krasnov, B. R., Cosson, J.-F., Chaval, Y., Ribas, A., Chaisiri, K., Blasdell, K., Herbreteau, V., Dupuy, S., & Tran, A. (2015). Habitat fragmentation alters the properties of a host–parasite network : Rodents and their helminths in South-East Asia. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1253-1263. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12368>
- Bouffier, L., Raffin, A., & Kremer, A. (2009). La gestion de la variabilité génétique dans le programme d'amélioration du Pin maritime (Pinus pinaster Ait.). *Revue Forestière Française*, 4. <https://doi.org/10.4267/2042/30547>
- Brosschot, T. P., Lawrence, K. M., Moeller, B. E., Kennedy, M. H. E., Fitzpatrick, R. D., Gauthier, C. M., Shin, D., Gatti, D. M., Conway, K. M. E., & Reynolds, L. A. (2021). Impaired host resistance to *Salmonella* during helminth co-infection is restored by anthelmintic treatment prior to bacterial challenge. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 15(1), e0009052. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0009052>
- Catalano, S., Bâ, K., Diouf, N. D., Léger, E., Verocai, G. G., & Webster, J. P. (2019). Rodents of Senegal and their role as intermediate hosts of Hydatigera spp. (Cestoda : Taeniidae). *Parasitology*, 146(3), 299-304. <https://doi.org/10.1017/S0031182018001427>
- Chan, A. H. E., Chaisiri, K., Saralamba, S., Morand, S., & Thaenkham, U. (2021). Assessing the suitability of mitochondrial and nuclear DNA genetic markers for molecular systematics and species identification of helminths. *Parasites & Vectors*, 14(1), 233. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04737-y>
- Charbonnel N, Pradel J, Berard A, Loiseau A, Piry S, Galan M, Berthier K, Plat N, Jactel H (2025). Small terrestrial mammals (Rodentia, Eulipotyphla) of the Landes de Gascogne forest (southwestern France).. Version 1.4. CBGP (UMR INRAE, Cirad, IRD, Institut Agro | Montpellier). Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ctg99t> accessed via GBIF.org on 2025-05-25.
- Centre de Biologie pour la Gestion des Populations. (2018). CBGP - Small mammal Collection [Data set, Version provisoire]. Recherche Data Gouv. <https://doi.org/10.15454/WWNUPO>
- Clerc, M., Devevey, G., Fenton, A., & Pedersen, A. B. (2018). Antibodies and coinfection drive variation in nematode burdens in wild mice. *International Journal for Parasitology*, 48(9), 785-792. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2018.04.003>
- Chan, A. H. E., Chaisiri, K., Saralamba, S., Morand, S., & Thaenkham, U. (2021). Assessing the suitability of mitochondrial and nuclear DNA genetic markers for molecular systematics and species identification of helminths. *Parasites & Vectors*, 14(1), 233. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04737-y>
- Debenedetti, A. L., Sainz-Elise, S., Sáez-Durán, S., Galicia, D., Imaz, A., Galán-Puchades, M. T., & Fuentes, M. V. (2015). The helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* from the Erro River valley, Navarre, Spain. *Journal of Helminthology*, 89(6), 727-733. <https://doi.org/10.1017/S0022149X1400056X>
- Deshpande, J. N., Dakos, V., Kaltz, O., & Fronhofer, E. A. (2023). Landscape structure drives eco-evolution in host-parasite systems (p. 2023.10.24.563775). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2023.10.24.563775>

Diagne, C., Ribas, A., Charbonnel, N., Dalecky, A., Tatard, C., Gauthier, P., ... & Brouat, C. (2016). Parasites and invasions: changes in gastrointestinal helminth assemblages in invasive and native rodents in Senegal. *International Journal for Parasitology*, 46(13-14), 857-869.

Dobigny, G., Garba, M., Tatard, C., Loiseau, A., Galan, M., Kadaouré, I., Rossi, J.-P., Picardeau, M., & Bertherat, E. (2015). Urban Market Gardening and Rodent-Borne Pathogenic *Leptospira* in Arid Zones : A Case Study in Niamey, Niger. *PLOS Neglected Tropical Diseases*, 9(10), e0004097. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0004097>

Eira, C., Torres, J., Vingada, J., & Miquel, J. (2006). Ecological aspects influencing the helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in Dunas de Mira, Portugal. *Acta Parasitologica*, 51(4), 300-308. <https://doi.org/10.2478/s11686-006-0046-0>

Fenoglio, M. S., Srivastava, D., Valladares, G., Cagnolo, L., & Salvo, A. (2012). Forest fragmentation reduces parasitism via species loss at multiple trophic levels. *Ecology*, 93(11), 2407-2420. <https://doi.org/10.1890/11-2043.1>

Forman, R., Partridge, F. A., Sattelle, D. B., & Else, K. J. (2021). Un-‘Egg’-Plored : Characterisation of Embryonation in the Whipworm Model Organism *Trichuris muris*. *Frontiers in Tropical Diseases*, 2. <https://doi.org/10.3389/fitd.2021.790311>

Froeschke, G., & Matthee, S. (2014). Landscape characteristics influence helminth infestations in a peri-domestic rodent—Implications for possible zoonotic disease. *Parasites & Vectors*, 7, 393. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-393>

Fumat, C. (2014). Microbiote et immunité intestinale. In *Les fondamentaux de la pathologie digestive* (Elsevier-Masson). <https://accres.ens-lyon.fr/accres/thematiques/immunit-e-et-vaccination/thematiques/virus-et-immunit-e/microbiote/pdf/chap-13-fondamentaux-pathologie-digestive-octobre.pdf>

Galan, M., Razzauti, M., Bard, E., Bernard, M., Brouat, C., Charbonnel, N., Dehne-Garcia, A., Loiseau, A., Tatard, C., Tamisier, L., Vayssier-Taussat, M., Vignes, H., & Cosson, J.-F. (2016). 16S rRNA Amplicon Sequencing for Epidemiological Surveys of Bacteria in Wildlife. *mSystems*, 1(4), e00032-16. <https://doi.org/10.1128/mSystems.00032-16>

Guivier, E., Galan, M., Henttonen, H., Cosson, J.-F., & Charbonnel, N. (2014). Landscape features and helminth co-infection shape bank vole immunoheterogeneity, with consequences for Puumala virus epidemiology. *Heredity*, 112(3), 274-281. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.103>

Harrison, X. A., Donaldson, L., Correa-Cano, M. E., Evans, J., Fisher, D. N., Goodwin, C. E. D., Robinson, B. S., Hodgson, D. J., & Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, e4794. <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>

Hartig, F. (2024). *DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level / mixed) regression models* (R package version 0.4.7). <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>

Hebert, P. D. N., Ratnasingham, S., deWaard, J. R. (2003). Barcoding animal life : Cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(Suppl 1), S96-S99. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0025>

Herman, J. S., Jóhannesdóttir, F., Jones, E. P., McDevitt, A. D., Michaux, J. R., White, T. A., Wójcik, J. M., & Searle, J. B. (2017). Post-glacial colonization of Europe by the wood mouse, *Apodemus sylvaticus* : Evidence of a northern refugium and dispersal with humans. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(2), 313-332. <https://doi.org/10.1111/bij.12882>

Ito, A., & Budke, C. M. (2021). Perspectives on intestinal tapeworm infections : An evaluation of direct and indirect life-cycles with a special emphasis on species of *Hymenolepis*. *Current Research in Parasitology & Vector-Borne Diseases*, 1, 100023. <https://doi.org/10.1016/j.crpvbd.2021.100023>

Janova, E., Heroldova, M., Cepelka, L. (2016). Rodent food quality and its relation to crops and other environmental and population parameters in an agricultural landscape. *Science of The Total Environment*, 562, 164-169. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.03.165>

Jankovská, I., Langrová, I., Bejcek, V., Miholová, D., Vadlejch, J., & Petrtyl, M. (2008). Heavy metal accumulation in small terrestrial rodents infected by cestodes or nematodes. *Parasite*, 15(4), Article 4. <https://doi.org/10.1051/parasite/2008154581>

Jankovská, I., Karešová, V., Michlová, T., Kunc, P., Knížková, I., Ševčík, R., Sloup, V., & Langrová, I. (2023). Significance of Intestinal Helminth Infection and Animal Sex for Mercury Concentrations in Two Rodent Species. *Journal of Wildlife Diseases*, 59(3), 504-508. <https://doi.org/10.7589/JWD-D-22-00129>

Johnson, M. D. (2007). Measuring Habitat Quality : A Review. *The Condor*, 109(3), 489-504. <https://doi.org/10.1093/condor/109.3.489>

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547-1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>

Lamy, T., Liss, K. N., Gonzalez, A., & Bennett, E. M. (2016). Landscape structure affects the provision of multiple ecosystem services. *Environmental Research Letters*, 11(12), 124017.

Lazarova, S. S., Malloch, G., Oliveira, C. M. G., Hübschen, J., & Neilson, R. (2006). Ribosomal and Mitochondrial DNA Analyses of *Xiphinema americanum*-Group Populations. *Journal of nematology*, 38(4), 404-410.

Lenth, R. (2025). *emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means* (R package version 1.11.0). <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>

Lewis, J. W. (1968). Studies on the helminth parasites of the Long-tailed field mouse, *Apodemus sylvaticus* sylvaticus from Wales. *Journal of Zoology*, 154(3), 287-312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1968.tb01665.x>

- Lewis, J. W., Morley, N. J., & Behnke, J. M. (2021). Spatial interactions between two nematode species along the intestine of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* from woodland and grassland sites in southern England. *Journal of Helminthology*, 95, e57. <https://doi.org/10.1017/S0022149X21000468>
- Lewis, J. W., Morley, N. J., & Behnke, J. M. (2023). Helminth parasites of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in Southern England : Levels of infection, species richness and interactions between species. *Journal of Helminthology*, 97. <https://doi.org/10.1017/s0022149x22000876>
- Llinás-Caballero, K., & Caraballo, L. (2022). Helminths and Bacterial Microbiota : The Interactions of Two of Humans' "Old Friends". *International Journal of Molecular Sciences*, 23(21), 13358. <https://doi.org/10.3390/ijms232113358>
- Lochmiller, R. L., & Deerenberg, C. (2000). Trade-offs in evolutionary immunology : Just what is the cost of immunity? *Oikos*, 88(1), 87-98. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880110.x>
- Lucius, R., Loos-Frank, B., Lane, R. P., Poulin, R., Roberts, C., & Grencis, R. K. (2018). *The Biology of Parasites*. John Wiley & Sons.
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, 6(60), 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Maizels, R. M., & McSorley, H. J. (2016). Regulation of the host immune system by helminth parasites. *The Journal of Allergy and Clinical Immunology*, 138(3), 666-675. <https://doi.org/10.1016/j.jaci.2016.07.007>
- Maizels, R. M., Smits, H. H., & McSorley, H. J. (2018). Modulation of host immunity by helminths: The expanding repertoire of parasite effector molecules. *Nature Reviews Immunology*, 18(12), 728–743. <https://doi.org/>
- McGillcuddy, M., Warton, D. I., Popovic, G., & Bolker, B. M. (2025). Parsimoniously fitting large multivariate random effects in glmmTMB. *Journal of Statistical Software*, 112(1), 1–19. <https://doi.org/10.18637/jss.v112.i01>
- Milazzo, C., Aloise, G., Cagnin, M., Di Bella, C., Geraci, F., et al. (2005). Helminths of *Apodemus sylvaticus* (Muridae) distributed on the southern European border (Italian Peninsula). *Vie et Milieu / Life & Environment*, 55, 45-51. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-03219008>
- Milazzo, C., Di Bella, C., Casanova, J. C., Ribas, A., & Cagnin, M. (2010). Helminth communities of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) on the river Avena (Calabria, southern Italy). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 21(2). <https://doi.org/10.4404/hystrix-21.2-4477>
- Mills, J. N., Yates, T. L., Childs, J. E., Parmenter, R. R., Ksiazek, T. G., Rollin, P. E., & Peters, C. J. (1995). Guidelines for Working with Rodents Potentially Infected with Hantavirus. *Journal of Mammalogy*, 76(3), 716-722. <https://doi.org/10.2307/1382742>
- Morand, S., Krasnov, B. R., & Poulin, R. (2006). *Micromammals and Macroparasites From Evolutionary Ecology to Management*. In Springer (Éd).

- Msoffe, V. T., Thomas, C. A., Rija, A. A., Nzalawahe, J., Katakweba, A. S., Misinzo, G., & Mnyone, L. L. (2025). Gastrointestinal helminth infections and ectoparasitism in wild rodents along wildlife-human interfaces in Tanzania. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 26, 101040. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2025.101040>
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Navarro-Castilla, Á., & Barja, I. (2019). Stressful living in lower-quality habitats ? Body mass, feeding behavior and physiological stress levels in wild wood mouse populations. *Integrative Zoology*, 14(1), 114-126. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12351>
- Pacala, S. W., & Dobson, A. P. (1988). The relation between the number of parasites/host and hostage : Population dynamic causes and maximum likelihood estimation. *Parasitology*, 96(1), 197-210. <https://doi.org/10.1017/S0031182000081762>
- Peig, J., & Green, A. J. (2009). *New perspectives for estimating body condition from mass/length data : The scaled mass index as an alternative method*. *Oikos*, 118(12), 1883-1891. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>
- Peig, J., & Green, A. J. (2010). *The paradigm of body condition : A critical reappraisal of current methods based on mass and length*. *Functional Ecology*, 24(6), 1323-1332. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01751.x>
- Poulin, R. (2004). Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology*, 5(5), 423-434. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.08.003>
- R Core Team. (2025). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramos, A. C. S., Oliveira, L. M., Santos, Y. L. D. C. O., Dantas, M. C. S., Walker, C. I. B., Faria, A. M. C., Bueno, L. L., Dolabella, S. S., & Fujiwara, R. T. (2022). The role of IgA in gastrointestinal helminthiasis : A systematic review. *Immunology Letters*, 249, 12-22. <https://doi.org/10.1016/j.imlet.2022.08.003>
- Reynolds, L. A., Filbey, K. J., & Maizels, R. M. (2012). Immunity to the model intestinal helminth parasite *Heligmosomoides polygyrus*. *Seminars in Immunopathology*, 34(6), 829-846. <https://doi.org/10.1007/s00281-012-0347-3>
- Scholz, C., Jarquín-Díaz, V. H., Planillo, A., Radchuk, V., Scherer, C., Schulze, C., Ortmann, S., Kramer-Schadt, S., & Heitlinger, E. (2024). Host weight, seasonality and anthropogenic factors contribute to parasite community differences between urban and rural foxes. *Science of The Total Environment*, 936, 173355. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173355>
- Scott, M. E., & Lewis, J. W. (1987). Population dynamics of helminth parasites in wild and laboratory rodents. *Mammal Review*, 17(2-3), 95-103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1987.tb00054.x>
- Scott, M. E. (2023). Helminth-host-environment interactions : Looking down from the tip of the iceberg. *Journal of Helminthology*, 97, e59. <https://doi.org/10.1017/S0022149X23000433>

- Shanebeck, K. M., Besson, A. A., Lagrue, C., & Green, S. J. (2022). The energetic costs of sub-lethal helminth parasites in mammals : A meta-analysis. *Biological Reviews*, 97(5), 1886-1907. <https://doi.org/10.1111/brv.12867>
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 27(3), 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Sharpe, G. I. (1964). The helminth parasites of some small mammal communities. I. The parasites and their hosts. *Parasitology*, 54(1), 145-154. <https://doi.org/10.1017/S0031182000074436>
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163(4148), 688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Simões, R. O., Luque, J. L., Gentile, R., Rosa, M. C. S., Costa-Neto, S., & Jr, A. M. (2016). Biotic and abiotic effects on the intestinal helminth community of the brown rat *Rattus norvegicus* from Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of Helminthology*, 90(1), 21-27. <https://doi.org/10.1017/S0022149X14000704>
- Stewart, A., Lowe, A., Smales, L., Bajer, A., Bradley, J., Dwuznik, D., Franssen, F., Griffith, J., Stuart, P., Turner, C., Zalesny, G., & Behnke, J. M. (2017). Parasitic nematodes of the genus *Syphacia* Seurat, 1916 infecting Muridae in the British Isles, and the peculiar case of *Syphacia frederici*. *Parasitology*, 145(3), 269–280. <https://doi.org/10.1017/S0031182017001470>
- Sweeny, A. R., Clerc, M., Pontifes, P. A., Venkatesan, S., Babayan, S. A., & Pedersen, A. B. (2021). Supplemented nutrition decreases helminth burden and increases drug efficacy in a natural host–helminth system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1943), 20202722. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2722>
- Taylor, P. D., & Merriam, G. (1996). Habitat fragmentation and parasitism of a forest damselfly. *Landscape Ecology*, 11(3), 181-189. <https://doi.org/10.1007/BF02447516>
- Torre, I., Arrizabalaga, A., Feliu, C., & Ribas, A. (2013). The helminth infracommunities of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) two years after the fire in Mediterranean forests. *Helminthologia*, 50(1), 27-38. <https://doi.org/10.2478/s11687-013-0104-8>
- Torres, J., Peig, J., Eira, C., & Borrás, M. (2006). Cadmium and lead concentrations in *Skrjabinotaenia lobata* (Cestoda : Catenotaeniidae) and in its host, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae) in the urban dumping site of Garraf (Spain). *Environmental Pollution*, 143(1), 4-8. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.11.012>
- Turner, M. G. (2005). Landscape Ecology : What Is the State of the Science? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1), 319-344. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152614>
- Vandegrift, K. J., & Hudson, P. J. (2009). Could parasites destabilize mouse populations ? The potential role of *Pterygodermatites peromysci* in the population dynamics of free-living mice, *Peromyscus leucopus*. *International Journal for Parasitology*, 39(11), 1253-1262. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2009.02.025>
- Vaumourin, E., Vourc'h, G., Telfer, S., Lambin, X., Salih, D., Seitzer, U., Morand, S., Charbonnel, N., Vayssier-Taussat, M., & Gasqui, P. (2014). To be or not to be associated: Power study of four statistical modeling approaches to identify parasite associations in cross-sectional studies. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 4, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2014.00062>

Villalobos-Segura, M. D. C., Rico-Chávez, O., Suzán, G., & Chaves, A. (2025). Influence of Host and Landscape-Associated Factors in the Infection and Transmission of Pathogens : The Case of Directly Transmitted Virus in Mammals. *Veterinary Medicine and Science*, 11(1), e70160. <https://doi.org/10.1002/vms3.70160>

Wakelin, D. (1996). Helminths : Pathogenesis and Defenses. In S. Baron (Éd.), *Medical Microbiology* (4th éd.). University of Texas Medical Branch at Galveston. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK8191/>

Zuk, M., & McKean, K. A. (1996). Sex differences in parasite infections : Patterns and processes. *International Journal for Parasitology*, 26(10), 1009-1023.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (Chapitre 5, pp. 122–124). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>