



HAL
open science

Communautés de parasites, immunité et succès d'invasion des rongeurs commensaux : le cas de la souris domestique du rat noir au Sénégal

Christophe Diagne

► **To cite this version:**

Christophe Diagne. Communautés de parasites, immunité et succès d'invasion des rongeurs commensaux : le cas de la souris domestique du rat noir au Sénégal. Microbiologie et Parasitologie. Université Montpellier, 2015. Français. NNT : 2015MONT5057 . tel-01592005

HAL Id: tel-01592005

<https://theses.hal.science/tel-01592005>

Submitted on 22 Sep 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré en co-tutelle par
l'Université de Montpellier
et **l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar (UCAD)**

Préparée au sein des écoles doctorales
SIBAGHE* et **SEV****

Et de l'unité mixte de recherche
Centre de Biologie pour la Gestion des Populations
(UMR CBGP INRA/IRD/CIRAD/SupAgro)

Spécialité : **Microbiologie / Parasitologie**

Présentée par **Christophe DIAGNE**

**Communautés de parasites, immunité
et succès d'invasion des rongeurs
commensaux : le cas de la souris
domestique et du rat noir au Sénégal**

Soutenue le 11 décembre 2015 devant le jury composé de

M. Bruno FAIVRE, Professeur, Université de Dijon	Rapporteur
M. Herwig LEIRS, Professeur, Université d'Anvers (Belgique)	Rapporteur
Mme Carine BROUAT, Chargée de Recherches, IRD	Co-directrice
M. Mbacké SEMBENE, Professeur, UCAD (Sénégal)	Co-directeur
Mme Christine CHEVILLON, Chargée de recherches, CNRS	Membre invité



*Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosociences et Environnement

** Sciences de la Vie, de la Santé et de l'environnement

Communautés de parasites, immunité et succès d'invasion de rongeurs commensaux: le cas de la souris domestique et du rat noir au Sénégal.

Résumé

Les invasions biologiques sont de plus en plus fréquentes, avec des conséquences importantes sur la biodiversité et la santé humaine. Etudier les mécanismes qui les expliquent permet simultanément (i) d'envisager des stratégies efficaces de contrôle et de prévention et (ii) d'étudier divers processus écologiques et évolutifs sur des échelles de temps contemporaines. Plusieurs hypothèses basées sur le parasitisme et l'immunité des hôtes sont proposées pour expliquer le succès des espèces envahissantes. Ainsi, au cours de l'invasion, les hôtes exotiques (1) perdraient leurs parasites naturels (*Enemy Release*, ER), (2) transfèreraient leurs parasites exotiques aux hôtes natifs (*Spill-Over*, SO) et/ou (3) amplifieraient les cycles des parasites natifs au sein des hôtes locaux (*Spill-Back*, SB). En relation avec ces changements dans les interactions hôtes-parasites, l'hypothèse EICA (*Evolution of Increased Competitive Ability*) prédit une modulation des ressources de l'hôte envahissant via un investissement moins important dans les réponses immunitaires coûteuses (inflammation) au profit de réponses immunitaires beaucoup moins coûteuses (réponses médiées par les anticorps) et de capacités de reproduction et de dispersion des populations sur le front d'invasion. Le but de ma thèse est de tester ces prédictions dans le cadre de deux invasions actuellement en cours au Sénégal : celles du rat noir *Rattus rattus* et de la souris domestique *Mus musculus domesticus*, deux espèces envahissantes majeures tant par leurs impacts (économique, sanitaire, écologique) que par leur distribution quasiment mondiale. Mes travaux se basent sur un dispositif d'échantillonnage en populations naturelles et sur le développement d'approches comparatives le long d'un gradient d'invasion pour chacune des deux espèces exotiques. Les patrons de structure (prévalence, abondance, richesse) de deux communautés de parasites (helminthes gastro-intestinaux, bactéries pathogènes) et les profils immunitaires (réponses médiées par les anticorps naturels, inflammation) des rongeurs commensaux exotiques (*M. m. domesticus*, *R. rattus*) et/ou natifs (*Mastomys* spp.) ont été comparés pour des localités situées dans des régions anciennement envahies (depuis plus de 100 ans), récemment envahies (depuis moins de 30 ans : front d'invasion), et non envahies. Mes résultats montrent des variations dans la structure des communautés de parasites et les réponses immunitaires des hôtes natifs et exotiques. Les tendances observées, aussi bien pour les communautés de parasites que pour les composantes immunitaires étudiées le long des deux routes d'invasion, attestent de patrons globalement plus complexes qu'attendu sous les hypothèses de départ, suggérant l'existence de relations complexes entre caractéristiques des communautés d'hôtes et de parasites, investissement immunitaire, conditions environnementales et invasions biologiques. Des approches expérimentales doivent être envisagées afin de déterminer les conséquences et les mécanismes sous-jacents aux différents phénomènes observés.

Mots-clés : Invasions biologiques ; rongeurs ; *Mus musculus domesticus* ; *Rattus rattus* ; écologie des communautés ; helminthes gastro-intestinaux; bactéries zoonotiques; parasitisme ; investissement immunitaire.

Parasite communities, immunity and invasion success of commensal rodents: the case of house mouse and black rat in Senegal.

Abstract

Biological invasions are increasingly phenomenon worldwide having deleterious impacts on biodiversity and human health. Studying the mechanisms explaining them allows both (i) to define efficient strategies for controlling and preventing invaders and (ii) to study ecological and evolutionary processes at contemporary scales. Some major hypotheses rely on parasitism and host immunity to explain invasion success. Thus, exotic host populations (1) may benefit of an *Enemy Release* (ER) through impoverishment of their original parasite communities, and may affect native hosts by (2) transferring exotic parasites (*Spill-Over*, SO) and/or (3) by increasing transmission risk of native parasites (*Spill-Back*, SB). In turn, according to the refined “Evolution of Increased Competitive Ability” (EICA) theory, invasive populations should experience immune trade-offs by favouring less expensive antibody-mediated responses over costly inflammation, to increase their competitive ability (dispersion, reproduction). The aim of my thesis is to test these predictions along the invasion routes of two commensal exotic species in Senegal, the domestic mouse (*Mus musculus domesticus*) and the black rat (*Rattus rattus*). These rodent species are considered to be major invasive species worldwide inducing high economic, sanitary and ecological damages. My research is based on comparative analyses along one invasion route for each invasive species. We focused on gastrointestinal helminths and pathogenic bacteria as parasite communities, and inflammation and natural antibody-mediated responses as immune estimates. Comparisons were performed for invasive and/or native (*Mastomys* spp.) rodents between localities of long-established invasion (100-200 years ago), recent invasion (10-30 years ago; invasion front), and non-invaded localities. My findings showed variations along both invasion routes in parasite community structure and immune patterns, but in a more complex way than expected under the initial predictions. The heterogeneity of changes observed highlights the existence of particular relations between host and parasite traits, host immune investment, environmental conditions and biological invasions. Further experimental works are needed to assess the consequences and mechanisms underlying the changes observed along both invasion routes.

Keywords: Biological invasions; rodent; *Mus musculus domesticus* ; *Rattus rattus* ; community ecology ; gastrointestinal helminths ; zoonotic bacteria ; parasitism ; immune investment.

Intitulé et adresse du laboratoire de recherche

Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (UMR CBGP IRD/INRA/SupAgro)
755 Avenue du Campus Agropolis, CS30016, 34988 Montferrier-sur-Lez

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont tout d'abord à mes encadrants Carine Brouat, Mbacké Sembène et Nathalie Charbonnel pour la confiance qu'ils m'ont accordée tout au long de ces trois années de thèse. Je n'aurais pas pu espérer meilleur encadrement.

Merci Carine pour ces trois années que je n'ai finalement pas senti passer. Merci d'avoir été si présente humainement et professionnellement. Merci pour ton attention permanente quasi maternelle, ta pertinence scientifique et ta disponibilité inconditionnelle. Je te suis extrêmement reconnaissant de m'avoir assisté face aux différentes épreuves (de toute nature !) inhérentes à cette thèse, recentré et remotivé quand c'était nécessaire, fait partager ton savoir, et surtout d'avoir instauré cette relation de confiance dans laquelle j'ai pu mûrir sereinement. Tu m'as accompagné du début à la fin de cette thèse (et c'est un doux euphémisme !) et supporter quelques 'blagues vaseuses' qui, j'en suis sûr, te manqueront bientôt. Ne perds pas ce sourire qui m'a accueilli chaque fois que je passais la porte de ton bureau. Merci pour tout !

Un grand merci au Professeur Sembène sans qui je n'aurais probablement pas suivi la voie de la recherche, en tout cas pas dans cette direction. Je me rappellerai toujours de ce soir où il m'a fait comprendre qu'il fallait simplement que je fasse confiance en ce que je suis, pour savoir où aller. L'accomplissement de ce travail de thèse est certainement la meilleure façon de lui rendre sa confiance. Merci à lui pour ses précieux conseils, toutes ces difficultés administratives qu'il m'a permis d'esquiver durant ma thèse, et pour sa présence à ma soutenance malgré un planning chargé et quelques milliers de kilomètres à parcourir.

Merci à Nathalie, qui a été bien plus qu'une encadrante. Je t'exprime ainsi toute ma reconnaissance pour ton attention, ta disponibilité et ta réactivité en toutes circonstances. Je t'exprime aussi ma profonde gratitude pour m'avoir tant soutenu et fait profiter sans restriction de tes nombreuses connaissances durant ma thèse. J'ai été marqué par ta façon de travailler, mêlant dynamisme, efficacité, humilité et bonne humeur. Je n'oublierais pas de sitôt ces moments de fou rire en plein casse-tête devant des analyses qui auraient pu nous rendre bien plus irascibles, ces réunions de travail atypiques ou encore ces échanges de mails si particuliers. J'ai pu profiter au quotidien de ton expérience et de tes compétences. Une véritable chance ! Merci Nath !

Je souhaite exprimer ma sincère reconnaissance envers les membres de mon jury de thèse : Bruno Faivre et Herwig Leirs pour m'avoir fait l'honneur d'être mes rapporteurs, et Christine Chevillon qui a accepté d'être examinatrice de ce travail sans la moindre hésitation. C'est un honneur pour moi que vous ayez accepté de juger ce travail de thèse.

Je souhaite adresser toute ma reconnaissance aux membres de mon comité de thèse, Emmanuelle Gilot-Fromont pour son accueil, sa confiance et ses avis éclairés, Jean-Marc Duplantier pour sa disponibilité, son expérience et ses connaissances indémodables, Ambroise Dalecky pour sa perspicacité et sa réactivité, et Patrice David pour son implication et ses remarques pertinentes. Merci à vous tous pour vos encouragements et les conseils avisés que vous m'avez prodigués.

Je tiens à exprimer ma gratitude envers Laurent Granjon et Gauthier Dobigny. Ils ont été les premiers à m'encadrer au CBGP et n'ont cessé de me suivre depuis. Merci messieurs !

Je souhaite remercier, au travers de ses directeurs Flavie Vanlerberghe, Laurent Granjon et Jean-Pierre Rossi, le Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP) pour m'avoir accueilli pendant cette thèse. Mes différents séjours entre les unités de Dakar et de Montpellier m'ont permis de profiter à tout moment d'un excellent cadre de travail.

Au CBGP de Montpellier, j'ai eu le plaisir de collaborer avec de nombreuses personnes. Merci à Philippe Gauthier, Jeff Martin et Caroline Tataro pour ces nombreuses semaines partagées ensemble sur les paillasses (et pas seulement !) dans la joie et la bonne humeur. Merci pour votre patience et votre disponibilité. Merci aussi à Alexis Ribas et à Maxime Galan pour leur investissement dans les identifications des parasites.

Je remercie également Stéphane Cornet, mon grand frère de l'équipe, ce fut un plaisir de travailler avec toi. Je t'ai bien embêté, mais la réciproque est tout aussi vraie ! Un grand merci à Sylvain Piry, Emma Artige, Armelle Cœur-d'Acier, Denis Bourguet, Jean Le Fur, Jeff Cosson, Jessica Abbate et Odile Fossati pour leur bonne humeur, leurs conseils et leurs coups de main qui m'ont été extrêmement précieux !

Parce que trois ans de thèse nécessitent aussi une bonne organisation technique, documentaire et administrative, un énorme MERCI à Vincent, Samira, Corinne, Charlotte, Julien, Florence, Sylvie, Sigrid, Christine et Nathalie. Les choses ont toujours été plus simples grâce à vous.

Merci à tous mes co-équipiers de volley du labo : Andrea, Maria, Martin, Nicolas, les « Antoine », Pape, Mohamed, Nathalie, Laure, Jeff, Gaël, ainsi que les joueurs occasionnels qui se greffent si bien au collectif lorsqu'ils le rejoignent. Allez la team !

Je remercie aussi tous mes camarades thésards, masters ou post-doctorants qui ont partagé mon bureau ou les bureaux voisins durant ces trois ans.

Et enfin merci infiniment à tous ceux et celles du CBGP que je ne liste pas ici (car la liste serait trop longue !) et qui, au travers de pause-café bien établies, de moments de discussions, ou encore de rencontres inopinées dans les couloirs du labo, rendent si agréable et conviviale l'atmosphère dans cette unité. Je suis heureux de continuer encore un peu l'aventure avec tout ce petit monde.

Un grand merci à tous ceux et celles du campus de Baillarguet qui se reconnaîtront, j'en suis sûr. Je ne vous cite pas ici, mais trouvez dans ces quelques mots toute ma gratitude et mes profonds remerciements envers vous. Merci à tous, les amis !

Un énorme merci à l'équipe CBGP de Dakar, à Mamadou Kane pour sa confiance quasi instantanée et son aide inestimable, à Mamoudou Diallo pour m'avoir initié au tri des parasites et être toujours présent pour m'assister, à Alioune Sow pour ses conseils avisés et ces moments inoubliables passés sur le terrain, à Khalilou Bâ pour m'avoir fait partager sans retenue son incroyable expérience et ses valeurs de travail, et enfin à Nathalie Sarr pour m'avoir tant facilité les choses au niveau administratif pendant ces années. Merci mes oncles et ma tante ! J'espère que cette thèse vous rendra fiers. Je remercie aussi vivement toutes les personnes, étudiants et membres permanents, du centre IRD de Bel-Air, en particulier tous les stagiaires, masters et doctorant du labo BIOPASS.

J'exprime également ma reconnaissance à l'ensemble de mes maîtres et formateurs de l'Université Cheikh Anta Diop de Dakar, notamment Docteur Malick Diouf. Merci à vous pour ces connaissances que vous m'avez inculquées et tout ce temps que vous m'avez dédié durant mon stage de master.

Je termine ces remerciements en témoignant toute ma gratitude et ma reconnaissance envers ma famille et mes proches, répartis ici et ailleurs dans le monde. Votre unité et votre soutien indéfectibles ont constitué une source inépuisable de force et de courage pour moi. Merci à tous d'avoir été là, même lorsque je vous ai abandonné le temps de ces quelques mois. Désolé ! Promis, on rattrapera tout ce temps !

Papa, Maman, Marie, vous êtes mes modèles, les premières personnes que je veux rendre fiers au travers de ce travail. Merci de m'avoir toujours soutenu et systématiquement encouragé à aller plus loin et à viser plus haut. Merci d'avoir vécu cette période de thèse, comme chaque grande étape de ma vie, tout aussi intensément que moi-même. Je n'aurais pas plus de mots que cela pour vous exprimer la reconnaissance, la gratitude et tout l'amour que je vous porte. Mon frère, mon meilleur ami, mon jumeau, merci pour tout ce que tu es, pour tout ce que tu fais pour moi, et pour tout ce que nous partageons depuis toujours. Merci aussi pour ta patience durant ces longs moments de privation. Merci aussi à ma sœur (et toute sa petite famille) pour sa présence, son assistance et son accompagnement en dépit de la distance.

Je témoigne toute ma reconnaissance à tous les membres de ma grande famille et à l'ensemble de mes proches. Merci à mes grands-parents d'amour, mes oncles et mes tantes de choc, mes cousins et cousines uniques en leur genre, mes meilleurs amis aussi spéciaux les uns que les autres, Moustapha, Alioune et Malick. Un grand merci spécial à la famille Sylla pour avoir été à tout moment là pour moi. Je vous exprime ma profonde gratitude et toute ma reconnaissance pour votre soutien et votre estime. Je remercie aussi tout particulièrement la famille Jacquet pour son accompagnement et sa présence ayant rendu mes séjours en France bien plus agréables.

J'adresse ma profonde gratitude à ma douce et tendre, pour ces mois de compréhension, de privations et d'efforts communs. Merci pour tout ce que tu m'as apporté, notamment ton soutien, ton écoute, tes mots, ta bonne humeur. Merci pour tout cela, et bien plus encore.

Merci à tous ceux et celles qui n'ont pas été cités dans cette prose mais qui de près ou de loin, font partie de ma vie. Ils pourront, je l'espère, promener leurs yeux sur ce modeste document, fruit d'un travail dans lequel tout ce petit monde a, quelque part et à un moment donné, eu sa part d'influence.

Même si cela ne suffit guère à traduire tout ce que je vous dois, MERCI à tous ! Ce travail est quelque part aussi le vôtre.

C'est dans ces moments que l'on se rend compte qu'il y a des gens importants qui tiennent réellement à nous. Votre simple présence suffit à mon bonheur.

A ma Mamie, tu es partie trop tôt, mais je sais que tu ne nous as jamais vraiment quitté, merci pour ta présence, je te dédie ce travail.

TABLE DES MATIERES

PREAMBULE	1
INTRODUCTION GENERALE	4
I- Une terminologie controversée	5
II- Les impacts des invasions biologiques.....	7
III- Comment gérer les invasions ?	9
IV- L'intérêt en biologie évolutive des études sur les invasions biologiques	11
V- Les facteurs de succès d'une invasion biologique.....	13
V.1 Les paramètres démographiques.....	13
V.2 Les caractéristiques environnementales du milieu envahi	14
V.3 Les traits biologiques et la génétique des espèces exotiques.....	16
V.4 Le parasitisme et les modulations immunitaires des hôtes exotiques	18
VI- La problématique générale de la thèse	20
CHAPITRE 1 :.....	23
CONTEXTE BIOLOGIQUE ET CADRE METHODOLOGIQUE DE L'ETUDE	23
I- Les rongeurs : un modèle d'étude en science des invasions	24
II- Le rat noir et de la souris domestique au Sénégal : deux systèmes modèles	26
II.1 Des histoires et routes d'invasion bien définies.....	26
II.2 Des communautés natives de rongeurs bien étudiées	28
III- Le dispositif d'échantillonnage en populations naturelles	30
III.1 La stratégie d'échantillonnage et le choix des localités étudiées	30
III.2 Le piégeage et les prélèvements biologiques des rongeurs	32
IV- L'identification des parasites.....	34
CHAPITRE 2 :.....	38
ROLE DES PARASITES DANS LE SUCCES D'INVASION DU RAT NOIR ET DE LA SOURIS DOMESTIQUE AU SENEGAL	38
I- Introduction, hypothèses et objectifs spécifiques de l'étude.....	39
I.1 L'hypothèse de perte d'ennemis (parasite release).....	39
I.2 Les hypothèses de transferts de parasites (spill over et spill back)	41
I.3 Des limites aux études réalisées.....	42
I.4 Les objectifs de l'étude et les approches menées.....	43
II- Article I. Influence de la communauté d'helminthes sur les invasions du rat et de la souris au Sénégal	45
III- Article II. Influence de la communauté bactérienne sur les invasions du rat et de la souris au Sénégal.....	73
CHAPITRE 3 :.....	103
VARIATIONS IMMUNITAIRES ET INVASIONS BIOLOGIQUES DU RAT NOIR ET DE LA SOURIS DOMESTIQUE AU SENEGAL	103
I- Introduction, hypothèses et objectifs spécifiques de l'étude.....	104

I.1	Des notions fondamentales en écoimmunologie.....	104
I.2	Des hypothèses références	105
I.3	Revue de littérature sur les hypothèses testées	106
I.4	Quelques critiques sur les études réalisées	107
I.5	Les objectifs de l'étude et les approches développées.....	108
II-	Article III. Immunité et invasion du rat et de la souris au Sénégal.....	109
DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....		138
I-	Synthèse des objectifs et résultats des recherches menées.....	139
II-	Ecologie des communautés de parasites et invasions de rongeurs au Sénégal	140
II.1	Des patrons complexes	140
II.2	Une approche 'multicommunautés d'hôtes'	141
II.3	Une approche 'multicommunautés de parasites'	142
II.4	Une approche 'infracommunauté de parasites'	142
III-	Relations entre immunité et parasitisme durant l'invasion	144
III.1	Les patrons observés chez les rongeurs envahissants	145
III.2	Les patrons observés chez les rongeurs natifs	148
IV-	Des approches corrélatives aux approches expérimentales.....	150
IV.1	Quels sont les effets réels de la perte de parasites ?.....	150
IV.2	Quels sont les mécanismes à la base des changements immunitaires observés ?.....	151
IV.3	Perspectives expérimentales.....	153
Bibliographie		156

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Protocole Metabarcoding NGS pour l'identification des helminthes intestinaux.

Annexe 2 : **Article IV.** Dalecky, A., K. Bâ, S. Piry, C. Lippens, C. A. Diagne, M. Kane, A. Sow, M. Diallo, Y. Niang, A. Konecny, N. Sarr, E. Artige, N. Charbonnel, L. Granjon, J. M. Duplantier and C. Brouat (2015). Range expansion of the invasive house mouse *Mus musculus domesticus* in Senegal, Western Africa: a three decades synthesis of trapping data, 1983-2014. *Mammal Review* 45: 176-190.

PREAMBULE

La perception générale des biotopes locaux et des frontières spatiales naturelles ou artificielles conduit à discriminer au sein d'un milieu les espèces animales et végétales en fonction de leur zone d'origine. Ainsi, ces espèces sont qualifiées de natives (*i.e.* taxons indigènes, endémiques et/ou issus d'un établissement préhistorique dans le milieu) ou de non-natives (*i.e.* taxons liés à une introduction historique dans le milieu incluant les expansions naturelles et celles réalisées via le rôle de l'Homme) au sein d'une zone définie (Sax *et al.*, 2005). Le début du Néolithique, caractérisé par la sédentarisation de l'homme et l'invention de l'agriculture dans le croissant fertile (Miura, 2007), est communément considéré comme le seuil à partir duquel le déplacement d'espèces d'une région à une autre est considéré comme historique ou préhistorique (Manchester & Bullock, 2000 ; Copp *et al.*, 2005). Ces déplacements d'espèces non natives dans des régions nouvelles sont à l'origine d'un phénomène majeur à travers le monde : les invasions biologiques.

Ce phénomène d'invasions biologiques apparait intimement lié aux changements globaux (Bradley *et al.*, 2010) qui désignent les modifications, à l'échelle planétaire, des paramètres environnementaux biotiques et abiotiques sous l'effet ou non, direct ou indirect, des activités humaines (Boudouresque, 2012). Au cours des siècles derniers, une recrudescence de ces invasions biologiques - et des nombreuses conséquences associées - a été constatée en lien avec l'évolution des activités humaines (Goodenough, 2010). L'accélération sans précédent des mouvements humains à travers les continents et la modification constante des écosystèmes engendrent des changements importants dans la distribution géographique de nombreuses espèces via la rupture de barrières biogéographiques limitant originellement leur distribution et l'accroissement de leurs capacités de dispersion. Les invasions concernent l'ensemble des biotopes terrestres et aquatiques, et sont à la fois les causes et les conséquences de divers processus environnementaux, écologiques, évolutifs et anthropiques interconnectés. Tant par la multiplicité des conséquences qu'elles engendrent (Simberloff *et al.*, 2013) que par les nombreuses opportunités d'études qu'elles offrent aux chercheurs de toutes disciplines (Sax *et al.*, 2007), les invasions biologiques représentent un phénomène majeur d'intérêt mondial.

Depuis l'ouvrage référence de Charles Elton (1958), des recherches considérables ont été amorcées pour appréhender les invasions d'espèces sous leurs différentes dimensions. Cependant, en dépit des avancées notables réalisées jusqu'à présent, de nombreuses questions restent encore en suspens en ce qui concerne les impacts, mécanismes et processus relatifs aux

invasions biologiques. Désormais considérée par certains comme une science à part entière (Richardson & Ricciardi, 2013), la biologie de l'invasion constitue aujourd'hui un vaste domaine d'étude auquel la présente thèse apporte sa contribution.

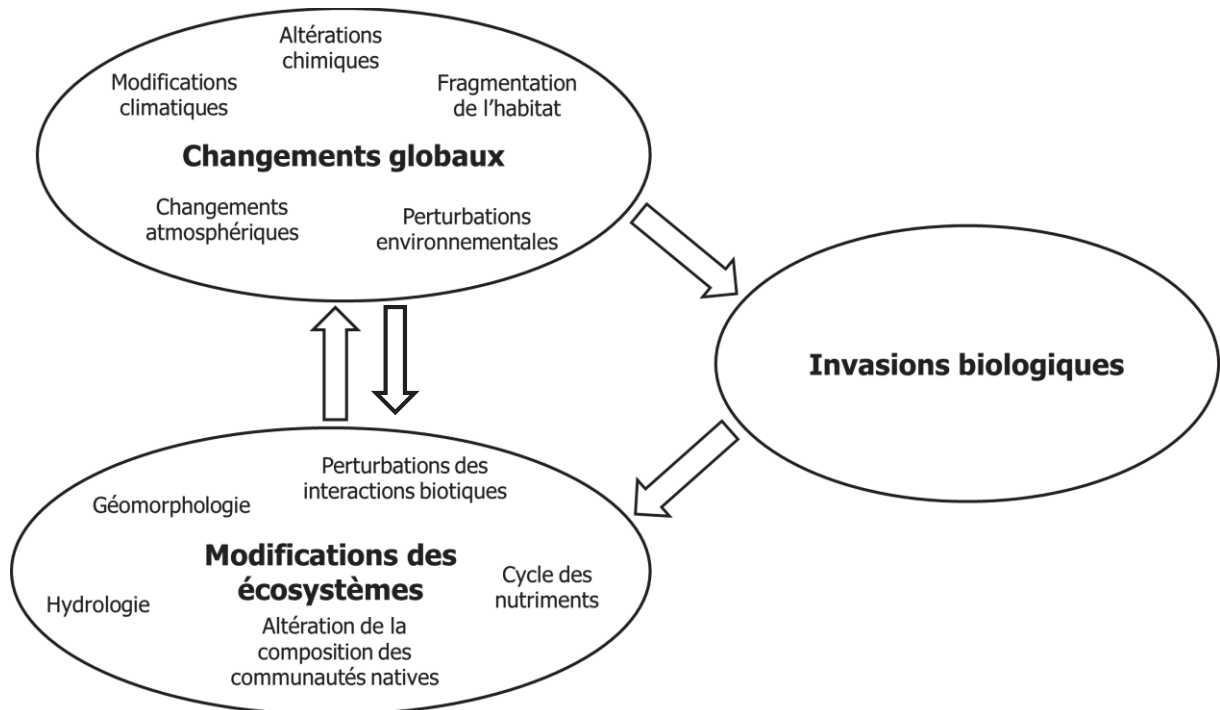


Figure 1 : Relations entre les différentes composantes du changement global, les modifications subies par les écosystèmes et les phénomènes d'invasions biologiques (adapté d'après Dukes & Mooney, 1999).

Mes travaux s'inscrivent dans le cadre du projet de recherche ENEMI (financement ANR – JCJC –SVSE 7, 2011-2014) qui étudie les relations entre parasitisme et succès d'invasion chez le rat noir *Rattus rattus* et la souris domestique *Mus musculus domesticus* au Sénégal. Le but de mes recherches effectuées au Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP, Montpellier/Dakar) est l'investigation de certains mécanismes qui pourraient favoriser le succès d'invasion de ces rongeurs, via le développement d'approches comparatives sur les communautés des parasites et l'immunologie des hôtes dans des populations naturelles réparties sur un gradient d'invasion pour chaque espèce exotique.

Ce manuscrit de thèse est structuré sous forme de trois chapitres, dont deux sont articulés autour de trois articles en cours de révision ou de rédaction. Afin de faciliter la lecture de ce manuscrit et de comprendre le cheminement logique de ce travail de recherche, une introduction au début de chaque chapitre présentant le(s) article(s) permet de replacer le contenu de l'étude dans son contexte spécifique et de rappeler les objectifs visés, les approches utilisées et les

hypothèses évaluées. Une discussion générale reprend les principaux résultats obtenus au cours de la thèse et présentés dans les articles cités ci-dessus, les met en relation et les critique, et propose enfin des perspectives de recherche supplémentaires. Un quatrième article (publié), dont je suis co-auteur, est présenté en annexe.

Liste des articles présentés dans la thèse

Article I (Chapitre 2): Parasites and invasions: do gastrointestinal helminth communities influence the spread success of house mouse and black rat in Senegal? En préparation pour *Ecology*

Article II (Chapitre 2): Invasion success and zoonotic bacteria: a community approach on *Mus musculus domesticus* and *Rattus rattus* in Senegal. En préparation (revue à définir).

Article III (Chapitre 3): Contemporary evolution of immunity in invasive house mice and black rats in Senegal; en révision pour *Proceedings of the Royal Society of London, B*.

Article IV (Annexe): Dalecky, A., K. Bâ, S. Piry, C. Lippens, **C. A. Diagne**, M. Kane, A. Sow, M. Diallo, Y. Niang, A. Konecny, N. Sarr, E. Artige, N. Charbonnel, L. Granjon, J. M. Duplantier and C. Brouat (2015). Range expansion of the invasive house mouse *Mus musculus domesticus* in Senegal, Western Africa: a three decades synthesis of trapping data, 1983-2014. *Mammal Review* 45: 176-190.

INTRODUCTION GENERALE

I- Une terminologie controversée

Il existe depuis l'avènement de la biologie des invasions une discorde au sein de la communauté scientifique sur les termes et critères les mieux appropriés pour caractériser idéalement une invasion biologique (Blackburn *et al.*, 2011 ; Heger *et al.*, 2013). Si certains auteurs ont longtemps qualifié d'envahissante une espèce dès l'instant qu'elle a franchi une barrière géographique et/ou parcouru une distance "relativement" importante pour rejoindre une zone d'où elle était initialement absente (Richardson & Pyšek, 2006), d'autres considèrent que la notion d'impact négatif attesté sur l'écosystème envahi est fondamentale à la définition d'une invasion biologique (Inderjit). Alternativement, la simple introduction d'individus d'une espèce dans une zone non occupée initialement par celle-ci a aussi été considérée comme une invasion à part entière (Searle, 2008). C'est ainsi que selon les perceptions, la notion d'envahissante sera attribuée (ou non) à toute espèce ayant subi une expansion significative de son aire de distribution du fait par exemple, de la retraite ou de l'avancée glaciaire, des changements climatiques ou des événements géologiques majeurs (références dans White *et al.*, 2013). L'un des exemples permettant de matérialiser le mieux ces différentes opinions sur la nature d'une invasion - et le critère principal de sa définition - est l'Homme dans la réalisation de ce processus. Ce dernier est bien souvent considéré, de par ses migrations et activités à des échelles spatio-temporelles parfois extrêmement importantes, comme le facteur clef de la réalisation des invasions biologiques. Il permettrait et/ou favoriserait l'arrivée d'espèces dans des zones qu'elles n'auraient normalement jamais pu atteindre naturellement, ainsi que leur prolifération dans des régions où elles n'auraient naturellement pas pu s'établir. Si le rôle de l'Homme est ainsi mis en exergue, c'est parce que le mouvement d'espèces d'un lieu à un autre apparaît comme un processus normal et naturel. En effet, peu d'espèces restent confinées dans leur zone d'origine initiale au cours de leur histoire (Sax *et al.*, 2005). En tous les cas, si l'Homme est très certainement responsable du déplacement de nombreuses espèces vers des milieux nouveaux, le succès des phénomènes d'invasion paraît résulter essentiellement d'interactions entre les paramètres environnementaux (biotiques et abiotiques) des écosystèmes envahis et les caractéristiques intrinsèques (biologiques et écologiques) des espèces non-natives. Toutes ces considérations sémantiques (et mécanistiques) continuent encore d'alimenter les débats entre théoriciens (Heger *et al.*, 2013).

Les processus d'invasion pouvant être extrêmement complexes et spécifiques à chaque contexte et histoire de colonisation (revue dans Heger *et al.*, 2013), proposer une définition applicable à toutes les situations d'invasions (Facon *et al.*, 2006 ; Blackburn *et al.*, 2011) semble

extrêmement compliqué, voire même impossible (Hodges, 2008). Ainsi, afin de bien circonscrire le cadre d'une étude sur les invasions biologiques, il est essentiel de préciser explicitement à quelle définition l'on se réfère (van Kleunen *et al.*, 2010). Durant mes travaux de thèse, et tout au long de ce document, j'ai donc considéré une invasion biologique comme étant un processus séquentiel comprenant successivement :

- (i) l'*introduction* naturelle ou via l'homme (délibérée ou non) d'une espèce depuis son aire d'origine vers une zone d'où elle était initialement absente,
- (ii) l'*établissement* de l'espèce introduite au sein de cette zone nouvelle où elle devient dominante, avec un temps de latence plus ou moins long
- (iii) l'*expansion* de l'aire de distribution de l'espèce introduite dans l'écosystème colonisé au sein duquel elle peut avoir des impacts plus ou moins importants.

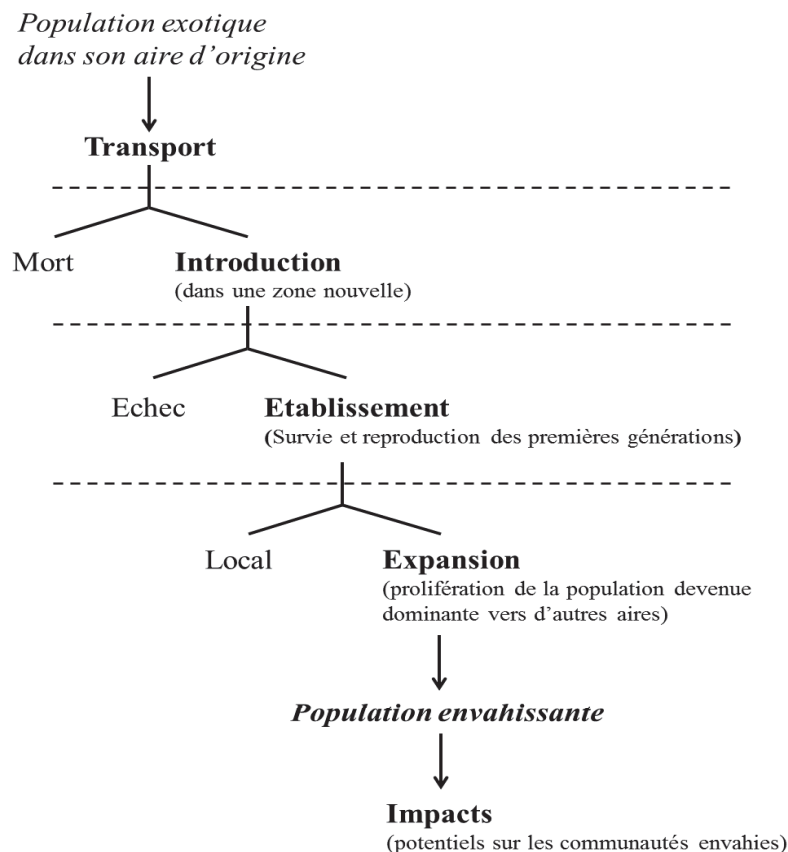


Figure 2 : Les différentes étapes de l'invasion biologique d'une espèce. Chacune de ces étapes présente des barrières géographiques, démographiques et/ou écologiques (lignes en pointillés) que la population introduite doit franchir afin de réussir le processus d'invasion.

Cette définition est inspirée de celle de Facon *et al.* (2006) et a l'avantage d'appréhender le phénomène d'invasion biologique sous ses dimensions biogéographiques et écologiques. Les espèces allochtones accomplissant avec succès l'ensemble des trois étapes indiquées seront ici

considérées comme "envahissantes", tandis que les termes "exotiques" ou "non natives" utilisées individuellement caractériseront de manière indifférente des espèces introduites potentiellement en cours d'expansion. Les notions d'espèces "natives" ou "indigènes" sont utilisées indifféremment pour déterminer les espèces locales naturellement et/ou historiquement présentes dans les aires envahies et (potentiellement) impactées par les espèces envahissantes.

II- Les impacts des invasions biologiques

Les recherches sur les impacts des invasions biologiques et leurs mécanismes sous-jacents ont connu des progrès significatifs au cours de ces dernières années. Elles ont permis de mettre en lumière de nombreuses conséquences liées à l'établissement des espèces exotiques, et de montrer l'existence d'impacts difficiles à déceler, évaluer et/ou catégoriser (Simberloff *et al.*, 2013). En effet, il y a très probablement une sous-estimation des effets réels de nombreux cas d'invasions biologiques, soit parce qu'ils sont parfois trop subtils et/ou localisés dans des habitats difficiles d'accès et d'étude, soit parce qu'ils sont tout simplement insoupçonnés (Richardson & Ricciardi, 2013). Les espèces introduites sont généralement considérées de manière négative du simple fait de leur origine géographique, avant même que leur expansion ou leur impact environnemental n'ait été effectivement évalué ou attesté (Davis *et al.*, 2011). Même si l'absence d'effet sur un compartiment de l'écosystème ne dispense pas d'effets potentiels sur d'autres compartiments de cet écosystème (Boudouresque, 2012), Davis *et al.* (2011) affirment que 80% des espèces introduites n'ont pas d'impact significatif sur les espèces et écosystèmes indigènes. Par ailleurs, l'impact d'une espèce envahissante peut être un élément purement conceptuel et subjectif, dans la mesure où il sera appréhendé différemment selon les perceptions, l'intérêt et la culture des populations humaines (Coates, 2007). Dans ce contexte, qualifier un impact de bénéfique ou négatif apparaît extrêmement délicat, car la nature de celui-ci peut varier en fonction de l'habitat ou des enjeux/critères considérés (Simberloff *et al.*, 2013). A titre d'exemple, en Polynésie orientale, les rongeurs du genre *Rattus* sont une source de nourriture fortement appréciée dans l'alimentation locale tandis qu'ils sont perçus comme un fléau écologique majeur dans la plupart des autres îles qu'ils ont envahies (Harris, 2009). Il est fréquent qu'une espèce envahissante avec des effets positifs en regard d'un service d'écosystème particulier entraîne des conséquences négatives sur d'autres composantes de ce même écosystème.

Il existe de nombreux effets positifs à l'établissement de certaines espèces envahissantes dans toutes les parties du globe (Pejchar & Mooney, 2009 ; Davis *et al.*, 2011). A titre d'illustration, de nombreuses plantes cultivées d'importance majeure dans le monde ont une origine exotique (Knowler & Barbier, 2005 ; Colautti *et al.*, 2006). Ces espèces non-indigènes constituent d'ailleurs une très grande part de nos ressources alimentaires actuelles (Pimentel *et al.*, 2001). C'est le cas du mil (*Pennisetum glaucum*), domestiqué dans la bande sahélienne ouest-africaine il y a au moins 8 000 ans, et dont des populations sauvages auraient ensuite colonisé l'Asie à la faveur des changements climatiques survenus il y a 4500-5000 ans (Oumar *et al.*, 2008). C'est le cas aussi de la pomme de terre *Solanum tuberosum* (Spooner *et al.* 2005) ou encore du riz *Oryza spp.* (Sweeney & McCouch, 2007) qui représentent deux des principaux aliments de base de l'humanité (FAO, 2008). L'établissement de certaines espèces envahissantes peut aussi être extrêmement positif du point de vue du fonctionnement des écosystèmes et d'une partie des communautés locales (revues dans Pejchar & Mooney, 2009 ; Goodenough, 2010) en servant de nouvelles sources de nourriture (e.g., Shapiro, 2002) ou de régulateurs environnementaux (Prater & DeLucia, 2006), ou encore d'agents de lutte biologique contre d'autres espèces envahissantes dont l'impact est désavantageux sur l'environnement.

Ces quelques exemples viennent s'opposer à la vision alarmiste que l'on a généralement sur les espèces exotiques envahissantes. En effet, les invasions biologiques sont beaucoup plus connues pour les dommages importants et variés qu'elles peuvent induire sur la santé humaine (Mazza *et al.*, 2014) et animale (Purse *et al.*, 2014), l'alimentation (McGeoch *et al.*, 2010), les écosystèmes (Ehrensfield, 2010) sous toutes leurs dimensions (biodiversité, fonctionnement), et bien évidemment l'économie (Pimentel, 2011). Certaines espèces envahissantes sont réputées pour représenter une sérieuse menace pour la santé humaine, soit parce qu'elles sont directement pathogènes, soit parce qu'elles servent de vecteurs, d'habitats ou de réservoirs de pathogènes, ou encore en produisant des toxines (revue dans Mazza *et al.*, 2014). L'un des exemples les plus célèbres de maladie liée à une invasion est le tragique épisode de peste noire du XIV^{ème} siècle en Europe due à la bactérie *Yersinia pestis* propagée par le rongeur envahissant *Rattus rattus* (Audoin-Rouzeau F. & Vigne JD, 1994). D'autres espèces non natives sont de féroces concurrents de l'Homme en matière d'accès aux ressources alimentaires ; la mouche méditerranéenne, *Ceratitis capitata*, ravageuse importante de divers fruits et légumes est parvenue, depuis l'Afrique orientale, à coloniser tout le reste du continent, puis l'Europe, l'Amérique Latine et le Pacifique (revue dans Malacrida *et al.*, 2007). Les invasions d'espèces sont également considérées comme l'un des problèmes environnementaux majeurs du 21^e siècle

(Courchamp *et al.*, 2003). La nature et l'intensité des répercussions de l'invasion biologique d'une espèce donnée ne seront pas forcément les mêmes selon les communautés envahies (Simon & Townsend, 2003). Cependant, une conséquence récurrente des invasions est l'appauvrissement voire l'extinction de tout ou partie des communautés natives (revue dans Courchamp *et al.*, 2008). Ainsi, les invasions biologiques sont reconnues comme la deuxième cause de diminution de la biodiversité native, après la fragmentation/disparition des habitats (Gaertner *et al.*, 2009). Pimentel *et al.* (2000) ont estimé à 50 000 le nombre d'espèces envahissantes aux Etats-Unis à l'époque, et à environ 137 milliards de dollars par an les pertes économiques liées aux dégâts causés par ces espèces. Mais ce sont bien les pays à faible niveau de développement, qui au regard de leurs capacités restreintes d'investissement dans la lutte contre les espèces envahissantes, restent les principales victimes des dommages écologiques, alimentaires et sanitaires causés par ces dernières (Nunez & Pauchard, 2010). Bien que les conséquences liées aux invasions soient généralement classées en catégories distinctes, il est assez fréquent de constater leur concomitance suite à un même événement d'invasion. En guise d'illustration, l'établissement de la perche du Nil (*Lates niloticus*) dans le Lac Victoria entre 1950 et 1960 serait responsable de la disparition, par prédation, de plus de 50% des 600 espèces endémiques de poissons Cichlidés entrant dans le régime alimentaire des riverains, engendrant en cascade une série de drames environnementaux et socio-économiques pour la région (Barliwa).

III- Comment gérer les invasions ?

Au vu des impacts des espèces envahissantes, il apparaît logique et nécessaire de chercher à maîtriser et gérer les invasions biologiques (van Wilgen & Richardson, 2014). L'éradication (*i.e.*, l'élimination de tous les individus susceptibles de se reproduire) ou le contrôle (*i.e.*, la diminution de la densité des populations) sont les méthodes usuelles de gestion des espèces envahissantes (Simberloff *et al.*, 2013), par exemple avec de la lutte biologique (*i.e.*, introduction intentionnelle d'un organisme vivant exotique pour contrôler à long terme un ravageur avec lequel il a généralement co-évolué ; (Eilenberg *et al.*, 2001)). Cependant, si ces méthodes ont montré des résultats satisfaisants (e.g., McGeoch *et al.*, 2010 ; Genovesi, 2011), elles se sont parfois avérées vaines, malgré d'importants efforts humains et investissements financiers (Simberloff *et al.*, 2013). De plus, réduire ou éliminer une espèce envahissante ne suffit pas toujours à ré-établir l'état antérieur à l'invasion des communautés natives, en particulier si celles-ci ont été dramatiquement impactées par l'invasion (Gaertner *et al.*, 2012).

Ces techniques ont même eu dans certains cas des effets non escomptés pouvant empirer certaines situations et ne prémunissent pas forcément de possibles événements ultérieurs de ré-invasions par les espèces éradiquées (Simberloff et al. 2013). L'introduction, dans les années 1930 en Australie, du crapaud buffle *Rhinella marina* en provenance d'Amérique centrale et tropicale pour lutter contre un scarabée natif qui ravageait les cultures locales de canne à sucre est un parfait exemple de tentative d'éradication ratée ; si le crapaud a proliféré (on estime aujourd'hui sa population à plus de 100 millions d'individus), il a intégré dans son régime alimentaire les prédateurs de sa cible originelle dont il ne se nourrit finalement plus (le scarabée ayant de son côté modifié son comportement pour échapper au crapaud). Au final, non seulement le scarabée de la canne à sucre est plus abondant qu'auparavant, mais *R. marina* constitue un nouveau problème majeur en Australie car ses sécrétions, qu'il est capable de projeter à plus d'un mètre quand il se sent menacé, sont très toxiques et constituent un danger pour la santé humaine et animale (Aldhous, 2004).

Souvent, il semblerait donc plus judicieux et efficace de tenter de prévenir - empêcher, ou *a minima* réduire - l'arrivée des espèces exotiques aux conséquences néfastes. La limitation des voies d'entrées, l'interception systématique aux frontières et l'évaluation des risques lors des introductions intentionnelles sont autant de moyens possibles pour y parvenir (Simberloff *et al.*, 2013). Les programmes d'interception et les plans de quarantaine ont ainsi permis d'entraver l'établissement de nombreuses espèces exotiques, notamment des insectes vecteurs de pathogènes, en Europe (Roques *et al.*, 2006). Si des espèces sont tout de même introduites, il est important de les détecter rapidement (Jarrad *et al.*, 2011) ; cette détection rapide peut être assurée par une surveillance régulière via, par exemple, des techniques moléculaires de monitoring environnemental (e.g., Porco *et al.*, 2013) particulièrement adaptées pour les espèces de petite taille. La prévention des invasions biologiques apparaît donc comme la stratégie la plus efficace, la moins coûteuse (Simberloff, 2000) et probablement la plus acceptable d'un point de vue conceptuel. Ainsi, d'après les principes directeurs adoptés par la Convention internationale sur la Diversité Biologique dans le cadre de la lutte contre les espèces envahissantes, la prévention est la réponse prioritaire aux invasions biologiques, et toutes les autres solutions éventuelles ne doivent être envisagées qu'après l'échec de celle-ci (Simberloff *et al.*, 2013).

Idéalement, pouvoir anticiper le succès d'une invasion biologique permettrait la mise en place de mesures adaptées à sa maîtrise (Figure 3). L'insuffisance et/ou l'échec des tentatives de gestion des invasions biologiques dans de nombreux endroits du globe sont essentiellement dues aux défauts de connaissance des aspects et caractéristiques clefs de l'espèce envahissante

ou du phénomène d'invasion lui-même (Shackleton *et al.*, 2014 ; van Wilgen & Richardson, 2014).

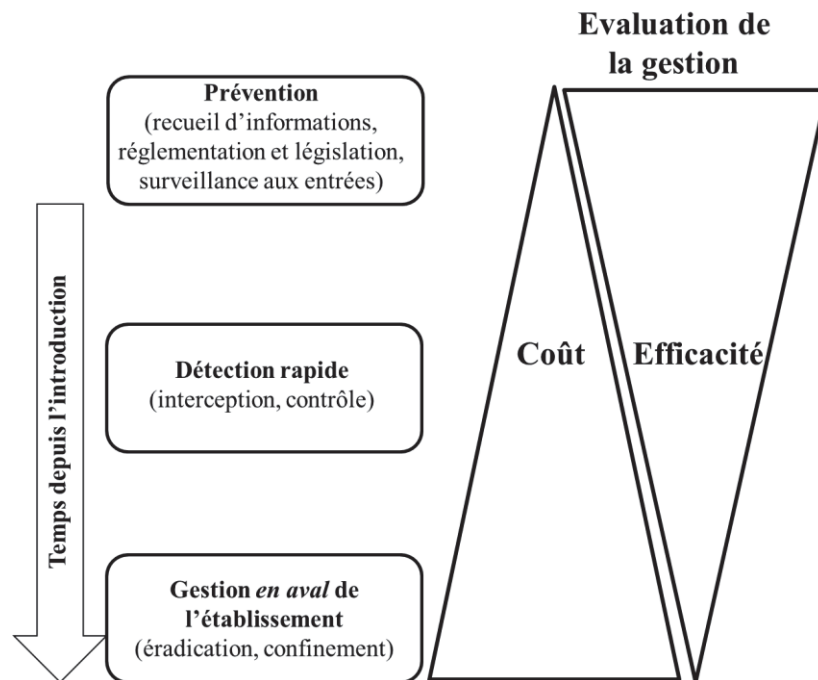


Figure 3 : Les différentes stratégies de gestion des invasions biologiques (adapté de Simberloff et al. 2013). La prévention des invasions biologiques apparaît comme la stratégie la plus efficace pour parvenir à maîtriser et contrôler les invasions biologiques et leurs conséquences.

IV- L'intérêt en biologie évolutive des études sur les invasions biologiques

De manière pragmatique, le meilleur moyen de prévenir les invasions biologiques est de comprendre les facteurs et mécanismes qui les conditionnent. Le but est de pouvoir prédire ou anticiper d'éventuels événements d'invasion, et s'y préparer de manière optimale. Plusieurs types de travaux de recherche peuvent contribuer à atteindre cet objectif. Par exemple, la reconstruction des routes d'invasion des espèces exotiques (= voies géographiques empruntées par des individus depuis leur zone d'origine vers leur front d'expansion dans l'aire nouvelle) permet de surveiller, contrôler, et limiter leurs entrées (Estoup & Guillemaud, 2010). Ce cas s'applique à des espèces ayant déjà une histoire d'invasion avérée. La détermination des caractéristiques écologiques des populations introduites pourrait aussi permettre de prédire leur dynamique d'expansion, de mettre subséquemment en place des stratégies adéquates de conservation des communautés natives (Kolar & Lodge, 2001 ; Handley *et al.*, 2011) et d'identifier de potentiels ennemis naturels comme agents de contrôle biologique dans l'aire envahie (Heimpel & Asplen, 2011). Plus globalement, s'intéresser aux voies, moyens et

capacités de migration des espèces envahissantes pourrait s'avérer crucial dans la prédiction des perturbations environnementales dues aux espèces nouvellement établies.

Des aspects plus fondamentaux suscitent aussi l'intérêt des scientifiques pour les invasions biologiques. Dans une revue, (Sax *et al.*, 2007) ont résumé en quelques points les raisons majeures pour lesquelles les invasions biologiques apparaissent importantes dans la recherche en biologie.

Tout d'abord, les invasions d'espèces constituent souvent, sur de larges échelles spatiales et temporelles, des expériences naturelles non programmées (*unplanned experiments*), qui sont souvent (certes approximativement) répliquées à travers de larges espaces continentaux et/ou des îles entières. Ces cadres expérimentaux naturels, peuvent permettre d'obtenir des résultats complémentaires de ceux acquis suivant des plans expérimentaux définis, qui eux ne peuvent être obtenus que sur des périodes assez courtes (quelques années en général) et sur des emprises spatiales beaucoup plus restreintes. Par exemple, les invasions d'îles océaniques par divers taxons animaux et végétaux ont permis d'évaluer des concepts et théories en populations/conditions naturelles (ex. la théorie de la biogéographie des îles, MacArthur & Wilson, 1967) à des échelles spatio-temporelles inenvisageables par les approches expérimentales traditionnelles (Sax & Gaines, 2003).

Ensuite, les invasions d'espèces permettent l'observation quasiment en temps réel de nombreux processus écologiques et évolutifs. Il est ainsi possible d'étudier l'évolution de caractères d'une espèce exotique permettant son expansion, au détriment éventuel d'une ou de plusieurs espèces natives (ex. Brown & Shine, 2014 sur l'expansion actuelle du crapaud envahissant dans le nord de l'Australie). Par ailleurs, la vitesse et la fréquence des processus écologiques et évolutifs ayant lieu durant les invasions peuvent être examinées en environnement naturel, ce qui serait extrêmement compliqué avec des approches expérimentales.

Enfin, les invasions biologiques offrent des opportunités de collecte d'une grande quantité de données originales dans des contextes d'études particuliers. Typiquement, l'introduction intentionnelle de pathogènes au sein d'une communauté locale dans le but d'évaluer les dynamiques des pathologies associées apparaît éthiquement inconcevable, alors que les nombreux cas d'émergence ou de réémergence de maladies en relation avec les invasions offrent un canevas idéal pour ce genre d'études épidémiologiques à grandes échelles.

Les invasions biologiques sont donc à la base d'un énorme intérêt scientifique qui n'a visiblement pas fini de croître. Pour preuve, Catford *et al.* (2009) ont recensé pas moins de 29 hypothèses majeures en écologie de l'invasion des plantes. L'intérêt plus ou moins récent de plusieurs disciplines majeures pour le phénomène d'invasion vient confirmer, au vu des

différents axes d'études concernés, le caractère intégratif de la "science des invasions". Ainsi, depuis maintenant un peu plus de 50 ans, la génétique de l'invasion a permis d'élucider de nombreux mécanismes adaptatifs et évolutifs liés aux processus des invasions (Blackburn *et al.*, 2011 ; Dlugosch *et al.*, 2015) et de reconstruire l'historique de la colonisation d'aires nouvelles par des espèces exotiques (Estoup & Guillemaud, 2010). Plus récemment, l'immunologie écologique, indifféremment appelée écoimmunologie ou immunoécologie (Hawley & Altizer, 2011 ; White & Perkins, 2012), dont le but est d'étudier les causes et les conséquences des variations naturelles des défenses immunitaires des individus et/ou populations hôtes (Sheldon & Verhulst, 1996 ; Martin *et al.*, 2011), s'est donné pour nouvel objectif de déterminer dans quelle mesure l'adaptation du système immunitaire des espèces envahissantes peut impacter leur succès.

Toutes ces études réalisées sur les invasions biologiques ont permis de mettre en lumière différents facteurs dont l'action plus ou moins concertée permet le succès des espèces exotiques dans leur processus d'envahissement de régions nouvelles.

V- Les facteurs de succès d'une invasion biologique

Si de nombreuses espèces non natives ont la possibilité de coloniser avec succès de nouvelles régions, elles n'y parviennent cependant pas toutes. Le succès d'invasion d'une espèce exotique est conditionné par la capacité de cette espèce à atteindre l'aire nouvelle, y survivre, s'y reproduire, et enfin y proliférer. Comment, au sein d'une nouvelle zone potentiellement différente de son lieu d'origine, une espèce *a priori* non adaptée aux conditions locales peut-elle se développer, voire y remplacer des espèces natives qui ont normalement co-évolué dans cet environnement (Sax & Brown, 2000 ; Facon *et al.*, 2006) ? Plusieurs facteurs (Encadré 1), non nécessairement exclusifs, peuvent constituer des réponses à cet apparent paradoxe écologique et évolutif (Facon *et al.*, 2006 ; Wilson *et al.*, 2009 ; Roura-Pascual *et al.*, 2011).

V.1 Les paramètres démographiques

Pour initier son processus d'invasion, une espèce doit être en mesure d'accéder à la nouvelle région en empruntant une voie (au moins) de dispersion. Wilson *et al.* (2009) définissent ainsi six modes de dispersion des espèces exotiques : la dispersion de bordure (*i.e.* l'expansion graduelle de proche en proche à partir du bord de l'aire de distribution originale), la dispersion par corridor (*i.e.* par l'intermédiaire d'une connexion physique permettant la liaison entre deux milieux), la dispersion par saut (*i.e.* une progression par déplacements discontinus sur des

distances substantielles), la dispersion à très longue distance (*i.e.* un déplacement par sauts très largement supérieurs à leur habituelle capacité de dispersion écologique), la dispersion de masse (*i.e.* des déplacements depuis plusieurs territoires sources suite à l'avènement de nombreuses routes de colonisation) et la dispersion agricole (*i.e.* suite à l'introduction volontaire et à plus ou moins grande échelle d'organismes par l'Homme au sein de nombreuses régions nouvelles). Si la majorité des modes de dispersion semble faire intervenir l'Homme de manière délibérée ou non, les mouvements d'espèces sur des distances plus ou moins importantes peuvent être réalisées de manière autonome par ces espèces, ou être engendrés par des agents naturels comme le vent, les oiseaux ou les courants océaniques (Gillespie *et al.*, 2012).

La pression de propagules, mesure composite du nombre d'individus importés à chaque événement d'introduction ("taille de propagules") et du nombre de ces événements ("nombre de propagules"), est aussi un paramètre très important du succès d'invasion (Lockwood *et al.*, 2005 ; Lockwood *et al.*, 2009). Le terme de propagule était initialement dédié au domaine végétal et a été utilisé par la suite en biogéographie insulaire sur l'ensemble des organismes pour définir les individus réalisant la dispersion au sein d'une espèce. La pression de propagules influence significativement la probabilité de passer avec succès chacune des étapes de l'invasion (transport, introduction, établissement et prolifération) (revue dans Blackburn *et al.*, 2015). Ainsi, une pression de propagules forte peut permettre (i) d'augmenter et de maintenir la taille démographique et la taille efficace des populations introduites, (ii) d'accroître la diversité génétique et phénotypique des populations introduites via des introductions multiples d'individus issus de populations sources distinctes, et/ou (iii) de favoriser l'émergence de nouveaux génotypes (via des processus de recombinaison) présentant des capacités de reproduction, de compétition et/ou d'adaptation supérieures à celles de leurs parents.

Dans les cas où (i) les habitats entre aires d'origine et d'introduction sont écologiquement équivalents, (ii) la niche colonisée est "vide" ou insaturée par les communautés natives, et/ou (iii) il existe préalablement une correspondance optimale entre espèce exotique et environnement colonisé, l'invasion biologique est uniquement limitée par des aspects démographiques (Facon *et al.*, 2006). Dans ce contexte, une simple modification de la capacité de migration d'une espèce peut expliquer à elle seule son succès d'invasion.

V.2 Les caractéristiques environnementales du milieu envahi

Une fois les populations introduites, le processus d'invasion peut se poursuivre lorsque les conditions environnementales sont favorables (Facon *et al.*, 2006). De façon intuitive, il

apparaît évident que les éléments abiotiques (ex. caractéristiques physico-chimiques, conditions climatiques) et biotiques du milieu (ex. composition et organisation des communautés natives, interactions interspécifiques) conditionnent fortement le succès d'invasion des espèces non natives (Shwartz *et al.*, 2009). L'installation puis l'explosion démographique d'une espèce exotique seront favorisées par la similitude des biotopes entre la zone d'origine et la zone d'introduction. Dans le cas contraire, l'invasion ne pourra se poursuivre qu'à la faveur de modifications environnementales ou d'adaptations de l'envahisseur (voir 5.3. *Facteurs biologiques*).

A ce titre, certains événements climatiques et géologiques, influencés ou non par les activités humaines, ont permis à de nombreuses espèces non natives d'étendre significativement leur aire de distribution (références dans White *et al.*, 2013). Les milieux perturbés par les activités anthropiques (ex. aménagement du paysage, fragmentation des habitats, etc.) seraient également plus propices à être envahis. En effet, au sein d'un environnement présentant d'importantes et rapides fluctuations écologiques, les espèces natives peuvent ne plus être aussi bien adaptées que dans un milieu où les conditions biotiques et abiotiques sont relativement stables (Sax & Brown, 2000), devenant moins compétitives vis-à-vis des populations exotiques. De plus, les espèces non natives ayant évolué depuis longtemps dans des milieux perturbés et soumis aux activités humaines sont susceptibles d'avoir développé des adaptations à ces milieux, et des capacités de compétition relatives supérieures à celles des espèces natives (voir l'exemple de la fourmi de feu *Wasmannia auropunctata*, Orivel *et al.*, 2009).

Par ailleurs, les communautés d'espèces présentes - ou absentes - dans l'aire d'introduction peuvent aussi activement favoriser le phénomène d'invasion. Ainsi, au sein de l'aire d'introduction, l'espèce exotique est souvent débarrassée d'une partie des ennemis naturels (*i.e.* pathogènes, prédateurs, compétiteurs) qu'elle avait dans son aire d'origine (Colautti *et al.*, 2004); ce qui peut lui conférer un avantage compétitif par rapport aux espèces natives toujours soumises à leurs régulateurs biotiques. Également, la richesse d'un écosystème en espèces locales peut conditionner le "potentiel d'invasibilité" (*i.e.* la susceptibilité d'un habitat ou d'une communauté à se faire envahir par une nouvelle espèce; Alpert *et al.*, 2000) et la résilience environnementale de cet écosystème. Ainsi, une corrélation positive entre diversité spécifique et résistance à l'invasion est expliquée par la faible disponibilité des ressources spatiales et alimentaires potentielles pour une espèce supplémentaire (Shea & Chesson, 2002 ; Levine *et al.*, 2004). Cependant, de nombreux travaux ont aussi montré que les écosystèmes les plus diversifiés ont tendance à avoir les plus grands nombres d'espèces exotiques (références dans Shea & Chesson, 2002 ; Milbau *et al.*, 2009). Enfin, l'établissement préalable d'autres espèces

introduites peut aboutir à des interactions entre ces espèces et une espèce exotique nouvellement introduite, et avoir des conséquences sur l'issue de l'invasion. Ces interactions directes (ex. mutualisme, commensalisme) ou indirectes par l'intermédiaire d'effets globaux ('invasional meltdown') peuvent conduire à des processus réciproques de facilitation entre espèces exotiques (Simberloff, 2006).

V.3 Les traits biologiques et la génétique des espèces exotiques

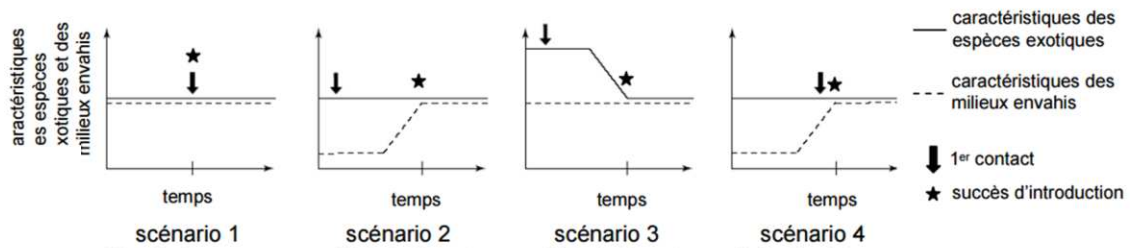
Une abondante littérature a tenté de décrire les caractéristiques écologiques, morphologiques, physiologiques et génétiques propres aux espèces envahissantes en les comparant, soit à des congénères introduits mais non envahissants (Blackburn & Duncan, 2001 ; Hayes & Barry, 2008) soit à des espèces natives (Kolar & Lodge, 2001). L'analyse des études réalisées montre que les caractéristiques liées au succès d'invasion seraient généralement plutôt espèce et/ou contexte-dépendant (Allen *et al.*, 2013). Ainsi, les espèces exotiques peuvent présenter une grande plasticité phénotypique, développementale et/ou comportementale qui leur permet de résister aux conditions de chacune des étapes de l'invasion. Certaines peuvent ainsi tolérer une grande gamme de climats et d'habitats (Sakai *et al.*, 2001 ; Sax *et al.*, 2005). Une fécondité forte ou une reproduction asexuée sont aussi souvent associées positivement à la réussite d'une invasion (Parker *et al.*, 2013). La taille et le poids du corps ou encore le comportement migrateur constituent également des facteurs pouvant favoriser le succès d'invasion de certaines espèces (références dans Allen *et al.*, 2013).

La réussite d'une invasion par des espèces non-natives est aussi favorisée par des caractéristiques génétiques propres à la population envahissante. Les processus évolutifs, comme la dérive génétique, la sélection naturelle, la dispersion et les mutations (Dlugosch & Parker, 2008 ; Bock *et al.*, 2015) peuvent en effet générer des variations en termes de capacité d'adaptation pré- et post-introduction, de plasticité phénotypique et développementale, et d'architecture génétique qui expliqueraient le caractère envahissant de certaines populations (revue dans Bock *et al.*, 2015). Par exemple, la diversité génétique de la population envahissante est corrélée à sa capacité d'adaptation, et peut donc influencer ses possibilités d'établissement et de prolifération dans un nouvel environnement (Colautti & Lau, 2015). Une récente méta-analyse de Forsman (2014) a ainsi montré une corrélation significative entre diversité génétique de la population introduite et succès de colonisation pour différentes espèces animales et végétales. Cette relation entre diversité et succès d'invasion a longtemps été considérée comme un paradoxe en science de l'invasion. Une population nouvellement

introduite ne constitue qu'un échantillon de la population source de son aire d'origine ; elle aurait donc théoriquement un faible niveau de diversité génétique suite au goulot d'étranglement qu'elle a subi (Dlugosch & Parker, 2008). Par conséquent, ses risques d'extinction sont accrus du fait d'une faible capacité d'adaptation (Bock *et al.*, 2015) et/ou de plus fortes probabilités de reproduction consanguine pouvant induire l'expression de mutations récessives délétères chez les individus homozygotes (Peischl *et al.*, 2013). Cependant, des recherches récentes montrent que les phénomènes de dérive peuvent favoriser certaines invasions, en particulier lorsque des allèles délétères sont purgés ou des traits pré-adaptés sont fixés. Il a été ainsi démontré que les populations envahissantes des fourmis *Linepithema humile* et *Solenopsis invicta* ont perdu lors d'introductions les caractères génétiques responsables dans leur aire d'origine d'un très haut niveau d'agressivité intra-spécifique (Holway *et al.*, 2002). De manière parallèle, il n'est pas à exclure qu'un seul événement d'introduction puisse, par chance, permettre à une gamme assez large et suffisante de génotypes d'être représentée au sein de la population pour permettre des adaptations ultérieures (Eales *et al.*, 2010). Par ailleurs, les introductions multiples (cf. section 5.1.), un phénomène récurrent dans les invasions biologiques (Novak & Mack, 2005), permettent d'accroître la variabilité génétique dans la zone d'introduction (Facon *et al.*, 2008). Les recombinaisons génétiques au sein des populations exotiques via des processus d'hybridation intra- (Rius & Darling, 2014) et inter-spécifiques (revue dans Hovick & Whitney, 2014) ont aussi été suggérées comme des facteurs sous-jacents à la réussite de certaines invasions, car générant des combinaisons associées à des traits individuels et populationnels particulièrement favorables au processus de colonisation. Des changements ponctuels dans la structure et l'organisation du génome (modification génomique, variation de la taille du génome, réarrangements chromosomiques) pourraient aussi contribuer à l'évolution de la capacité d'invasion (revue dans Bock *et al.*, 2015).

Encadré 1 : Les différents scénarios d'invasion possibles en fonction de l'adéquation entre les caractéristiques des espèces exotiques et ceux des milieux envahis

(d'après Facon et al, 2006).



- Si les caractéristiques des espèces exotiques et celles des milieux envahis sont complètement compatibles, alors le succès de l'invasion est initié par une modification du régime de migration (scénario 1).
- Si les caractéristiques des espèces exotiques et celles des milieux envahis sont complètement compatibles, l'invasion nécessite pour son accomplissement soit des modifications environnementales dans le milieu d'introduction (scénario 2) soit des caractéristiques biologiques, essentiellement génétiques de l'espèce exotique (scénario 3).
- Ces trois scénarii ne sont pas mutuellement exclusifs; un scénario mixte peut aussi expliquer le succès d'une invasion biologique, par exemple une modification du régime de migration peut être couplée à des modifications du milieu au cours d'un même phénomène d'invasion (scénario 4).

V.4 Le parasitisme et les modulations immunitaires des hôtes exotiques

A l'interface entre paramètres environnementaux et traits caractéristiques de l'espèce envahissante, le rôle potentiel du parasitisme (Colautti *et al.*, 2004 ; Prenter *et al.*, 2004 ; Kelly *et al.*, 2009 ; Dunn *et al.*, 2012 ; Strauss *et al.*, 2012 ; Dunn & Hatcher, 2015) et ses conséquences immunitaires sur les organismes hôtes (Lee & Klasing, 2004 ; Wilson-Rich & Starks, 2010 ; White *et al.*, 2013 ; Martin *et al.*, 2014 ; Brown *et al.*, 2015) dans le succès d'invasion des populations exotiques a capté l'attention de nombreux auteurs durant cette dernière décennie. Au cours de l'invasion, les interactions hôtes-parasites [indifféremment macroparasites (helminthes, arthropodes) et microparasites (virus, bactéries, protozoaires)] peuvent être fortement modifiées, avec des impacts sur la nature et l'intensité de l'investissement immunitaire des hôtes (Phillips *et al.*, 2010b). Trois grandes hypothèses (plus amplement décrites dans le **chapitre 2**) non mutuellement exclusives sont principalement évoquées pour décrire comment ces interactions favoriseraient le succès d'invasion (Figure 4):

- 1) le processus d'introduction pourrait aboutir à une perte de leurs parasites d'origine par les espèces exotiques, et donc à un relâchement des effets de ces parasites sur leurs hôtes (hypothèse enemy release ou relâchement de la pression parasitaire ; Torchin *et al.*, 2003)
- 2) les espèces exotiques pourraient aussi introduire certains de leurs parasites dans leur aire d'introduction, au détriment d'espèce d'hôtes natives (hypothèse spill over ou introduction de parasites ; Strauss *et al.*, 2012)
- 3) les espèces introduites pourraient jouer le rôle de réservoir et/ou d'amplificateur pour des parasites natifs de l'aire d'introduction, au détriment des espèces d'hôtes natives (hypothèse de spill back ou amplification de la dynamique des parasites natifs ; Kelly *et al.*, 2009).

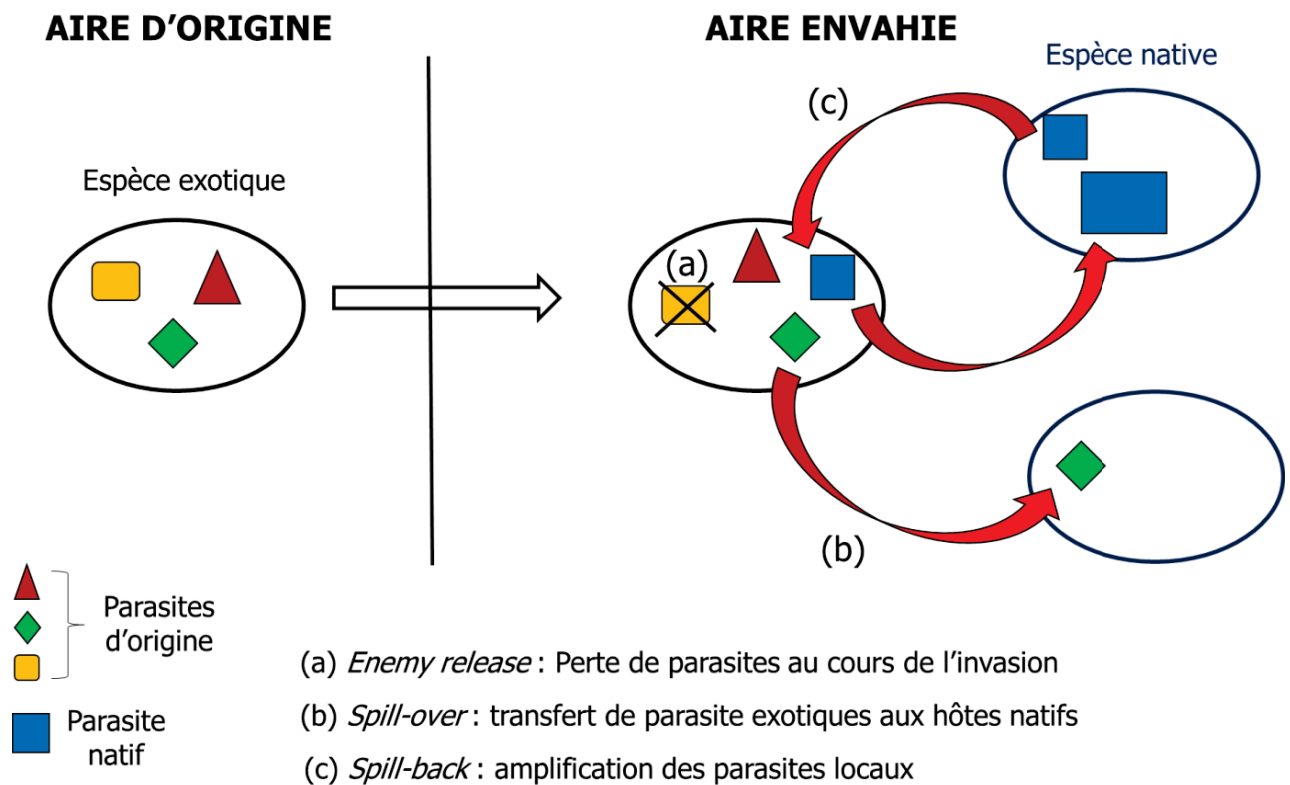


Figure 4 : Les différents hypothèses reliant parasites et succès d'invasion des espèces exotiques.

Ces changements dans les interactions hôtes-parasites peuvent avoir des conséquences importantes en termes d'immunité. Ainsi, suite au relâchement de la pression parasitaire dans l'aire d'introduction, les hôtes exotiques réalloueraient l'énergie initialement dévolue aux défenses immunitaires vers les fonctions de survie et de reproduction favorables à l'expansion

démographique, et par voie de conséquence le succès d'invasion (hypothèse Evolution of Increased Competitive Ability, EICA ; Blossey & Notzold, 1995). Cependant, la probabilité de rencontrer de nouveaux parasites au sein de l'aire nouvellement colonisée rend désavantageuse une réduction trop drastique des défenses immunitaires des hôtes exotiques. Une prédiction plus réaliste serait que les hôtes envahissants investiraient, au cours du processus d'invasion, moins de ressources dans les voies de défenses métaboliquement coûteuses (type inflammation) au profit de réponses immunitaires qui le sont moins (réponses médiées par les anticorps) (hypothèse EICA affinée pour les vertébrés ; Lee & Klasing, 2004). Ainsi, l'hôte pourrait réinvestir une partie de l'énergie préservée dans d'autres fonctions favorables au succès d'expansion. Ces hypothèses liées à l'immunité sont plus amplement décrites dans le **chapitre 3**.

Les hypothèses liées aux rôles du parasitisme et des réponses immunitaires des hôtes ont déjà été étudiées, notamment via des approches corrélatives en populations naturelles. Cependant, plusieurs études présentent un certain nombre de limites qui peuvent questionner les résultats obtenus : routes d'invasions non systématiquement définies, communautés natives d'hôtes et de parasites méconnues ou négligées, identifications taxonomiques imprécises des organismes impliqués ou encore « designs » expérimentaux discutables. Ces questions sont au cœur de cette thèse, et seront détaillées et étudiées dans les **chapitres 2 et 3** de ce manuscrit.

Au final, si quelques caractéristiques ont été identifiées comme des facteurs conditionnant la réussite d'une invasion biologique, aucune propriété générale ne semble se dégager pour prédire de manière uniforme et universelle le succès d'une espèce exotique nouvellement introduite. Une des explications les plus évidentes à ce constat est le fait qu'un événement d'invasion est inéluctablement la résultante d'une combinaison complexe de facteurs stochastiques, ces facteurs n'étant *a priori* pas les mêmes pour chaque histoire de colonisation suivant les habitats envahis, les espèces non natives impliquées et les événements démographiques associés.

VI- La problématique générale de la thèse

Bien que la connaissance des facteurs à l'origine de l'expansion des populations introduites apparaisse particulièrement utile dans les recherches fondamentales et appliquées en biologie de l'invasion, les recherches se sont essentiellement focalisées jusqu'à maintenant sur les mécanismes sous-jacents aux phases initiales du processus d'invasion. Plus

particulièrement, relativement peu de travaux ont exploré le rôle des interactions hôtes-parasites et leurs conséquences évolutives sur le succès d'expansion des espèces introduites.

Dans le cadre de ma thèse, je me suis intéressé au rôle potentiel des communautés de parasites et des variations du système immunitaire des hôtes dans le succès des invasions actuellement en cours au Sénégal (Afrique de l'Ouest) de deux espèces commensales de rongeurs : le rat noir (*Rattus rattus*) et la souris domestique (*Mus musculus domesticus*), espèces envahissantes majeures à travers le monde. Sur ces deux taxons dont l'histoire évolutive et les routes d'expansion au Sénégal sont bien connues, mes objectifs ont été d'évaluer si (i) les patrons de structure des communautés de parasites en populations naturelles et (ii) l'investissement respectif des populations de rongeurs dans différentes voies immunitaires, correspondaient aux attendus des hypothèses reliant parasitisme et/ou immunité au succès d'invasion (cf. section 5.4). Les hôtes exotiques étant confrontés à des conditions écologiques potentiellement variables le long de leur route de colonisation, les hypothèses ont été évaluées en prenant en compte les caractéristiques environnementales des milieux étudiés.

Mes travaux se sont appuyés principalement sur le développement d'approches comparatives en populations naturelles de rongeurs commensaux non-natifs (*R. rattus*, *M. m. domesticus*) et natifs (*Mastomys* spp.), échantillonnées dans des localités choisies pour représenter un gradient d'invasion spatio-temporel pour chaque espèce envahissante (localités anciennement, récemment ou non envahies) défini sur la base de suivis écologiques et de données historiques et génétiques. Les communautés de parasites étudiées, les helminthes gastro-intestinaux et les bactéries pathogènes de la rate, ont été identifiées le plus précisément possible au cours de mon étude.

Dans le **chapitre 1** de ma thèse, je m'attache à décrire en détail les modèles biologiques et le contexte géographique de mon étude, ainsi que leur intérêt par rapport à mes objectifs de recherche. J'y développe aussi les aspects méthodologiques liés à l'échantillonnage des rongeurs en populations naturelles et présente les résultats obtenus. Je détaille enfin les approches morphologiques et moléculaires (séquençage Sanger, Next Generation Sequencing ou NGS) mises en œuvre pour identifier à l'échelle spécifique les parasites, et plus particulièrement les helminthes gastro-intestinaux.

Dans le **chapitre 2**, je me focalise sur les patrons de structure des deux communautés de parasites récoltés sur les rongeurs hôtes natifs et non natifs. Ces travaux s'appuient sur les concepts et les outils de l'écologie des communautés, et visent à tester statistiquement si les patrons d'infection observés en populations naturelles (prévalences, abondances, richesses) le

long des routes d'invasion correspondent à ceux attendus sous les hypothèses reliant parasitisme et succès d'invasion (*enemy release*, *spill over*, *spill back*, cf. section 5.4).

Dans le **chapitre 3** (dernier chapitre), je teste les attendus d'hypothèses relatives à l'adaptation du système immunitaire des espèces envahissantes durant le processus d'invasion (*EICA affinée* ; cf. section 5.4), via des approches d'écoimmunologie. Il s'agit d'évaluer les variations potentielles dans les réponses immunitaires (inflammation, réponses médiées par les anticorps) des populations de rongeurs natifs et envahissants le long des routes d'invasion considérées.

Les résultats présentés dans les différents chapitres sont enfin synthétisés et discutés avant que de nouvelles perspectives de recherche soient ouvertes.

CHAPITRE 1 :
CONTEXTE BIOLOGIQUE ET CADRE
METHODOLOGIQUE DE L'ETUDE

Dans ce chapitre, je détaille les arguments étayant le choix des modèles biologiques en relation avec les objectifs énoncés, puis je présente le dispositif d'échantillonnage utilisé et les données obtenues sur le terrain, et enfin j'évoque les différentes méthodes employées pour l'identification des parasites.

I- Les rongeurs : un modèle d'étude en science des invasions

Les rongeurs constituent un ordre (Rodentia) numériquement très important (un peu plus de 2270 espèces) de la classe des mammifères (Mammalia : revue dans Musser & Carleton, 2005). Cette formidable diversité spécifique se traduit par une distribution géographique importante qui dénote aussi une étonnante plasticité écologique de ces organismes ; on les retrouve sur tous les continents et au sein d'une grande majorité des îles du globe ainsi que dans la plupart des milieux (Mammalia : revue dans Wilson & Reeder, 2005).

Partout dans le monde, les rongeurs sont connus pour leurs effets négatifs sur les cultures agricoles et les denrées stockées (revues dans Leirs, 2003 ; Granjon & Duplantier, 2009 ; Buckle & Smith, 2015). La mixité de leur régime alimentaire (granivore, frugivore et/ou végétarien) leur permet en effet de se nourrir d'une grande variété de cultures entretenues par l'Homme. Les pertes enregistrées se composent non seulement des quantités de nourriture effectivement ingérées par les rongeurs, mais aussi des aliments rendus impropres à la consommation humaine à la suite des morsures et des souillures par les déjections (fèces, urine), par des poils, voire par des cadavres. À tout cela, il faut ajouter les dégâts causés aux emballages et aux infrastructures de stockage, ainsi que la dissémination d'agents infectieux et parasitaires au niveau de ces denrées. Ainsi, les pullulations des espèces natives du genre *Mastomys* sont la cause de dégâts qui peuvent affecter durablement la situation alimentaire dans certaines régions africaines; en Asie, les populations de *R. rattus* vivant dans le delta du Mékong au Vietnam constituent un frein majeur à la production de riz, où les pertes sont estimées entre 300 000 et 400 000 tonnes par an. Les activités nocives des rongeurs sur l'agriculture engendrent par voie de conséquence des pertes économiques parfois très importantes (Singleton *et al.*, 2010).

De nombreuses espèces de rongeurs sont aussi connues pour être des réservoirs de nombreux parasites et pathogènes potentiellement zoonotiques (Meerburg *et al.*, 2009). Les rongeurs sont ainsi reconnus comme hôtes d'au moins une soixantaine de maladies (ex. peste, typhus murin, fièvres hémorragiques, leptospirose, toxoplasmose, borréliose, fièvre de la vallée du rift) représentant une sérieuse menace pour la santé humaine (Meerburg *et al.*, 2009). Les maladies associées aux rongeurs peuvent être directement (ex. morsure) ou indirectement (ex.

par l'intermédiaire d'un vecteur) transmises à l'Homme, mais également aux animaux domestiques (Granjon & Duplantier, 2009), et sont souvent mal connues et peu diagnostiquées. Cette faible connaissance des pathogènes abrités par les rongeurs peut avoir des conséquences dramatiques sur la santé publique et le développement économique des pays (John, 2014). Il apparaît donc capital de surveiller particulièrement les zoonoses portées par les rongeurs commensaux en raison du contact étroit qu'ils entretiennent avec l'Homme.

En plus de leurs impacts notables sur l'agriculture et la santé, quelques espèces de rongeurs possèdent d'importantes capacités d'expansion géographique liées aux étroites relations qu'elles entretiennent avec l'Homme. Certaines de ces espèces envahissantes ont des conséquences parfois dévastatrices sur la diversité des communautés au sein desquelles elles sont retrouvées (Courchamp *et al.*, 2003). Ainsi, quatre espèces de rongeurs figurent dans la liste des cent espèces envahissantes ayant le plus d'impact sur la biodiversité dans le monde (Lowe *et al.* 2010): le ragondin *Myocastor coypus* (Molina, 1782), l'écureuil gris *Sciurus carolinensis* (Gmelin, 1788), le rat noir *Rattus rattus* et la souris domestique *Mus musculus domesticus*. Par exemple, l'arrivée du rat noir dans certaines îles du globe a été associée à une réduction importante d'une grande partie de la faune native conséquemment à l'activité prédatrice de ce rongeur (revue dans Smith & Banks, 2014).

Les études sur les rongeurs envahissants se sont généralement intéressées aux mécanismes par lesquels ces organismes parviennent à se répandre au sein des aires nouvelles ainsi qu'aux conséquences de ces expansions. Si la compétition directe a été souvent mise en avant comme mécanisme explicatif de l'établissement et de la prolifération subséquente des rongeurs, elle apparaît dans certains cas très hypothétique (Drake & Hunt, 2009 ; Harris, 2009). En particulier, il a été montré que *M. m. domesticus* est un faible compétiteur vis-à-vis des rongeurs natifs (Cucchi *et al.*, 2005 ; Gomez *et al.*, 2008). Les travaux les plus documentés suggèrent que les rongeurs envahissants impacteraient drastiquement les communautés natives via les parasites (hypothèses *enemy release*, *spill-over* et *spill-back*; cf. **Introduction générale**, section 5.4.) et s'établiraient puis prolifèreraient dans la niche colonisée après l'extirpation des espèces locales. Ainsi, il a été constaté dans certaines études une perte substantielle de parasites dans les populations de *R. rattus* de régions envahies plus ou moins récemment par rapport à des zones anciennement colonisées (revue dans Morand *et al.*, 2015), ce qui fournit une première indication pour l'hypothèse d'*enemy release*. La transmission de parasites aux communautés natives envahies (*i.e.* *spill-over*) par les rongeurs envahissants apparaît comme l'hypothèse la plus étayée. En effet, de nombreux travaux ont associé les invasions du rat noir

(e.g., Smith & Carpenter, 2006 ; Wyatt *et al.*, 2008), de la souris domestique (e.g., de Bruyn *et al.*, 2008) et de l'écureuil gris (Tompkins *et al.*, 2003) à leur capacité d'agir comme vecteurs et/ou hôtes réservoirs d'une large gamme de parasites/pathogènes transmissibles. A titre d'illustration, l'écureuil gris originaire d'Amérique du Nord est devenu envahissant en Afrique du Sud et dans tout le Royaume-Uni en provoquant une réduction drastique des populations natives de l'écureuil roux (Tompkins *et al.*, 2003), du fait de l'introduction d'un poxvirus avec lequel il a coévolué. L'introduction du rat noir et de la souris domestique au sein de certaines îles a conduit à l'extinction de nombreuses espèces natives potentiellement compétitrices (revue dans Harris, 2009). Le partage récurrent de parasites locaux par les rongeurs natifs et exotiques suggère que le *spill-back* pourrait être une hypothèse alternative au *spill-over* pour expliquer le succès de certaines invasions de rongeurs envahissants (Kelly *et al.*, 2009). Ainsi, le rat noir aurait été responsable du maintien et de la transmission de la bactérie *Coxiella burnetii*, partagée par une autre espèce de rat *Rattus norvegicus*, durant l'épidémie de 2007 à 2010 aux Pays-Bas (Reusken *et al.*, 2011). Cependant, une grande partie de ces études souffrent d'un certain nombre de limites entravant la fiabilité des conclusions établies et, par voie de conséquence, la généralisation des patrons observés (voir **chapitre 2**, section 3).

Les rongeurs envahissants possèdent donc des attributs faisant d'eux d'excellents candidats pour tester les hypothèses reliant le parasitisme (et ses conséquences évolutives) au succès d'invasion (Morand *et al.*, 2015).

II- Le rat noir et de la souris domestique au Sénégal : deux systèmes modèles

Le rat noir et la souris domestique font donc partie des espèces envahissantes majeures à travers le monde. Leur expansion actuellement en cours au Sénégal constitue un cadre d'étude idéal pour tester les hypothèses de mes travaux de recherche.

II.1 Des histoires et routes d'invasion bien définies

Dans un contexte d'invasions biologiques, déterminer les routes d'invasion des espèces exotiques est une étape essentielle pour mener des recherches sur les mécanismes qui expliquent leur succès (Sakai *et al.*, 2001 ; Facon *et al.*, 2006). C'est un prérequis indispensable pour mettre en place des stratégies d'échantillonnage en populations naturelles adaptées aux analyses comparatives (Muirhead *et al.*, 2008). Par exemple, c'est le moyen le plus sûr d'éviter de

considérer à tort comme des répliques des populations issues de processus d'invasion différents de par leur origine géographique et/ou temporelle.

L'expansion du rat noir et de la souris domestique est intimement liée aux migrations de l'Homme (cf. **Encadré 2**), notamment du fait de ses activités commerciales globales, historiques et actuelles (McFarlane *et al.*, 2012 ; Morand *et al.*, 2015). En Afrique de l'Ouest, les données historiques (Rosevear, 1969) et génétiques (Konecny *et al.*, 2013 ; Lippens *et al.*, In revision) suggèrent que le rat noir et la souris domestique (*M. m. domesticus* est la seule sous espèce présente au Sénégal (Dalecky *et al.*, 2015)) auraient été introduits dans les comptoirs des côtes sub-Sahariennes par les colonisateurs en provenance d'Europe de l'Ouest il y a quelques centaines d'années, peut-être dès l'arrivée des Portugais au 15^{ème} siècle. Au Sénégal, des populations importantes et stables des deux taxons sont mentionnées dès le milieu du 19^{ème} siècle dans les villes de la côte (Temminck, 1853 ; Rochebrune, 1883), et au début du 20^{ème} siècle dans les ports fluviaux des fleuves Sénégal et Gambie (Cazanove, 1929). La distribution de ces rongeurs est restée longtemps restreinte aux aires côtières du pays, puis s'est étendue à l'intérieur des terres à la faveur du développement des infrastructures frontières et des transports commerciaux à partir des années 1930. Les suivis spatio-temporels des communautés de rongeurs réalisés depuis 1970, notamment par les équipes de recherches de l'ORSTOM (Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, devenu IRD en 1998) et du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, ont permis de décrire l'évolution des aires de distribution des deux taxons au Sénégal, restreintes au milieu commensal (Duplantier *et al.*, 1991 ; Granjon & Duplantier, 2009 ; Dalecky *et al.*, 2015). Actuellement, la distribution des deux rongeurs progresse encore d'est en ouest, couvrant le nord et le centre du pays pour la souris, et le centre et le sud du pays pour le rat noir (**Figure 5**).

Des analyses génétiques récentes (Dalecky *et al.*, 2015 ; Lippens *et al.*, en révision) ont permis de retracer les routes d'expansion des deux taxons à partir des zones d'introduction au Sénégal. Ainsi pour les deux taxons, deux routes d'expansion sont suggérées : une première route au nord le long du fleuve Sénégal à partir de la région de Saint-Louis, et une deuxième route au centre du pays le long de la principale route commerciale, à partir de la région de Dakar-Rufisque (**Figure 5**).

Encadré 2 : Histoire évolutive et expansion mondiale du rat noir et de la souris domestique

La souris domestique (*Mus musculus domesticus*) et le rat noir (*Rattus rattus*), deux des espèces de mammifères les plus répandus à l'échelle du globe, sont originaires de la péninsule indienne (Musser & Carleton 2005). L'extension de leurs aires respectives de distribution géographique est fortement liée à l'histoire humaine (Searle, 2008 ; revue dans Jones et al. 2013). Après avoir colonisé le Moyen Orient à la Préhistoire (Musser & Carleton, 2005), elles ont envahi l'Europe à la faveur des migrations humaines pendant l'Antiquité (Audouin- Rouzeau & Vigne 1997; Bonhomme et al. 2011), puis plus tard une grande partie du monde essentiellement grâce aux transports maritimes (échelle transcontinentale), ferroviaires et routiers (échelle régionale).



M. m. domesticus est une sous-espèce de *M. musculus* qui aurait divergé il y a environ 250.000 ans (Bonhomme & Searle 2012). Elle serait devenue commensale dans les aires arides du Proche-Orient au tout début du Néolithique en exploitant les niches écologiques offertes par les humains pratiquant l'agriculture sédentaire (Cucchi et al. 2005, 2012). En Afrique continentale, elle est la seule sous-espèce de *M. musculus* actuellement recensée, excepté au Kenya et en Afrique du Sud, où sont également retrouvées, de manière respective, *Mus musculus castaneus* et *Mus musculus musculus* (Monadjem et al. 2015).



Rattus rattus fait partie d'un complexe d'espèces qui aurait divergé depuis à peu près 400.000 ans (Pagès et al. 2013) et dont l'expansion en dehors de son aire native aurait débuté il y a environ 10.000 ans (Konecny et al. 2013). Il s'est d'abord installé au niveau de la partie méditerranéenne du continent européen où il fut introduit il y a probablement 2500 ans avant de s'étendre à l'intérieur du continent (11-13èmes siècles) puis sur les autres continents profitant de la rapide expansion humaine (Aplin et al. 2003). Le rat noir est très probablement présent aujourd'hui dans tous les pays du continent africain (Duplantier, comm. pers.).

II.2 Des communautés natives de rongeurs bien étudiées

Les communautés natives de rongeurs commensaux actuellement envahies par le rat noir et la souris domestique ont été largement étudiées au Sénégal (voir Granjon & Duplantier, 2009 pour une synthèse). Ces communautés sont essentiellement composées de rongeurs appartenant à deux espèces du genre *Mastomys*, *Ma. erythroleucus* et *Ma. natalensis* dont la taxonomie (Granjon *et al.*, 1997 ; Lecompte *et al.*, 2005), la distribution (Granjon & Duplantier, 2009), l'histoire phylogéographique (Brouat *et al.*, 2009), la dynamique des populations (Leirs *et al.*, 1997) et l'écologie ((Mulungu *et al.*, 2012) sont bien connues. Au Sénégal, *Ma.*

erythroleucus est présent dans tout pays dans et hors du milieu commensal, alors que *Ma. natalensis* n'est présent qu'au sud-est et uniquement en milieu commensal (Figure 5). Les données de suivis spatio-temporels obtenues par le CBGP au cours des dernières années (données disponibles sur la base de données BDRSS) montrent que ces rongeurs sont exclus progressivement des villes et des villages le long des principales voies de communications du pays, du fait de l'expansion ouest-est du rat noir et de la souris domestique. Elles ont été quasiment entièrement extirpées des aires côtières envahies depuis quelques siècles, mais persistent encore dans les villes et les villages du front d'invasion envahis depuis moins d'une trentaine d'années. Chacune des deux espèces natives n'est représentée que par un seul clade phylogénétique au Sénégal (Brouat *et al.*, 2009). Ces populations sont localement très abondantes, avec d'importantes capacités de reproduction supérieures à celles du rat noir et de la souris domestique (Granjon & Duplantier, 2009), ce qui ne peut donc pas expliquer leur extirpation du milieu commensal par les rongeurs exotiques.

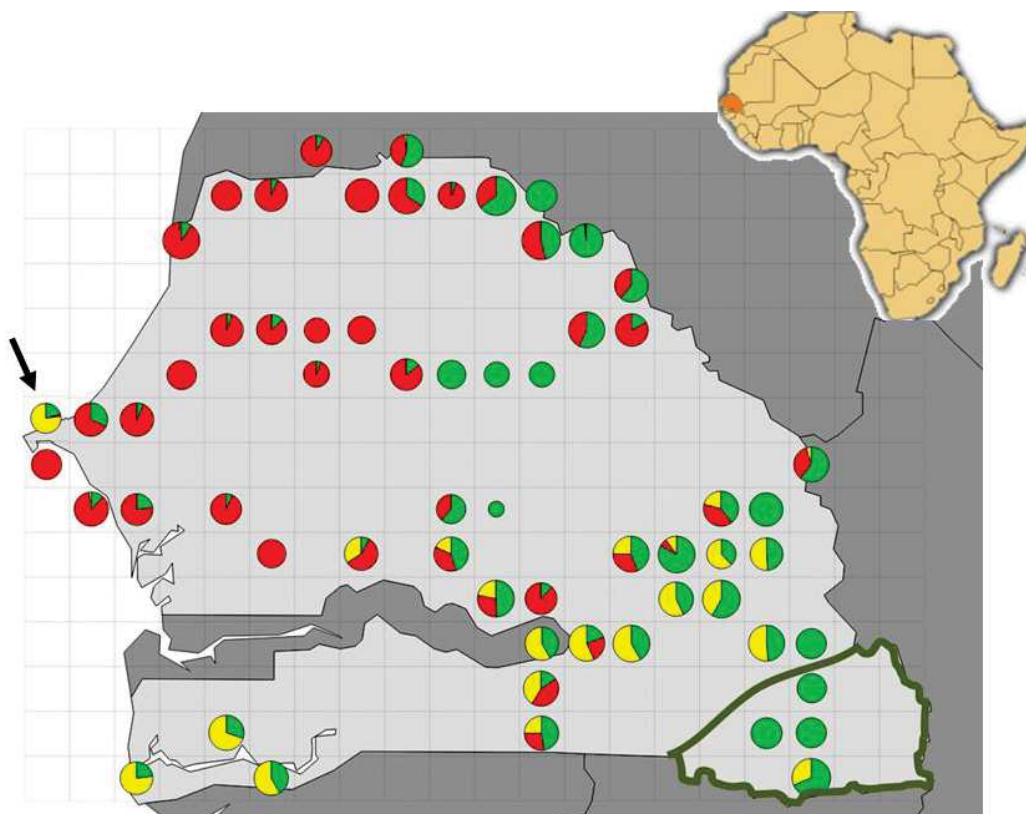


Figure 5. Carte illustrant la répartition actuelle des rongeurs exotiques et natifs en milieu commensal au Sénégal (d'après Dalecky *et al.* 2015). Chaque symbole représente la proportion de souris domestique (en rouge) de rat noir (en jaune) et de petits mammifères natifs (en vert). La taille des symboles est proportionnelle au nombre total de petits mammifères échantillonnés sur une maille de 33 x 33 km entre 2011 et 2014 (sauf symbole avec flèche : échantillonnage un peu plus ancien mais qui illustre la limite nord de la distribution de *R. rattus*), exprimée sur une échelle logarithmique. *Mastomys erythroleucus* est l'espèce qui domine les communautés de rongeurs natives, sauf au Sénégal oriental (zone entourée en kaki) où elle est remplacée dans les villages par *Mastomys natalensis*.

III- Le dispositif d'échantillonnage en populations naturelles

L'étude d'invasions dont la phase d'expansion est actuellement en cours apparait comme l'approche la mieux appropriée pour évaluer le rôle des parasites et des changements immunitaires des hôtes dans le succès d'invasion (Colautti *et al.*, 2004), puisqu'elle permet d'appréhender de manière plus réaliste le processus d'invasion comme un continuum spatial et temporel (Cornet *et al.*, *en révision*).

III.1 La stratégie d'échantillonnage et le choix des localités étudiées

Sur la base des informations historiques et génétiques, et des données de suivis écologiques des populations envahissantes de rat noir et de souris domestique au Sénégal, nous avons sélectionné des localités situées sur une même route d'invasion (indépendamment pour le rat et la souris) et représentant des statuts différents par rapport à l'invasion (voir **Figure 6**). La diversité des communautés de rongeurs dans les habitats commensaux est organisée le long d'un gradient spatio-temporel qui reflète sur chaque route l'histoire et la dynamique (évaluée en termes d'abondance/dominance) d'invasion de l'espèce concernée (Dalecky *et al.*, 2015) Duplantier, comm. pers.). Sur chaque route d'invasion, les populations de rongeurs hôtes peuvent donc être considérées comme des répliques naturels pour différentes catégories de statut d'invasion. De l'ouest vers l'est du pays, on trouve ainsi (i) des localités d'invasion ancienne (plus de 100 ans) près des côtes dans lesquelles les populations exotiques établies servent de sources pour le processus d'expansion en cours, (ii) des localités d'invasion récente (depuis moins de 30 ans) qui constituent le front actuel d'invasion des rongeurs exotiques, et (iii) des localités non encore envahies à l'est du pays. Nous avons identifié 3-6 localités pour chaque catégorie sur chaque route d'invasion (**Figure 6**). Pour chaque localité étudiée, et en vue des analyses ultérieures, certaines informations caractéristiques ont été systématiquement recensées ; elles sont relatives (i) au climat (températures et pluviométries sur la période 1997-2012, obtenues via la station météorologique la plus proche), (ii) aux caractéristiques des habitations dans lesquelles les pièges ont été posés (nature de la pièce, type de matériaux utilisés pour le revêtement du sol, la construction des murs et du toit pour chaque partie de la pièce considérée : ces caractéristiques sont représentatives du degré d'urbanisation du village échantillonné) et (iii) à la surface occupée par les habitations humaines.

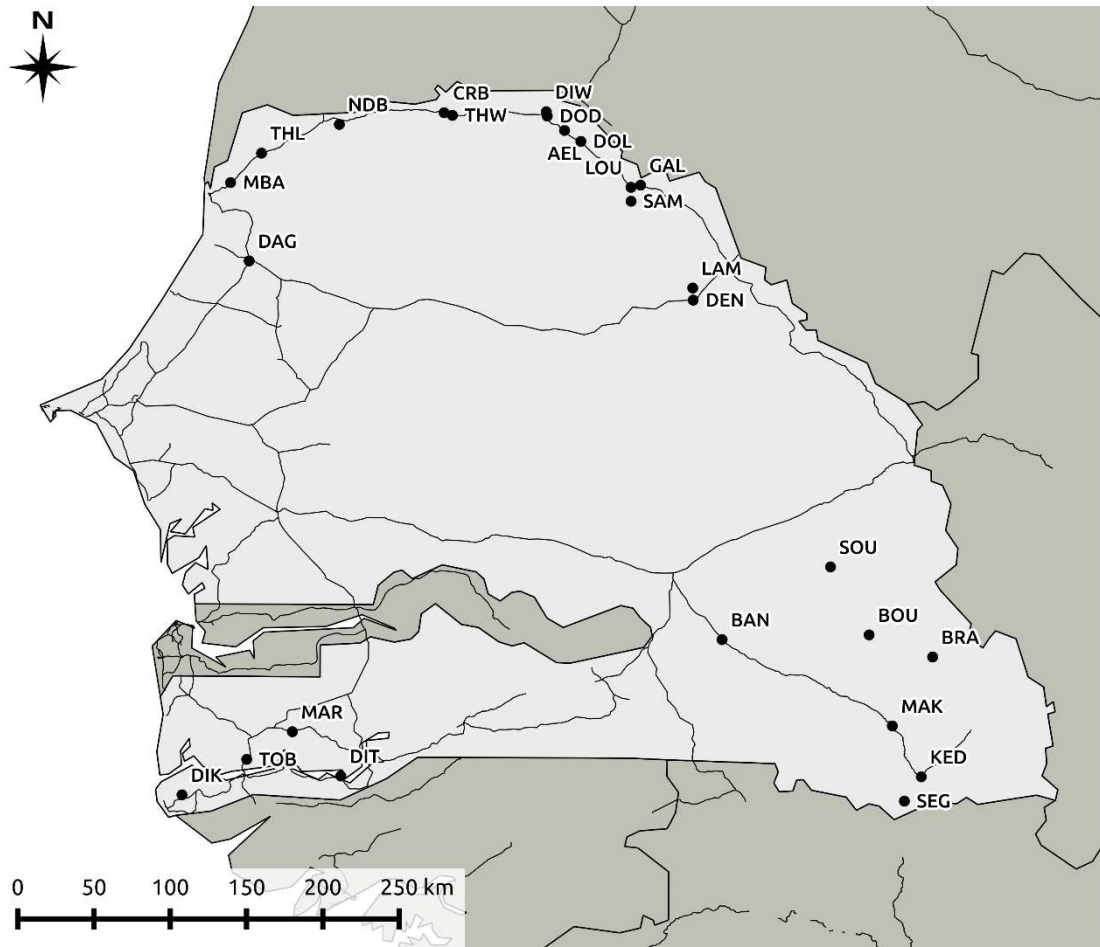


Figure 6 : Les différentes localités échantillonnées et investiguées au cours de l'étude sur les deux routes d'invasion (route nord pour la souris domestique, route sud pour le rat noir). Les codes utilisés pour identifier les localités réfèrent à ceux utilisés dans les tableaux 1 et 2.

Ce dispositif permet d'envisager des comparaisons à l'échelle des communautés et des populations des rongeurs hôtes. Comparer les populations des aires anciennement et récemment envahies pour les rongeurs exotiques apparaît comme la façon la plus adéquate d'évaluer les hypothèses liant parasitisme et succès d'invasion. Une comparaison entre les populations exotiques en cours d'expansion et leurs populations d'origine situées à l'extérieur de l'Afrique aurait été clairement inadaptée dans ce contexte. En effet, bien que les informations historiques et moléculaires suggèrent des origines ouest-européennes pour les rongeurs envahissants au Sénégal (voir section 2.1), les véritables populations sources des introductions du rat noir et de la souris domestique au Sénégal n'ont pas encore été clairement identifiées. Par exemple, des données moléculaires sur des populations situées près des ports européens historiquement impliqués dans les relations avec les anciens comptoirs coloniaux (ex. Bordeaux et Marseille en France, Liverpool en Angleterre) manquent encore pour confirmer les origines françaises ou

britanniques des souris du Sénégal suggérées par de récentes analyses génétiques (Lippens et al. en révision). De plus, dans le cadre du test des hypothèses *enemy release*, *spill-over* ou *spill-back*, les signatures parasitologiques spécifiques aux populations européennes introduites ont pour la plupart probablement disparu dans les populations de souris introduites au Sénégal au cours des siècles derniers. Confronter, le long d'un même gradient, les patrons d'infestation des populations non-natives en cours d'expansion à ceux de leurs congénères établies depuis une longue période permet donc de se prémunir d'un certain nombre de biais potentiels liés au référentiel utilisé pour les comparaisons.

III.2 Le piégeage et les prélèvements biologiques des rongeurs

Les sessions de capture des rongeurs natifs et exotiques se sont déroulées en mars-avril 2013 (route d'invasion de la souris; une mission) et de novembre 2013 à février 2014 (route d'invasion du rat ; trois missions). J'ai participé à deux de ces missions d'échantillonnage. Le dispositif utilisé sur chacune des deux routes d'invasion pour piéger et autopsier des rongeurs est analogue à celui décrit par Dalecky *et al.* (2015) en milieu commensal (cf. **Annexe I**). L'objectif était de capturer au minimum 20 rongeurs adultes par localité et par espèce de rongeurs hôtes. Cet objectif n'a pas toujours été atteint pour les espèces natives au bout des 4 nuits de piégeage (au maximum) réalisées dans une même localité (voir paragraphe suivant). Différents prélèvements d'organes et de tissus ont été effectués sur les rongeurs autopsiés ; dans le cadre de mon étude des communautés de parasites, les prélèvements d'intérêt sont le tube digestif (pour les helminthes gastro-intestinaux) et la rate (pour les bactéries pathogènes). Les informations sur les données de captures des rongeurs sont synthétisées par localité et par route d'invasion dans les **tableaux 1 et 2**.

Comme attendu au début de cette étude, les localités anciennement envahies sont essentiellement dominées par les rongeurs envahissants (rats noirs ou souris domestiques selon la route d'invasion considérée). Sur la route d'invasion de la souris domestique, trois des quatre localités échantillonnées ne possédaient même que de la souris domestique, les rongeurs natifs ayant été exclus des habitats commensaux (la quatrième localité ne contenait qu'un individu *Arvicanthis niloticus*). Sur la route d'invasion du rat noir par contre, une vingtaine d'individus de l'espèce native dominante (avant les invasions du rat et de la souris) *Ma. erythroleucus* ont été capturés dans les zones d'invasion ancienne.

Tableau 1 : Effectifs des rongeurs capturés dans les différentes localités échantillonnées (codes correspondants) sur la route d'invasion de la souris domestique au Sénégal.

Localités	<i>A. niloticus</i>	<i>Crocidura</i> sp.	<i>Ma. erythroleucus</i>	<i>M. m. domesticus</i>
Aere Lao (AEL)	0	0	22	51
Croisement Boube (CRB)	1	0	3	45
Dagathie (DAG)	0	0	0	30
Dendoudi (DEN)	3	0	28	18
Diomandou Walo (DIW)	1	0	14	0
Dodel (DOD)	0	0	33	24
Doumnga Lao (DOL)	1	0	45	0
Galoya (GAL)	5	0	14	76
Lambago (LAM)	1	0	23	0
Lougue (LOU)	2	1	26	28
Mbakhana (MBA)	0	0	0	30
Ndombo (NDO)	1	0	0	23
Sare Maounde (SAM)	31	0	9	0
Thiewle (THW)	0	0	34	0
Thilene (THI)	0	0	0	26

Tableau 2 : Effectifs des rongeurs capturés dans les différentes localités échantillonnées (codes correspondants) sur la route d'invasion du rat noir au Sénégal.

Localités	<i>A. niloticus</i>	<i>Crocidura</i> sp.	<i>Ma. erythroleucus</i>	<i>Ma. natalensis</i>	<i>M. m. domesticus</i>	<i>Praomys daltoni</i>	<i>R. rattus</i>
Badi Nieriko (BAN)	0	38	14	0	0	1	74
Boutougoufara (BOU)	1	4	21	0	0	5	40
Bransan (BRA)	1	3	6	33	0	1	0
Diakene-Wolof (DIK)	0	0	8	0	0	1	30
Diattacounda (DIT)	0	8	16	0	0	1	35
Kedougou (KED)	0	7	0	26	0	0	34
Mako (MAK)	0	0	0	48	0	4	0
Marsassoum (MAR)	0	7	3	0	0	2	29
Segou (SEG)	0	0	0	26	0	5	0
Soutouta (SOU)	10	11	12	0	0	1	26
Tobor (TOB)	0	8	1	0	0	4	29

Dans les zones d'invasion récente, on retrouve comme attendu des espèces natives co-existant avec le rat ou la souris ; ces espèces natives étaient majoritairement du genre *Mastomys* (*Ma. erythroleucus* ou *Ma. natalensis*), sauf à Badi Nieriko où ce sont les crocidures qui représentent la communauté native la plus importante numériquement. Dans ces localités mixtes, ce sont toujours les rongeurs exotiques qui présentent les plus fortes données d'abondances. La localité Croisement Boubé sur la route d'invasion de la souris domestique représente un cas extrême de cette situation ; en effet, seulement quatre rongeurs sur la cinquantaine qui y ont été capturés sont des natifs, témoignant ainsi de la rapide exclusion consécutive à l'arrivée pourtant très récente de la souris. Enfin, dans les zones non encore envahies, aucun rongeur exotique n'a été capturé. Sur la route d'invasion du rat noir, les deux espèces natives dominantes *Ma. erythroleucus* et *Ma. natalensis* ne sont presque jamais retrouvées au sein d'une même localité (uniquement à Bransan). Ainsi, on retrouve de manière quasi-exclusive *Ma. natalensis* dans les localités du sud-est du pays où le rat noir n'est pas encore installé.

IV- L'identification des parasites

Une identification précise des parasites est un préalable fondamental pour tester les hypothèses reliant parasitisme et invasion, comme mis en évidence par plusieurs travaux (Hartigan *et al.*, 2011). En effet, évaluer si les hôtes natifs et invasifs partagent les mêmes parasites sur le front d'invasion est au cœur de l'évaluation des hypothèses de *spill-over* et de *spill-back* par exemple. Certains taxons parasites sont cependant difficiles à identifier et/ou présentent une taxonomie ambiguë (Thomsen *et al.*, 2010). Les identifications des helminthes gastro-intestinaux s'appuient essentiellement sur des méthodes morphologiques, tandis que la détection/identification des taxons bactériens s'est longtemps basée sur des techniques spécifiques au genre ou à l'espèce. Ces méthodes, dans un contexte d'étude d'invasions biologiques où (i) le nombre d'individus à analyser et (ii) la diversité des parasites associés peuvent être très importants, peuvent vite s'avérer insuffisantes (Razzauti *et al.*, 2015). Les méthodes NGS (Next-Generation Sequencing) combinées aux approches bioinformatiques offrent l'opportunité de pouvoir **détecter** et **identifier** simultanément un nombre important d'individus parasites. Contrairement aux approches classiques de détection individuelle et spécifique des parasites, ces nouvelles méthodes ne nécessitent pas d'avoir des attendus sur l'identité des parasites recherchés au sein d'une communauté.

Au cours de ma thèse, je me suis d'abord focalisé sur l'identification morphologique des communautés d'helminthes, en collaboration avec Alexis Ribas (systématicien, Université de Barcelone). Les helminthes récoltés dans chaque partie du tube digestif (estomac, intestin grêle, gros intestin et caecum) ont été isolés par morphotype et analysés individuellement au microscope sur la base de leurs caractères morphologiques et anatomiques à l'échelle la plus fine possible (genre ou espèce). J'ai ainsi analysé le tube digestif de 945 rongeurs. Quasiment le tiers de ceux-ci était infestés, et chaque tube digestif pouvait contenir jusqu'à plusieurs centaines de nématodes, ainsi que des cestodes. Pour chaque taxon identifié morphologiquement dans chaque catégorie de localité et sur chaque espèce hôte, j'ai aussi participé à la réalisation de séquençages Sanger sur les gènes CO1 (pour les nématodes) et NAD1 (pour les cestodes) afin de compléter/certifier les résultats obtenus via l'identification morphologique initiale. Au final, cette partie de mon étude a permis de montrer l'existence de 19 taxons d'helminthes présents concomitamment ou spécifiquement chez *M. m. domesticus*, *R. rattus* et *Mastomys* spp. (cf. **chapitre 2, article II**).

L'identification des communautés d'helminthes gastro-intestinaux des rongeurs commensaux via une approche NGS n'apparaissait pas ici indispensable, au vu du coût et des efforts requis, pour plusieurs raisons: (i) la richesse spécifique au sein d'un individu hôte excédait rarement plus de trois taxons, et les co-infections d'une partie du tube digestif par des espèces très proches étaient assez rares; (ii) l'identification des individus parasites uniques par NGS posait problème car le retour aux caractéristiques morphologiques était souvent impossible si l'individu avait été inclus en entier dans le pool à séquencer; (iii) les étapes de tri préliminaire mettaient en évidence des morphotypes déjà bien distincts et dont l'identification moléculaire de quelques individus permettaient d'établir sans ambiguïté l'identité.

Cependant, dans un contexte plus large d'étude des communautés d'helminthes sur les rongeurs africains, nous avons voulu tester la faisabilité et l'intérêt d'une identification par métabarcoding des communautés de nématodes. L'idée était de séquencer massivement et simultanément l'ensemble des nématodes d'un tube digestif par une technologie de séquençage haut-débit du gène CO1. A cette fin, nous avons adapté un protocole NGS (Illumina MiSeq), présenté dans l'**annexe I** de ma thèse. Le principe est d'analyser tous les nématodes infectant les différentes parties du tube digestif d'un rongeur, en mélangeant leur ADN dans un même pool qui sera ultérieurement séquencé. Pour valider nos résultats, nous pouvions nous baser sur les identifications morphologiques et/ou moléculaires (Sanger) préalablement réalisées sur les nématodes issus de nos échantillonnages. Nous avons ainsi séquencé 6 pools de 2 à 4 taxons de

nématodes sur deux runs. Après analyse bioinformatique des données (coll. Jean-François Martin, CBGP), les résultats obtenus ne sont pas encourageants. Certains taxons sont fréquemment détectés dans des échantillons dont ils sont absents (e.g., *Aspiculuris africana*), d'autres sont très rarement voire jamais détectés alors qu'ils sont présents (eg., *Trichuris muris*). Des approches similaires réalisées par des collègues sur d'autres types de communautés parasitaires (e.g., bactéries : Galan et al. en prep.) montrent la nécessité d'inclure dans le métabarcoding plus de contrôles positifs et négatifs pour pouvoir interpréter les données haut-débit générées.

Pour les bactéries, une approche de NGS (Razzauti *et al.*, 2015) basée sur le métabarcoding du gène 16S a été mise en oeuvre par des collègues de mon laboratoire d'accueil (Galan et al. en préparation) sur les tissus de rongeurs obtenus lors des échantillonnages liés à ma thèse. Elles ont montré l'occurrence de 13 genres bactéries potentiellement zoonotiques sur la souris, xx sur le rat et xx sur Mastro (cf. **chapitre 2, article II**). J'ai travaillé directement sur les données de présence/absence obtenues après traitement bioinformatique pour effectuer mes analyses d'écologie des communautés.

CHAPITRE 2 :
ROLE DES PARASITES DANS LE SUCCES
D'INVASION DU RAT NOIR ET DE LA
SOURIS DOMESTIQUE AU SENEGAL

I- Introduction, hypothèses et objectifs spécifiques de l'étude

Depuis un peu plus d'une décennie, plusieurs auteurs se sont intéressés au rôle joué par les parasites dans les invasions biologiques (e.g., Dunn, 2009). Trois grands mécanismes liés à l'absence ou la présence de ces parasites dans les aires d'introduction ont été définis et examinés dans la littérature : l'*enemy release* (relâchement de la pression parasitaire), le *spill-over* (transfert de parasites exotiques vers des hôtes natifs) et le *spill-back* (amplification des parasites natifs) (revues dans Prenter *et al.*, 2004 ; Dunn & Hatcher, 2015). Le terme *enemy* inclut les prédateurs, les herbivores et les parasites. Ciblant spécifiquement le rôle des parasites dans les invasions au cours de ma thèse, j'utiliserai par la suite le terme de *parasite release* comme un cas particulier de *enemy release*.

I.1 L'hypothèse de perte d'ennemis (parasite release)

Les espèces exotiques perdraient, durant le processus d'invasion, une partie au moins de leurs parasites présents dans leur zone d'origine (Mitchell & Power, 2003 ; Torchin *et al.*, 2003). Cette réduction de la pression parasitaire conférerait aux populations introduites un avantage compétitif important sur les communautés d'hôtes natives partageant les mêmes ressources (Dunn, 2009). Si les parasites d'origine des populations exotiques sont perdus durant le processus de colonisation, c'est (i) qu'ils n'ont pas pu atteindre le nouvel environnement (introduction stochastique de sous-populations non infectées, mort des hôtes infectés durant la phase d'arrivée), ou (ii) qu'ils ne sont pas parvenus à persister après leur arrivée (effet de la dérive écologique, faible densité d'hôtes, absence d'hôtes intermédiaires complétant le cycle de développement ou inadéquation avec les conditions environnementales locales) (revue dans Roy *et al.*, 2011).

Une espèce hôte peut bénéficier du relâchement des effets du parasitisme au cours de l'invasion de deux manières distinctes - et non nécessairement exclusives - en fonction de son niveau de résistance immunitaire contre les parasites perdus (Colautti *et al.*, 2004) (Colautti *et al.* 2004). Si l'espèce hôte possède une faible résistance contre ses parasites naturels, et est donc fortement régulée par ceux-ci, la perte de ces parasites durant le processus d'invasion entraînerait une augmentation directe de la survie, la fécondité, la biomasse et/ou d'autres paramètres démographiques ; on parle alors de **relâchement parasitaire régulateur**. Alternativement, si l'espèce hôte est immunitairement bien défendue contre les parasites naturels perdus au cours de l'invasion, le relâchement parasitaire résulterait en une réallocation des ressources utilisées initialement pour la défense vers d'autres traits de fitness ; on parle alors de **relâchement parasitaire compensatoire**. Conséquemment, si le **relâchement**

parasitaire régulateur a des conséquences écologiques immédiates sur les populations exotiques introduites, le **relâchement parasitaire compensatoire** a des effets évolutifs sur des échelles de temps plus importantes (Colautti *et al.*, 2004).

Cependant, la réduction de la pression parasitaire d'origine (et des contraintes associées) peut être plus ou moins rapidement compensée par l'acquisition de parasites locaux dans l'aire d'introduction et/ou la ré-infestation par les parasites d'origine suite à des introductions ultérieures d'hôtes non-natifs (Kelly *et al.*, 2009 ; Phillips *et al.*, 2010b ; Gendron *et al.*, 2012). Le temps au bout duquel les espèces introduites retrouvent des niveaux de parasitisme élevés au sein du milieu envahi apparaît extrêmement variable d'un cas d'invasion à l'autre, en fonction des caractéristiques de l'espèce exotique (ex. résistance immunitaire) et des facteurs biotiques et abiotiques de l'habitat envahi (références dans Gendron *et al.*, 2012).

La plupart des travaux effectués sur cette hypothèse de relâchement de la pression parasitaire peuvent être subdivisés en deux catégories (Colautti *et al.*, 2004): les études à l'échelle biogéographique (*i.e.* comparaisons entre populations natives/d'origine et populations introduites d'une même espèce hôte) et les études à l'échelle des communautés (*i.e.* comparaisons entre espèces natives et non-natives co-existant au sein d'une même communauté). Globalement, de nombreux travaux sur des espèces envahissantes animales et végétales abondent dans le sens d'une réduction des prévalences, abondances et/ou diversités parasitaires dans la région d'introduction comparativement à l'aire d'origine et/ou aux espèces natives de l'aire d'introduction (e.g., Blumenthal *et al.*, 2009 ; Lymbery *et al.*, 2010 ; Roche *et al.*, 2010).

L'hypothèse de *parasite release* en tant que facteur de succès des invasions biologiques peut apparaître, dans certains contextes, discutable. En effet, une perte de parasites peut réduire la compétition interspécifique pour les parasites restant au sein de l'hôte et mener à une augmentation de leur abondance et de leur impact (Lello *et al.*, 2004). De plus, la perte de parasites aux effets négligeables sur l'hôte peut n'avoir aucune incidence sur ses traits d'histoire de vie et/ou son investissement énergétique. Par exemple, il a été démontré que la perte de parasites floraux et foliaires par plusieurs plantes envahissantes nord-américaines n'avait visiblement aucune incidence significative sur leur expansion géographique post-établissement (Van Kleunen & Fischer, 2009). Un tiers des 106 études empiriques analysées par Jeschke *et al.* (2012) ont fourni des résultats ambigus à partir desquels les auteurs n'ont pu trancher sur l'effectivité de la perte de parasites comme un facteur favorisant le succès d'invasion. Par ailleurs, dans certains cas d'invasion réussie, les populations envahissantes possèdent des

communautés de parasites quantitativement plus importantes dans l'aire d'introduction que dans l'aire d'origine (e.g., Dare & Forbes, 2013).

Comme déjà susmentionné, plusieurs facteurs peuvent intervenir et interagir de manière complexe dans la construction d'un scénario d'invasion réussi. Ainsi, la réduction potentielle de la pression parasitaire accompagnant le processus d'invasion pourrait jouer un rôle très variable dans la détermination de son succès (Dare & Forbes, 2013). Alternativement, la présence de parasites (exotiques et natifs) dans l'aire d'introduction peut aussi être un facteur prépondérant dans le succès d'invasion des espèces exotiques envahissantes.

1.2 Les hypothèses de transferts de parasites (spill over et spill back)

Les parasites peuvent affecter la dynamique des compétitions inter-hôtes entre espèces natives et non-natives en impactant directement la densité et/ou les traits d'histoire de vie des hôtes (revue dans Dunn *et al.*, 2012). Les parasites interviennent ainsi dans la compétition apparente (*i.e.* interaction antagoniste entre deux espèces dans laquelle l'une impacte indirectement l'autre suite à l'intervention d'un ou de plusieurs ennemis naturels communs) entre espèces hôtes locales et exotiques. Une vulnérabilité différentielle entre les deux espèces concernées apparaît comme un préalable nécessaire; la moins vulnérable peut agir comme un réservoir et transmettre le parasite à l'espèce la plus vulnérable qui en sera directement affectée (Hudson & Greenman, 1998).

L'hypothèse de *spill-over* dit que certains parasites introduits avec les espèces exotiques pourraient être transmis aux communautés natives dans l'aire d'introduction (Taraschewski, 2006). Si ces dernières sont impactées significativement (ex. morbidité, mortalité), les parasites introduits peuvent être alors considérés comme des « armes biologiques » utilisées par les populations envahissantes contre leurs potentielles rivales natives (Strauss *et al.*, 2012), de manière analogue aux « armes biochimiques » utilisées par les plantes pour faciliter leur établissement (e.g., Callaway & Ridenour, 2004). Dans le cadre de cette hypothèse, les parasites introduits auraient de faibles effets pathogéniques sur leurs hôtes exotiques, du fait d'une coévolution ancienne, mais des effets néfastes sur les hôtes natifs avec qui ils n'ont pas co-évolué ; c'est la théorie du *syndrome de l'hôte naïf* (Mastitsky *et al.*, 2010). Cette hypothèse est quelque peu contestée, notamment parce qu'il n'y a *a priori* pas de raison évidente de prédire une issue d'infection inéluctablement plus sévère chez certaines catégories d'hôtes uniquement parce qu'ils sont immunitairement naïfs pour un parasite rencontré (revue dans Lymbery *et al.*, 2014). Cependant, force est de constater que l'introduction et la diffusion de parasites aux effets

catastrophiques sur les populations natives a été démontrée dans de nombreuses études sur différentes espèces exotiques (revue dans Strauss *et al.*, 2012).

Alternativement, les espèces non natives, une fois introduites, peuvent acquérir des parasites locaux. L'augmentation de la diversité des communautés d'hôtes suite à l'introduction des populations non-natives peut altérer profondément l'épidémiologie des parasites natifs. Si les hôtes exotiques sont tolérants et compétents pour les parasites acquis, elles peuvent agir comme des hôtes réservoirs et accroître l'abondance des stades infectieux dans l'environnement envahi ; la conséquence étant une amplification de l'intensité du parasitisme au sein des populations locales, c'est l'hypothèse de **spill-back** (Kelly *et al.*, 2009). Dans le même ordre d'idée, il apparaît également plausible qu'une espèce hôte nouvellement introduite puisse permettre ou faciliter la prolifération de parasites précédemment introduits avec une autre espèce envahissante (e.g., Kelehear *et al.*, 2013). Le déséquilibre des relations entre populations d'hôtes et maladies endémiques, souvent associé aux perturbations récurrentes comme les introductions d'espèces, peut ainsi promouvoir l'émergence ou la ré-émergence de pathologies locales (Rachowicz *et al.*, 2005). Cependant, l'acquisition de parasites locaux par l'espèce envahissante peut avoir des issues différentes que le **spill-back**. En effet, l'hôte envahissant peut ne pas être suffisamment compétent pour assurer la transmission des parasites natifs nouvellement acquis et représenter donc un cul-de-sac pour ces parasites ; la transmission et l'abondance des parasites dans l'environnement envahi peut ainsi décroître, au profit des hôtes natifs (effet de dilution ; Johnson *et al.*, 2013b). Une autre possibilité est que les hôtes non natifs ne soient pas assez tolérants et les parasites acquis deviennent létaux pour eux ; ceci constituerait alors un avantage compétitif considérable pour les hôtes natifs. Contrairement à l'hypothèse de **spill-over**, il y a beaucoup moins d'exemples concrets et convaincants de **spill-back** dans la littérature (Kelly *et al.*, 2009). On peut néanmoins citer le cas probant de l'invasion des artémies (*Artemia* spp.) en France qui auraient été facilitées par des microsporidies natives (Rode *et al.*, 2013).

I.3 Des limites aux études réalisées

Jusqu'à présent, les travaux étudiant le rôle des parasites dans le succès d'invasion des vertébrés se sont rarement placés dans le contexte des communautés d'hôtes et de parasites. Les recherches se sont plutôt centrées sur un système comprenant deux espèces hôtes (*i.e.* une native et une exotique) et un taxon parasite (références dans Johnson *et al.*, 2008). Pourtant, les organismes hôtes sont probablement infectés par une multitude de taxons parasites interagissant

potentiellement entre eux (Pedersen & Fenton, 2007). Se focaliser sur une espèce ou un genre précis de parasite peut conduire à la non détection de parasites insoupçonnés ou inconnus (Razzauti *et al.*, 2015), mais dont l'effet sur le processus d'invasion peut être crucial. En outre, les résultats de plusieurs travaux ont mis en évidence l'importance d'une identification précise des parasites impliqués dans une invasion biologique ; cependant, ce n'est pas toujours le cas dans les travaux réalisés (Hartigan *et al.*, 2011), certains taxons étant extrêmement difficiles à identifier ou possédant des taxonomies ambiguës (Thomsen *et al.*, 2010). Par ailleurs, un autre biais important des études réalisées sur les relations parasites-invasions concerne les modèles utilisés ; en effet, les travaux se sont majoritairement concentrés, jusqu'à présent, sur des plantes (e.g., Blumenthal *et al.*, 2009) et des invertébrés (Ross *et al.*, 2010), très probablement parce c'est avec ces modèles que de grandes tailles d'échantillons peuvent être obtenues assez aisément (Dare & Forbes, 2013). Quelques études récentes ont néanmoins ciblé des modèles vertébrés (Marr *et al.*, 2008 ; Roche *et al.*, 2010 ; Marzal *et al.*, 2011 ; Lacerda *et al.*, 2013). Une critique supplémentaire et récurrente dans les études liant parasitisme et succès d'invasion est le choix du référentiel utilisé pour les comparaisons biogéographiques faites sur les communautés de parasites : typiquement, du fait du manque d'informations et de données sur les routes et histoires d'invasion, les populations introduites sont rarement comparées directement avec leur véritable population source dans l'aire d'origine, conduisant à des estimations et conclusions probablement biaisées sur les communautés de parasites des populations hôtes examinées (Galbreath *et al.*, 2010).

I.4 Les objectifs de l'étude et les approches menées

L'objectif de mon étude est d'évaluer, sur les routes d'invasion de la souris domestique et du rat noir au Sénégal, si les patrons de structuration des communautés de parasites sont conformes aux attendus des trois hypothèses majeures reliant parasitisme et succès d'invasion. Ainsi,

- (i) sous l'hypothèse de *parasite release*, on s'attend à observer une diminution de la pression parasitaire (diversité, occurrence, abondance) dans les populations exotiques au cours de l'invasion (*i.e.* populations de l'espèce exotique du front d'invasion moins parasitées que celles des localités dans l'aire d'invasion ancienne) ;
- (ii) sous l'hypothèse de *spill-over*, on s'attend à retrouver, dans les populations des espèces natives en contact avec les hôtes exotiques sur le front d'invasion, des parasites introduits par ces hôtes exotiques ;

- (iii) sous l'hypothèse de *spill-back*, on s'attend à observer une amplification significative des parasites natifs (médiée par les espèces envahissantes) dans les populations d'hôtes natifs du front d'invasion, comparativement aux populations de ces hôtes dans les régions non envahies.

Mon travail se base sur des routes d'invasions bien définies et cible deux communautés de parasites : les helminthes gastro-intestinaux (macroparasites) et les bactéries pathogènes de la rate (microparasites). Des outils morphologiques et moléculaires ont été employés afin de maximiser la probabilité de détection et le niveau d'identification des parasites (cf. **chapitre 1**, section 4). Pour chacun des taxons hôtes étudiés, j'ai utilisé des approches comparatives, via des analyses multivariées et des modèles linéaires généralisés, entre les différentes catégories de localités définies par rapport à l'invasion. J'ai évalué si les patrons de diversité, d'abondance et de prévalence des parasites sont statistiquement corrélés au statut d'invasion des localités échantillonnées, aux caractéristiques environnementales des milieux étudiés et/ou à des traits particuliers de l'hôte.

Ces travaux sont présentés dans deux articles actuellement en préparation. Le premier se focalise sur les communautés d'helminthes gastro-intestinaux et le second s'intéresse aux communautés de bactéries pathogènes de la rate. La méthodologie utilisée est volontairement similaire sur les deux communautés de parasites étudiées de manière à pouvoir confronter les tendances et les résultats obtenus.

II- Article I. Influence de la communauté d'helminthes sur les invasions du rat et de la souris au Sénégal

Parasites and invasions: do gastrointestinal helminth communities influence the spread success of house mouse and black rat in Senegal?

C. Diagne, A. Ribas Salvador, N. Charbonnel, A. Dalecky, C. Tatard, P. Gauthier, V. Haukisalmi, O. Fossati, K. Bâ, M. Kane, Y. Niang, M. Diallo, A. Sow, S. Piry, M. Sembène & C. Brouat

En préparation pour *Ecology*

Résumé

L'objectif de cet article est de déterminer le rôle potentiel des communautés d'helminthes parasites gastro-intestinaux dans le succès d'invasion du rat noir (*R. rattus*) et de la souris domestique (*M. m. domesticus*) au Sénégal. Nous avons testé si, le long de chaque route d'invasion étudiée, les patrons de structure de ces communautés de parasites correspondent aux attendus des hypothèses *parasite release* (perte des parasites d'origine par les rongeurs envahissants au cours de l'invasion), *spill-over* (transfert de parasites exotiques aux rongeurs natifs) et/ou *spill-back* (amplification des parasites natifs par les rongeurs exotiques). Des approches comparatives - via des modèles linéaires généralisés et des analyses multivariées - ont été utilisées pour comparer d'un côté les populations exotiques, et de l'autre les populations natives. Pour les deux espèces exotiques, nos résultats sont conformes aux attendus de l'hypothèse *parasite release*, aussi bien à une échelle globale (prévalence globale et richesse spécifique intra-hôte) que spécifique (prévalence et/ou abondance de *Aspiculuris tetraptera* chez *M. m. domesticus* et *Hymenolepis diminuta* chez *R. rattus*) le long de chaque gradient d'invasion. Alternativement, aucun signal compatible avec les hypothèses de *spill-over* et *spill-back* n'ont été trouvés. Attester l'effet de cette perte de parasites sur le succès d'invasion du rat noir et de la souris domestique nécessite des approches expérimentales afin de déterminer si les helminthes perdus par le rat et la souris ont réellement des effets sur la fitness et/ou les traits d'histoire de vie de ces rongeurs dans les aires d'invasion ancienne.

Parasites and invasions: do gastrointestinal helminth communities influence the spread of house mouse and black rat in Senegal?

Christophe Diagne^{1,2,3}, Alexis R. Salvador^{1,4}, Nathalie Charbonnel⁵, Ambroise Dalecky⁶, Caroline Tatar⁴, Philippe Gauthier¹, Voitto Haukisalmi⁷, Odile Fossati¹, Khalilou Bâ², Mamadou Kane², Youssou Niang², Mamoudou Diallo², Aliou Sow², Sylvain Piry⁴, Mbacké Sembène^{2,3} & Carine Brouat¹

¹ Ird, CBGP (UMR INRA / IRD / Cirad / Montpellier SupAgro), Campus International de Baillarguet, Montferrier sur Lez, France

² Ird, CBGP (UMR INRA / IRD / Cirad / Montpellier SupAgro), Campus ISRA/IRD de Bel Air, Dakar, Senegal

³ Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences et Techniques, Université Cheikh Anta Diop (UCAD), BP 5005 Fann, Dakar, Senegal

⁴ Laboratory of Parasitology, Faculty of Pharmacy, University of Barcelona, Avda Diagonal s/n, 08028 Barcelona, Spain

⁵ Inra, CBGP (UMR INRA / IRD / Cirad / Montpellier SupAgro), Campus International de Baillarguet, Montferrier sur Lez, France.

⁶ Laboratoire Population Environnement Développement (UMR LPED AMU/IRD), 3 place Victor Hugo, Marseille, France

⁷ Finnish Museum of Natural History Luomus, P. Rau-tatiekatu 13, 00014 University of Helsinki, Finland.

Correspondence: Christophe Diagne: e-mail: chrisdiagne89@hotmail.fr

Abstract

Why some exotic species become widespread and abundant in the colonized range is a fundamental issue that still needs addressing in invasion science. Newly established host populations may benefit of an "enemy release" through impoverishment of their original parasite communities. Moreover, competing native hosts can be affected by acquiring exotic taxa from invaders (parasite spill-over) and/or by invader-related increased transmission risk of native parasites (parasite spill-back). Along one invasion route for each invasive species, we focused on gastrointestinal helminth communities to determine whether these predictions could explain the ongoing invasion success of the commensal house mouse (*Mus musculus domesticus*) and the black rat (*Rattus rattus*) in Senegal to the detriment of native *Mastomys* spp. For both invasive species, our results were consistent with the predictions of the enemy release hypothesis, with a lower helminth overall prevalence, individual species richness and specific prevalence/abundance (*Aspicularis tetraptera* in *M. m. domesticus*, *Hymenolepis diminuta* in *R. rattus*) along the invasion gradients. Conversely, we did not find any evidence of helminth spill-over or spill-back in invasion fronts, where native and invasive rodents co-occurred. Further experimental research is needed to determine whether and how the loss of helminth taxa along invasion routes may result in any advantageous effects on host fitness and life-history traits.

Keywords: *Mus musculus domesticus*; *Rattus rattus*; biological invasions; gastrointestinal helminths; enemy release; spill-over; spill-back; community structure.

1. INTRODUCTION

Biological invasions (also called bioinvasions) have long been of interest for the scientific community. Besides their many impacts on ecosystems (Ehrenfeld 2010), public health (Mazza et al. 2014) and economy (Finnoff et al. 2007), bioinvasions are opportunities to study evolutionary processes over contemporary timescales in environments increasingly affected by climate changes, pollution and habitat fragmentation (Sax et al. 2007). Within the last years, considerable progress has been made to understand the forces and factors that influence the first stages (e.g., introduction and establishment of exotic species) of the invasion process, with a focus on propagule pressure and the diversity of colonizing populations (Simberloff 2009, Rius and Darling 2014). However, the reasons why some exotic populations achieve expansion in their introduction range remain still unclear (Perkins et al. 2008).

Parasitism has been suggested to be one of the key mechanisms underlying spread success of invading organisms (Prenter et al. 2004, Dunn 2009). Indeed, infectious organisms (macroparasites, pathogens, parasitoids, etc.), hereafter referred as “parasites”, are likely to have a powerful influence on their host population dynamics, either directly through high regulatory effects, or indirectly by exerting strong selection pressures on host life-history traits (Phillips et al. 2010). In invaded communities, parasitism may thus have strong consequences on competitive outcomes with native species, to the benefit of the exotic host (Dunn et al. 2012).

Three major and not mutually exclusive parasite-related biological mechanisms have been emphasized to explain invasion success. By far the most evocative and documented one is the enemy release (ER) hypothesis, which states that invasive species may benefit in their introduced range from the escape of their co-evolved parasites that controlled them in their origin area (Mitchell and Power 2003, Torchin et al. 2003). This loss of parasite may result in positive changes to host fitness that may facilitate the settlement and spread of the exotic species (Blumenthal et al. 2009). The spill-over (SO) hypothesis states that exotic hosts may be vectors of introduction of some of their parasites, these latter being likely to have severe negative impacts on naive hosts of the introduction area (Taraschewski 2006, Strauss et al. 2012). Finally, the spill-back (SB) hypothesis states that introduced species may be competent hosts for local parasites of the introduced area by chance, leading to increased density of infective stages in the environment at the expense of native hosts (Kelly et al. 2009).

Despite a burgeoning interest on parasitism-related invasion processes in the scientific literature over the last decade, several gaps were recently highlighted (Kelly et al. 2009, Heger and Jeschke 2014). First, studies focusing on natural populations relied still too rarely on the identification of invasion pathways, although it was recognized as a critical step to design

reliable sampling strategies and robust comparative analyses (Miura 2007, Muirhead et al. 2008). Also, most studies involved the exotic host and one parasite group or even one parasite species (Johnson et al. 2008), although the complexity of the factors involved would often require a detailed understanding of the interactions at the scale of host and parasite communities (Telfer and Bown 2012). As a corollary, parasite data on native hosts were much scarcer (e.g. whether parasites are native or introduced), as native parasites have often been considered as unimportant in the invasion context (Kelly et al. 2009).

The black rat (*Rattus rattus*) and the house mouse (*Mus musculus domesticus*) are major invasive species (Global Invasive Species Database-<http://www.issg.org/database/>) originating from the Indian peninsula, which made use of human migration to expand their distribution range worldwide (Aplin et al. 2011, Bonhomme et al. 2011). Both taxa can have dramatic ecological, economic and sanitary impacts in their introduced range (Morand et al. 2015). Several studies documented their impact on indigenous faunas through the way of parasites (Smith and Carpenter 2006, de Bruyn et al. 2008, Wyatt et al. 2008, Harris 2009), indicating that *R. rattus* and *M. m. domesticus* may be suitable biological models to study the relationships between parasitism and invasion success. In Senegal (West Africa), both taxa are nearly exclusively commensal, with distribution areas covering now much of North and Central Senegal for *M. m. domesticus* and much of South Senegal under Gambia River for *R. rattus* (Figure 1). Historical records (Duplantier et al. 1991, Dalecky et al. 2015) and molecular analyses (Konecny et al. 2013, Lippens et al. In revision) showed that *M. m. domesticus* and *R. rattus* were first brought to Senegalese coasts by European explorers and settlers, where they remained in villages and towns until the beginning of the 20th century. The ongoing expansion of both taxa further inland occurred only recently thanks to the development of human activities, resulting in the extirpation of native rodents (mostly *Mastomys* species) from commensal habitats beyond their invasion front (Duplantier 1997, Dalecky et al. 2015).

Our study took advantage of this natural design to test some expected outcomes of the hypotheses relating invasion success and parasitism. We focused on the comparison of gastrointestinal helminth communities, which were found to be highly diversified in African rodents (Brouat et al. 2007, Sall-Dramé et al. 2010), between natural populations of native and invasive rodents sampled in anciently invaded, recently invaded and non-invaded localities distributed along well-described invasion routes. Using an integrative framework combining systematics and community ecology, we expected to detect a loss of parasites by invasive taxa along their invasion route under the ER hypothesis, and an increase of parasitism in native rodents when they co-occurred with invasive ones under the SO or SB hypotheses.

2. MATERIALS AND METHODS

Ethics statement

Trapping campaigns within villages and private properties was systematically realized with prior explicit agreement from adequate institutional, traditional and familial authorities. All animal treatment and sacrifice procedures were carried out following the American Society of Mammologist ethical guidelines (Sikes et al. 2011). The transfer of worm samples from Dakar to Montpellier was realized according to the relevant requirements of the Senegalese and French legislations.

Rodent sampling

Fieldwork was conducted inside human dwellings along an invasion route for each invasive species (Figure 1). It was carried in March-April 2013 for *M. m. domesticus* and from November 2013 to February 2014 for *R. rattus*. We used data from historical inventories, ecological surveys (Dalecky et al. 2015), and recent molecular analyses (Konecny et al. 2013, Lippens et al. In revision), to define three categories of localities describing the invasion status: (i) localities of long-established invasion on the west coast, where invasive rodents have settled since centuries and are highly dominant or even single commensal species present; (ii) recently invaded localities (*i.e.* invasion front), where invasive rodents have settled for less than 30 years and occur currently in sympatry with native rodent species; and (iii) non-invaded localities, where invasive rodents have never yet been recorded previously. For each category of invasion status, three to six localities were sampled (Figure 1). The detailed description of the standardized rodent trapping protocol used here was provided in (Dalecky et al. 2015). Briefly, we set at least 120 traps (two traps per house, with sampled houses chosen to cover a major part of the inhabited area) on one to three nights, in order to ensure that 20 adult rodent per species were caught in each locality. Rodents were captured alive and sacrificed by cervical dislocation, weighted to the nearest 0.5 g, sexed and dissected. Finally, individual digestive tract was removed, unrolled and individually placed in plastic universal containing 95% ethanol until examination. Rodent age was determined on the basis of body weight and/or reproductive status as suggested by (Granjon and Duplantier 2009). Rodent identification was based on morphometric and genetics (ZFY2 gene-based RFLP for identification at the subspecies level for *M. musculus*; cytochrome b gene-based RFLP for species characterisation in *Mastomys* genus) tools.

Environmental characterisation of sampled localities

Each sampled locality was characterised using several parameters. First, climatic data were compiled on the period 1997-2012 from local weather stations. They involved temperatures in degrees Celsius (for each year monthly mean, mean minimum and maximum, daily minimum and maximum; available on <http://www.ncdc.noaa.gov/cdo-web/datasets>) and rainfall in millimetres (for each year: annual accumulative, accumulative, monthly minimum and maximum rainfall in rainy season; available on <http://richardis.univ-paris1.fr/precip/rainser1.html>). Second, the commensal habitat characteristics were assessed by the building material (sand, banco, cement, sheet metal) of each part of the houses sampled (floor, wall, ceiling), the dwelling type (room, shop, store, kitchen) and the inhabited surface area (in square meters) of each village, calculated using Satellite images in Google Earth.

Helminth collection and identification

Each section of the rodent digestive tract (stomach, small intestine, large intestine and caecum) was individually investigated for helminth contents. The worms collected for each individual rodent were carefully removed and counted, then isolated by morphotype in 95% alcohol. We used both morphological and molecular approaches as diagnosis tools in order to ensure accurate helminth identification at the most precise taxonomic level. Morphological identification was firstly carried out using conventional microscopy and key identifications (Chaisiri et al. 2012). At least one specimen of each taxon identified per rodent species and invasion status was then sequenced for a mitochondrial marker that was previously used to perform helminth molecular identifications: Cytochrome Oxidase 1 (CO1) for nematodes (Cross et al. 2006) and Nicotinamide Adenine Dinucleotide subunit 1 (NAD1) for cestodes (Timothy et al. 2008). For this purpose, total DNA was extracted from the mid-body region of individual helminths, with the anterior and posterior regions retained in 95% ethanol to complete the morphological examination if necessary. DNA extraction was achieved using the DNeasy blood and tissue Kit (Qiagen) according to manufacturer's instructions slightly modified with a final elution of 200µl of AE buffer. Tissue samples were digested in 180µl of lysis buffer with 20µl of proteinase-K incubated at 56°C overnight. PCR amplifications were performed using the primers 5'-TTGRTTTTTTGGTCATCCTGARG-3' and 5'-WSYMACWACATAATAAGTATCATG-3' for CO1, and 5'-GGNTATTSTCARTNTCGTAAGGG-3' and 5'-TTCYTGAAGTTAACAGCATCA-3' for NAD1, in 25 µl reactions containing 2 µl of DNA extract, 1X of Dream Taq buffer (included 2mM of MgCl₂), 0.2 mM of dNTP, 0.5 µM of each primer and 1 Unit of Dream Taq

(ThermoFischer). Cycling conditions in Mastercycler gradient (Eppendorf) were the following: 94 °C 3 min, followed by 40 cycles of 94 °C 30s, 50 °C 60s for CO1 and 55°C 60s for NAD1, 72 °C 90s, and a final extension at 72 °C 10 min. PCR products were run on a 1.5% agarose gel to ensure amplification and then sequenced in both direction by Eurofins MWG (Germany). Sequences obtained were processed (cleaning, assembling and alignment) then compared to public databases and a reference sequence base that we developed by sequencing helminth individuals of rodents from different West-African areas (Burkina Faso, Mali, Senegal) that had been already identified morphologically to the species level.

Data analyses

The analyses were carried out independently for each invasion route.

Environmental data. To evaluate whether environmental features differed between invasion statuses, we carried out Principal Component Analysis (PCA) independently on climatic and commensal habitat characteristics data with sampled localities as response variables, using 15-years mean values and their respective standard deviation for climatic features, and proportion data for commensal habitat characteristics (supplementary materials). In both cases, we kept only one variable in each set of highly correlated variables ($r > 0.75$). We then performed PCAs with the remaining variables and tested statistically the data group structuration using a Between/Within-groups Analysis (BWA) with Monte-Carlo tests (Dolédec and Chessel 1989, 1989). All the analyses were carried out using the package ade4 v1.4-16 (Dray and Dufour 2007) in R software v3.2.1 (R Development Core Team, 2015).

Helminth community structure. Using the software Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa et al. 2000), prevalence (*i.e.*, percentage of infected hosts) with 95% confidence interval (CI) following the Sterne's exact method (Reiczigel, 2003) and mean abundance of each helminth taxon were calculated per host species in each sampled locality (Table 2). The helminth community structure was assessed at the host individual level by the overall incidence (presence / absence of helminths per examined host whatever the helminth taxon), the specific incidence (presence / absence of a specific helminth per examined host), the specific abundance (number of individuals of a specific helminth per examined host including uninfected ones) and the individual richness species (number of helminth taxa found in one host) (Bush et al. 1997). On a dataset concerning only infected hosts, we then used PCA to investigate whether the helminth community was structured according to the species host and/or the invasion status along each invasion route. For testing invasion status, we considered 4 groups for avoiding a host-species

bias in admixture zones: A) invasive hosts in localities of long-established invasion, B) invasive hosts in localities of invasion front, C) native hosts in localities of invasion front and D) native hosts in non-invaded localities. The spatial structure was tested statistically using BWA. Only taxa showing prevalence > 5% in the dataset were selected for these analyses.

Testing factors affecting parasitism on invasion routes. We used Generalized Linear Models (GLMs) to analyse the variations in helminth communities along each invasion route, and evaluate whether they corresponded to some expected outcomes of the hypotheses relating parasitism and invasion. We conducted separate analyses for native and invasive rodent subsets, as the expected outcomes differed between both host categories. In invasive rodents, we expected to detect a loss of parasites along the invasion route (ER hypothesis); in native rodents, we expected to detect an increase of prevalence, abundance and/or diversity of parasites between non-invaded areas and invasion fronts due to parasite transmission because of co-occurrence with invasive rodents (SO and/or SB hypothesis). The analyses were performed for the following response variables: overall helminth incidence, helminth species richness, and specific incidence or abundance for helminth taxa that exhibited prevalence levels > 10% in the dataset. We initially considered a binomial distribution for incidence data and a Poisson distribution for abundance data and species richness, using then respectively quasibinomial and negative binomial distributions in case of overdispersion. The full models included individual host factors (sex and body mass), the invasion status of the locality (long-established vs invasion front localities for invasive hosts, invasion front vs not invaded localities for native hosts) and their pairwise interactions as possible predictors, as well as the coordinates of the first PCA axis of both climatic and habitat characteristics as environmental predictors unless strong association was graphically observed between climatic or commensal habitat characteristics and invasion status of the localities. Model selection was then performed from full models based on the Akaike information criterion with correction for samples of finite size (AICc). The most parsimonious model among those selected within two AIC units of the best model was chosen. *P-values* were obtained by stepwise model simplification using likelihood-ratio tests (Crawley 2007). The final models were validated by checking the model dispersion and ensuring normality, independence and variance homogeneity of the residuals (Crawley 2007). These analyses were performed using MuMIn v1.15.1 (Bartoń, 2015) and lme4 v1.1-8 (Bolker, 2015) R packages.

3. RESULTS

A total of 752 rodents belonging to 3 species (268 *M. m. domesticus* and 169 *Ma. erythroleucus* on the mouse invasion route; 193 *R. rattus*, 29 *Ma. erythroleucus* and 93 *Ma. natalensis* on the rat invasion route) were collected in the 25 sampled localities (Figure 1). Table 1 showed the numbers of rodents analysed per host species in each sampled locality for each invasion route. In localities of long-established invasions, only invasive rodents were captured, with the exception of some *Ma. erythroleucus* individuals ($n = 24$) in localities of the rat invasion route. These individuals were scrutinized for parasites, but were not included in further analyses due to low sample size. In localities corresponding to the invasion front, native rodents largely co-occurred with invasive ones, although being nearly systematically less abundant. Only three juvenile native rodents (not included in the analyses) were recorded in the locality of Croisement Boube, highlighting their rapid extirpation by the house mouse in this recent village. Native rodent communities were largely dominated by *Ma. erythroleucus* along the mouse invasion route, whereas *Ma. erythroleucus* and *Ma. natalensis* dominated along the rat invasion route. Both native sister species did not co-occur, except in the non-invaded locality of Bransan. Due to low sample sizes, we did not disentangle the two sister species of *Mastomys* in the analyses focusing on the rat invasion route.

Environmental characterization of sampled localities

BWA analyses revealed significant climatic differences both along the mouse and the rat invasion routes, with localities of long-established invasion significantly different from eastern invasion front and non-invaded localities (Monte-Carlo test, $p < 0.05$; Figure 2a, 3a). As expected, climate in long-established invasion localities is cooler and drier than in other localities along the mouse invasion route, and more humid than in other localities along the rat invasion route. Commensal habitat characteristics did not change with invasion status along the rat invasion route (Monte-Carlo test, $p > 0.05$; Figure 3b), but non-invaded localities were significantly different from the other localities sampled along the mouse invasion route (Monte-Carlo test, $p < 0.05$; Figure 2b), suggesting more traditional buildings in non-invaded areas.

Helminth community structure

Tables 2 and 3 summarize prevalence and abundance data for the different taxa of helminth recovered on each rodent host taxon and each locality.

We recorded eight taxa of helminths within rodents sampled along the mouse invasion route: seven nematode taxa (*Anatrichosoma* sp., *Aspiculuris africana*, *A. tetraptera*,

Gongylonema sp., *Pterygodermatites senegalensis*, *Syphacia obvelata*, one specimen of Trichostrongylidae) and one cestode (*Mathevotaenia* sp.). The nematode taxa were found specifically in *M. m. domesticus* (*Gongylonema* sp., *A. tetraptera*, *P. senegalensis*, *S. obvelata*, Trichostrongylidae) or in *Ma. erythroleucus* (*Anatrichosoma* sp., *A. africana*), but the cestode *Mathevotaenia* sp. was found in both host species whatever the invasion status of the sampled locality. The overall prevalence varied from 0.3% (Trichostrongylidae) to 11.6% (*A. tetraptera*) in *M. m. domesticus*, and from 15.4% (*A. africana*) to 36.1% (*Mathevotaenia* sp.) in *M. erythroleucus*.

We recorded 14 taxa of helminths within rodents sampled along the rat invasion route: eight taxa of nematodes (*Protospirura muris*, *Physaloptera* sp., *Pterygodermatites* sp., *Gongylonema* sp., *Neohelgmonella granjoni*, *Trichuris mastomysi*, *Aspicularis* sp., *A. africana*), one taxa of acanthocephalan (*Moniliformis moniliformis*), and five taxa of cestodes (*Raillietina baeri*, *R. trapezoides*, *Mathevotaenia* sp., *Hymenolepis* sp., *Hymenolepis diminuta*). Three nematode taxa (*Protospirura muris*, *Gongylonema* sp. and *Aspicularis* sp, the latter being probably a new species: Ribas et al., in prep.) and the acanthocephalan were specifically found within *R. rattus* sampled in localities of long-established invasion. Four nematode taxa (*Pterygodermatites* sp., *N. granjoni*, *T. mastomysi*, *A. africana*) and two cestode taxa (*R. baeri*, *H. diminuta*) were specifically found in *Mastomys* spp. sampled along the rat invasion route. Two nematode (*Physaloptera* sp., *Neohelgmonella granjoni*) and three cestode taxa (*Raillietina trapezoides*, *Mathevotaenia* sp., *Hymenolepis diminuta*) were found both in *R. rattus* and *Mastomys*. The overall prevalence ranged from 1% (*R. trapezoides*) to 30.1% (*H. diminuta*) in *R. rattus*, and from 0.8% (*Pterygodermatites* sp., *H. diminuta*) to 26.2% (*T. mastomysi*) in native *Mastomys*.

Helminth infracommunity structure was first investigated on each invasion route using PCA plots and BWA. On both invasion routes, these analyses showed an effect of the invasion status (Figure 4a, Figure 5a; Monte-Carlo (MC) tests: $p < 0.05$) and of the host taxon (Figure 4b, Figure 5b; MC tests: $p < 0.05$).

Testing factors affecting parasitism on invasion routes.

Mouse invasion route. For *M. m. domesticus*, generalised linear models (GLMs) revealed that invasion status was associated with significant variations in overall helminth incidence ($F_{1,166} = 23.19$, $p < 0.0001$), individual species richness ($F_{1,166} = 25.22$, $p < 0.0001$) and specific incidence of *A. tetraptera* ($F_{1,166} = 48.71$, $p < 0.0001$), with higher values in localities of long-established invasion than in those from invasion front (Table 3). Climate was systematically included in the most parsimonious models, explaining overall helminth

incidence ($F_{1,165} = 25.80, p < 0.0001$), individual species richness ($F_{1,165} = 33.48, p < 0.0001$), specific incidence of *A. tetraptera* ($F_{1,265} = 40.28, p < 0.0001$) and abundance of *Mathevotaenia* sp. ($F_{1,265} = 4.99, p = 0.0254$).

For *M. erythroleucus*, invasion status was also significant in the final models for overall helminth incidence ($F_{1,167} = 9.26, p = 0.0023$) and abundance of *Mathevotaenia* sp. ($F_{1,167} = 7.29, p = 0.0069$), indicating that native hosts from localities of the invasion front were more infected by helminths and exhibited higher abundance of *Mathevotaenia* sp. than those from non-invaded localities. Climate also influenced variations in overall prevalence ($F_{1,166} = 26.89, p < 0.0001$), and specific prevalence ($F_{1,166} = 17.79, p < 0.0001$) and abundance of ($F_{1,165} = 22.87, p < 0.0001$) of *Mathevotaenia* sp. The model selected to fit abundance of *Mathevotaenia* sp. also contained commensal habitat characteristics ($F_{1,164} = 7.26, p = 0.0070$) and host sex ($F_{1,167} = 6.57, p = 0.01$) with female rodents exhibiting higher abundance of this parasite than males.

Rat invasion route. For *R. rattus*, GLMs revealed that overall helminth incidence ($F_{1,191} = 46.31, p < 0.0001$), helminth species richness ($F_{1,191} = 32.63, p < 0.0001$), and specific incidence ($F_{1,191} = 39.69, p < 0.0001$) and abundance ($F_{1,191} = 32.53, p < 0.0001$) of *H. diminuta* were lower in localities of long-established invasion than in those of the invasion front. Commensal habitat characteristics also affected significantly overall incidence ($F_{1,190} = 4.23, p = 0.0397$), helminth species richness ($F_{1,190} = 5.60, p = 0.018$) and abundance of *H. diminuta* ($F_{1,190} = 11.88, p = 0.0006$).

For *Mastomys*, specific incidence of *A. africana* was lower in localities of the invasion front than in non-invaded localities ($F_{1,120} = 8.13, p = 0.0043$). Variations in overall helminth incidence ($F_{1,120} = 22.13, p < 0.0001$), helminth species richness ($F_{1,120} = 26.87, p < 0.0001$), and specific incidence of *T. mastomysi* ($F_{1,120} = 16.83, p < 0.0001$) and *A. africana* ($F_{1,119} = 26.91, p < 0.0001$) were only influenced by climatic conditions.

4. DISCUSSION

In this study, we found nineteen helminth taxa in five species of rodents (six in *M. m. domesticus*, nine in *R. rattus*, six in *Ma. erythroleucus* and seven in *Ma. natalensis*), indicating a great diversity of gastrointestinal helminths infecting commensal murid rodents from Senegal. However, the majority of these helminth taxa occurred anecdotally in their hosts (prevalence < 5% for twelve taxa). Some of the taxa recovered in this work are known to infect a wide variety of rodent species throughout the world, including areas colonized long ago by *M. m. domesticus*

or *R. rattus*. For instance, it is well known that *A. tetraptera* typically infects *M. m. domesticus* throughout the world (Behnke et al. 2015)(see references in Behnke et al. 2015). Also, *H. diminuta* was retrieved in *R. rattus* in many other regions where black rats were introduced (Mafiana et al. 1997, Zain et al. 2012). It is likely than *A. tetraptera* and *H. diminuta*, the dominant helminths respectively recovered here in *M. m. domesticus* and *R. rattus*, had been brought in Senegal by their exotic host. This may be also the case for *Syphacia obvelata*, or *Gongylonema* sp., which were found exclusively in *M. m. domesticus* or *R. rattus* in Senegal. Alternatively, *A. africana* (Behnke et al. 2015), *Pterygodermatites senegalensis* (Diouf et al. 2000) and *N. ganjoni* (Durette Desset et al. 2008) were first described in African rodents, and should thus be native nematodes.

Helminth release in both invasive species

Mus m. domesticus and *R. rattus* exhibited lower rates of parasitism in localities corresponding to invasion front compared to localities of long-established invasions in Senegal. This pattern was detected in overall prevalence and helminth species richness as well as for specific taxa that were *A. tetraptera* in *M. m. domesticus* and *H. diminuta* in *R. rattus*. Parasite loss was already shown in expanding populations of *R. rattus* in other invasion contexts (Morand et al. 2015) review. To our knowledge, our work is the first providing such evidence of parasite release in *M. m. domesticus* along its expansion range.

A decrease of parasitism during range expansion is expected in invaders (Colautti et al. 2004). Parasite loss may arise either because the limited number of host individuals involved in spread do not carry the complete range of parasites found in the source localities (founder effect), or because parasites that spread with their host are unable to persist and establish in the new environment of the invasion front (Roy et al. 2011) review. Distinguishing between these two types of processes is often difficult mainly because data on host and parasites before and after the invasion spread are often lacking (Lymbery et al. 2014). However, some parasite features have been identified to render them more prone to be lost by founder effect or after the introduction on the invasion front (MacLeod et al. 2010). For instance, rare, patchily distributed or strongly virulent parasites have less opportunity to follow their host during its spread. Alternatively, parasites with complex life cycles may fail to establish in a novel area because of the absence of one of their required host.

Helminths have usually low pathogenic effects (Dobson & Foufopoulos, 2001), and are thus unlikely to be lost by their host during expansion because of their virulence. In Senegal, both parasites lost during expansion (e.g., *A. tetraptera* and *H. diminuta*) were not rare in

localities of long-established invasion. However, the patchy distribution of *A. tetraptera* (which was not found in THL, NDB) may explain why this nematode is less prevalent at the invasion front of *M. m. domesticus*. Alternatively, *H. diminuta* was homogeneously distributed in long-established invasion localities of *R. rattus*, but its complex life cycle requiring an intermediate arthropod host (Willis and Poulin, 1999) may explain its lower prevalence levels at the invasion front. Finally, climate, soil substrate or building characteristics related to the standard of living of each village may explain parasite presence/absence either directly (as gastro-intestinal helminths of terrestrial mammals spend at least one part of their life-cycle in the external environment outside their host) or indirectly through their impact host demography or life-history traits (Krasnov et al. 1998). Environmental factors have been almost systematically found significant in the models explaining variations in helminth community structure, whatever the invasion route and the host species considered. Such influence of the commensal environment on gastro-intestinal helminth communities have already been emphasised in native *Mastomys* spp. in Senegal (Brouat et al. 2007).

The loss of common parasites, such as *A. tetraptera* in *M. m. domesticus* or *H. diminuta* in *R. rattus*, is more likely to result in an effective “release” for their host than a decrease of parasite species richness (Colautti et al. 2004). Indeed, a decrease in parasite species richness may theoretically lead to lower inter-specific competition within infracommunities, and thus increased abundance of the remaining parasites (Roche et al. 2010) or higher occurrence of over-regulated parasites within host populations, having thus no positive effects on the host population. The loss of a common parasite may lead to parasite release through two main pathways depending on the evolved host defenses of the invader (Colautti et al. 2004). When a host has low resistance to, and is strongly regulated by parasites in its native range, parasite loss may lead to direct positive changes in survivorship, fecundity, biomass or other demographic parameters (regulatory release). If the host is well defended, parasite loss may be of little immediate consequence to host populations, but may lead to a reallocation of resources from defence to population growth over ecological time, or selection of genotypes with costly defences out of introduced populations over evolutionary time (compensatory release). The latter scenario seems to be the most plausible concerning gastrointestinal helminths. Indeed, helminths infections are generally sublethal and usually asymptomatic in immunocompetent rodents (Moreau and Chauvin 2010), although they can have a great impact on host population dynamics (Tompkins et al. 2002). For instance, experimental studies suggested relatively low effects of *A. tetraptera* on laboratory house mouse probably due to the selection of an immunological resistance (Derothe et al. 1997), but also clear symptoms (e.g., rectal prolapse,

enteritis, intestinal impaction, pruritus) and negative effects on fitness in the case of heavy worm burdens (reviewed in Taffs, 1976). For *H. diminuta*, experimental infestations suggested expensive immunological responses accompanied with pathophysiological changes in hosts (Kosik-Bogacka et al. 2010).

The extent to which parasite loss actually translates into a competitive advantage remains difficult to demonstrate and quantify as it involves natural enemies whose impacts may be subtle, complex and sometimes hard to measure (Marcogliese & Pietrock 2011). As a general rule in helminth parasitism, the magnitude of damages or costs is a function of the intensity of infection that is the actual number of worms within a host. However, the threshold at which significant impacts actually occur is unknown for a large number of parasites and may also depend on the size and composition of the remaining infracommunity of parasites inhabiting the host (Gendron et al. 2012), and on the multiple influences of uncontrolled stressors and environmental factors (see for instance Ondrackova et al. 2010). For these reasons, establishing clear relationships between parasitism and indicators of health or fitness remains difficult in natural populations.

No evidence of spill-over and spill-back

Under the hypotheses of SO (*i.e.*, occurrence of exotic parasite(s) in native species at the invasion front) or SB (*i.e.*, occurrence of a native parasite in invasive species at the invasion front), we expected to detect some helminth taxa only at the invasion front for native hosts or for invasive hosts, respectively. No typical pattern that could be indicative of SO or SB was detected along both invasion gradients in helminth communities. This result appears as a corollary of the very little number of helminth species shared by both native and invasive rodents specifically at invasion fronts (only *Mathevotaenia* sp. on the mouse invasion route; *Physaloptera* sp., *N. granjoni*, *R. trapezoides* on the rat invasion route, this latter occurring in only one locality).

Parasite acquisition by a native or an invasive host will not automatically affect the populations of the original host in situations of co-occurrence. For instance, parasite SB requires the introduction of a competent host that is able to disseminate the parasite's infective stages (de Castro and Bolker 2005). Nevertheless, our findings contrast with previous results that indicated SO and/or SB as the main parasite-related mechanisms underlying the invasion success of *M. m. domesticus* and *R. rattus* in many part of the worlds (de Bruyn et al. 2008, Wyatt et al. 2008, Harris 2009). However, very few of these studies focused gastrointestinal helminths, probably because of their low virulence (but see Smith & Carpenter, 2006). Also,

the causes and mechanisms underlying invasions are expected to vary with each invasion history, and environmental and demographic stochasticity may prevent to detect parasite-related patterns during the expansion range of many species.

A factor that may prevent detection of SO or SB signal is the difficulty to assess whether a parasite is exotic or native to an invaded region (LyMBERY et al. 2014), partly because invasion processes began long before taxonomic surveys and species monitoring programs, and partly because many parasite species, especially helminths, are difficult to identify or have ambiguous taxonomies (Thomsen et al. 2010). In our study, some of the helminths shared by local and exotic host rodents may be native, and may have been acquired by invasive rodents at the time of their establishment in coastal localities before spread. In this case, a simple increase of prevalence or abundance in native hosts at the invasion front would be a pattern compatible with the SB of a native parasite shared by native and invasive hosts whatever the invasion status of the locality. Providing that this species is native, this may explain the increased abundance of *Mathevotaenia* sp. in native rodents at the mouse invasion front.

Other impacts of parasite communities on invasion success

Parasite communities may impact invasion success without parasite acquisition by invasive or native hosts. For instance, prevalence or abundance of some native parasites may change in native hosts when they co-occur with invasive ones, if competitive interactions between hosts have an effect on the susceptibility of native hosts to local infections (de Castro and Bolker 2005). Indeed, competition with invaders may increase the sensibility of native hosts to parasites through a lowered access to resources or physiological stress that may ultimately compromise immunity (Martin et al. 2010). In accordance with this hypothesis, our data showed that the presumed native nematode *A. africana* was only recorded in native *M. eythroleucus* at the invasion front (Table 2). The small size of *M. m. domesticus* may explain its poor aggressive behaviour against native rodents (Gomez et al. 2008), but might also give them a significant advantage in a better use of resources (Smith and Banks 2014), especially in houses where larger rodents may be easily seen by humans. On the rat invasion route, the inverse pattern of a decreased prevalence of *A. africana* in *Ma. natalensis* at the invasion front is however surprising, and would need to be further examined with more localities of occurrence of the parasite.

In conclusion, we argue that the ER hypothesis may be a possible explanation for the success of *M. m. domesticus* and *R. rattus* invasion in Senegal. In contrast, our findings did not

support neither transmission of exotic parasites to native rodents (SO hypothesis) nor host switching by native parasites to invaders (SB hypothesis). Nevertheless, some arguments allow us to hypothesize a potential effect of direct competition between invaders and native rodents on host-parasite interactions, which would have in turn negative implications on the demography of native host. As gastrointestinal helminths are common parasites in commensal and wild rodents including invasive ones, it should be therefore important to address more consideration to the potential role of helminth communities on invasion success and impact by looking experimentally at these parasites' effects on host physiology, fitness and life history traits. In particular, whether and how *A. tetraptera* and *Mathevotaenia* sp. exert selective pressures on their host fitness and life history traits need to be investigated by experimental tests, in order to decipher the potential effect of their release on expansion success of invasive rodents in Senegal.

Table 1: Sample size per host species for each locality along a) the mouse invasion route and b) the rat invasion route. The code used for each sampling site is indicated in parentheses. LI: localities of long-established invasion; IF: localities at invasion fronts; NI: non-invaded localities. ‘-’ indicates that no rodent was trapped or analysed.

a)

Localities (code)	Categories of localities	Latitude (N)	Longitude (W)	Species	
				<i>M. m. domesticus</i>	<i>Ma. erythroleucus</i>
Dagathie (DAG)	LI	15.625727	-16.251872	28	-
Mbakhana (MBA)	LI	16.08979	-16.368992	27	-
Thilene (THL)	LI	16.265439	-16.180096	19	-
Ndombo (NDB)	LI	16.437932	-15.703327	21	-
Dodel (DOD)	IF	16.487509	-14.426161	22	25
Aere Lao (AEL)	IF	16.402435	-14.320372	28	20
Galoya (GAL)	IF	16.075678	-13.855317	42	10
Dendoudi (DEN)	IF	15.391824	-13.537753	18	21
Lougue (LOU)	IF	16.062953	-13.913822	26	19
Croisement Boube (CRB)	IF	16.492665	-15.009187	37	-
Doumnga Lao (DOL)	NI	16.336847	-14.220482	-	25
Lambago (LAM)	NI	15.463697	-13.539967	-	16
Thiewle (THW)	NI	16.492665	-15.009187	-	21
Diomandou walo (DIW)	NI	16.492665	-15.009187	-	12

b)

Localities (code)	Categories of localities	Latitude (N)	Longitude (W)	Host species		
				<i>R. rattus</i>	<i>Ma. erythroleucus</i>	<i>Ma. natalensis</i>
Marsassoum (MAR)	LI	12.833965	-15.976016	24	-	-
Diakene-Wolof (DIK)	LI	12.4564	-16.64	24	-	-
Diattacounda (DIT)	LI	12.572126	-15.682455	27	-	-
Tobor (TOB)	LI	12.668729	-16.251157	20	-	-
Badi Nieriko (BAN)	IF	13.377332	-13.375888	24	9	-
Boutougoufara (BOU)	IF	13.398002	-12.485761	29	7	-
Kedougou (KED)	IF	12.553704	-12.179471	22	-	24
Soutouta (SOU)	IF	13.803196	-12.715243	23	10	-
Bransan (BRA)	NI	13.262867	-12.103253	-	3	22
Mako (MAK)	NI	12.856785	-12.351165	-	-	26
Segou (SEG)	NI	12.410302	-12.28291	-	-	21

Table 2: Prevalences in % [with 95% confidence intervals calculated with Sterne’s exact method] and abundances (mean ± standard deviation) of helminth taxa collected from *M. musculus domesticus* and *Ma. erythroleucus* for each sampling locality (details on codes are provided in Table 1) along the mouse invasion route. Taxa in bold are those chosen for performing GLMs. No abundance data was reported for both *Anatrichosoma* sp. and *Gongylonema* sp as they were difficult to quantify.

Legend: Loc(n) = Locality code and number of host individuals analysed; Nematodes: Ana = *Anatrichosoma* sp. ; Aspa = *Aspiculuris africana* ; Aspt = *Aspiculuris tetraptera* ; Gong = *Gongylonema* sp. ; Pte = *Pterygodermatites senegalensis* ; Syp = *Syphacia obvelata* ; Tric = Trichostrongylidae ; Cestodes : Mat = *Mathevotaenia* sp.

Loc (n)	Host species	Ana	Aspa	Aspt	Gon	Mat	Pte	Syp	Tric
DAG (28)	<i>M. m. domesticus</i>			71.4% [51.8-85.8] (23.93±36.71)		17.9% [6.1 – 36.9] (0.5±1.26)	17.9% [7.3 – 35.7] (0.71±1.8)	10.7% [3 – 28.2] (0.71±3.22)	3.6% [0.2 – 17.5] (0.11±0.57)
MBA (27)	<i>M. m. domesticus</i>			22.2% [10.2-41.5] (9.07±36.62)		7.4% [1.3 – 23.7] (0.15±0.53)			
THL (19)	<i>M. m. domesticus</i>							21.1% [7.5 – 44.6] (0.84±2.22)	
NDB (21)	<i>M. m. domesticus</i>					4.8% [0.3 – 23.3] (0.05±0.22)			
CRB (37)	<i>M. m. domesticus</i>					7.5% [2.1 – 19.8] (0.10±0.38)			
GAL (42)	<i>M. m. domesticus</i>			2.4% [0.1 – 12.7] (0.02±0.15)	4.8% [0.9-16.3]	14.3% [6.4 – 28.4] (0.33±1.07)		4.8% [0.9– 16.3] (0.12±0.55)	
DOD (22)	<i>M. m. domesticus</i>			4.5% [0.2 – 22.2] (0.05±0.21)		9.1% [1.6 – 29.1] (0.59±2.56)			
AEL (28)	<i>M. m. domesticus</i>			7.1% (1.3 – 22.9) (8.04±36.59)		32.1% [17.5 – 51.8] (0.68±1.16)			
DEN (18)	<i>M. m. domesticus</i>					5.6% [0.3 – 27.1] (0.06±0.24)			
LOU (26)	<i>M. m. domesticus</i>				3.8% [0.2-8.8]	7.7% [1.4 – 24.6] (0.19±0.69)			
DOD (25)	<i>Ma. erythroleucus</i>		56% [35.8 – 74.4] (10.32±17.03)			40% [22.2 – 60.2] (1.48±2.42)			
GAL (10)	<i>Ma. erythroleucus</i>		30% [8.7 – 61.9] (7.80±14.81)			60% [29.1 – 85] (3.30±3.92)			
AEL (20)	<i>Ma. erythroleucus</i>	30% [14 – 52.5]	45% [24.4-68] (13.90±40.68)			65% [42.4-83.3] (1.95±3.14)			
DEN (21)	<i>Ma. erythroleucus</i>					4.8% (0.33±1.53)			
LOU (19)	<i>Ma. erythroleucus</i>	52.6% [31.2 – 74.3]				42.1% [22.2-65.5] (0.84± 1.26)			
DOL (25)	<i>Ma. erythroleucus</i>					56% [35.8-74.4] (2.76±3.97)			
LAM (16)	<i>Ma. erythroleucus</i>	18.8% [5.3 – 43.6]							
THW (21)	<i>Ma. erythroleucus</i>	33.3% [15.9 – 55.1]				28.6% [13.3 – 50.6] (0.91± 1.81)			
DIW (12)	<i>Ma. erythroleucus</i>					33.3% [12.3-63] (0.33±0.49)			

Table 3: Prevalences in % [with 95% confidence intervals calculated with Sterne’s exact method] and abundances (mean±standard deviation) of helminth taxa collected from *R. rattus*, *Ma. erythroleucus* and *Ma. natalensis* for each sampling locality (details on codes are provided in table 1) along the rat invasion route. Taxa in bold are those chosen for performing GLMs. No abundance data was reported for *Gongylonema* sp. as it was difficult to quantify.

Legend: Loc (n) = locality code and number of host individuals analysed; Nematodes: Pro = *Protospirura muricola*; Phy = *Physaloptera* sp.; Pte = *Pterygodermatites* sp.; Gong = *Gongylonema* sp.; Neo = *Neoheligmone* granjoni; Tri = *Trichuris mastomysi*; Asp = *Aspiculuris* sp.; Acanthocephalan: Mon = *Moniliformis moniliformis*; Aspa = *Aspiculuris africana*; Cestodes : Raib = *Raillietina baeri*; Rait = *Raillietina trapezoides*; Mat = *Mathevotaenia* sp.; Hym = *Hymenolepis* sp.; Hymd = *Hymenolepis diminuta*.

Loc (n)	Host species	Aca	Aspa	Asp	Gon	Hym	Hymd	Mat	Neo	Phy	Pro	Pte	Raib	Rait	Tri
MAR (24)	<i>R. rattus</i>						54.2 [34-73] (3.4 ± 4.3)				4.2 [0-20] (0.1 ± 0.6)				
DIK (24)	<i>R. rattus</i>	37.5 [20-58] (6.7 ± 13.3)			8.3 [1-27]		25 [11-46] (1 ± 1.8)				4.2 [0-20] (0.1 ± 0.2)				
DIT (27)	<i>R. rattus</i>			3.7 [0-18] (1.1 ± 5.6)			59.3 [40-76] (3.8 ± 4.2)	3.7 [0-18] (0.2 ± 1)		3.7 [0-18] (0.1 ± 0.3)					
TOB (20)	<i>R. rattus</i>			5 [0-24] (0.1 ± 0.4)			65 [42-83] (4.2 ± 4.6)			5 [0-25] (0.1 ± 0.2)					
BOU (29)	<i>R. rattus</i>					3.4 [2-17] (0.1 ± 0.2)	3.4 % [2-17] (0.1 ± 1)		3.4 [2-17] (0.1 ± 0.2)						
KED (22)	<i>R. rattus</i>						41 [22-62] (2.4 ± 4.3)		4.5 [0-22] (0.2 ± 0.8)	4.5 [0-22] (0.1 ± 0.2)				4.5 [0-22] (0.1 ± 0.21)	
BAN (9)	<i>Ma. erythroleucus</i>								11.1 [1-44] (0.1 ± 0.3)	11 [1-44] (0.1 ± 0.3)					
BOU (7)	<i>Ma. erythroleucus</i>								14.3 [1-55] (0.3 ± 0.4)						
BRA (3)	<i>Ma. erythroleucus</i>														33.3 [2-86] (1.7 ± 0.78)
KED (24)	<i>Ma. natalensis</i>		12.5 [3-31] (0.7 ± 2.9)			8.3 [1-27] (0.1 ± 0.5)			4.2 [0-20] (0.1 ± 0.4)				8.3 [1-27] (0.2 ± 0.7)	16.7 [6-37] (1.4 ± 4.9)	45.8 [27-66] (3.3 ± 5.1)
BRA (22)	<i>Ma. natalensis</i>							54.5 [34-74] (1.6 ± 1.9)							18.2 [6-39] (1.1 ± 2.6)
MAK (26)	<i>Ma. natalensis</i>		50 [30-63] (12 ± 29.5)				3.8 [0-19] (0.1 ± 0.2)	23.1 [11-42] (0.6 ± 1.4)	3.8 [0-19] (0. ± 0.2)	3.8 [0-19] (0.1 ± 0.4)		3.8 [0-19] (0.1 ± 0.4)			19.2 [8-38] (0.4 ± 0.9)
SEG (21)	<i>Ma. natalensis</i>		38.1 [20-60] (15.9 ± 65.6)					14.3 [4-35] (0.5 ± 1.3)	29.6 [13-51] (1.0 ± 2.3)						52.4 [31-72] (1.8 ± 3.9)

Table 4: Significant results of the Generalized Linear Models (GLMs) for the a) mouse and the b) rat invasion routes. AICc: Akaike's information criterion with correction for finite sample size. Δ indicates the difference between the model chosen and the model with the lowest AICc. LRT: Likelihood-ratio test. LI: localities of long-established invasion; IF: localities of invasion front; NI: non-invaded localities. Aspa = *Aspiculuris africana*; Aspt = *Aspiculuris tetraptera*; Mat = *Mathevotaenia* sp; Tri = *Trichuris mastomysi*.

a)

Host species	Response variable	AICc (Δ)	Significant factors	Df	LRT	p-value
<i>M. m. domesticus</i>	Overall prevalence	258.5 (1.19)	Status (LI > IF)	1	23.19	< 0.0001
			Climate	1	25.80	< 0.0001
	Species richness	327.8 (0.86)	Status (LI > IF)	1	25.22	< 0.0001
			Climate	1	33.48	< 0.0001
	Aspt Prevalence	115.4 (0)	Status (LI > IF)	1	48.71	< 0.0001
Climate			1	40.28	< 0.0001	
Mat abundance	296.9 (1.29)	Climate	1	4.99	0.0254	
<i>Ma. erythroleucus</i>	Overall prevalence	209.8 (0.92)	Status (IF > NI)	1	9.26	0.0023
			Climate	1	26.89	< 0.0001
	Mat prevalence	207.3 (1.62)	Climate	1	17.79	< 0.0001
	Mat abundance	460 (0)	Status (IF > NI)	1	7.29	0.0069
			Sex (F > M)	1	6.57	0.0104
			Climate	1	22.87	< 0.0001
			Commensal habitat	1	7.26	0.007

b)

Host species	Response variable	AICc (Δ)	Significant factors	Df	LRT	p-value
<i>R. rattus</i>	Overall prevalence	205.6 (1.84)	Status (LI > IF)	1	46.31	< 0.0001
			Commensal habitat	1	4.23	0.0397
	Species richness	281.6 (1.26)	Status (LI > IF)	1	32.63	< 0.0001
			Commensal habitat	1	5.60	0.018
	Hymd prevalence	200.3 (0)	Status (LI > IF)	1	39.69	< 0.0001
	Hymd abundance	554 (0.42)	Status (LI > IF)	1	32.53	< 0.0001
Commensal habitat			1	11.88	0.0006	
<i>Ma. erythroleucus</i> / <i>Ma. natalensis</i>	Overall prevalence	150.3 (0.53)	Climate	1	22.13	< 0.0001
	Species richness	269.4 (1.03)	Climate	1	26.88	< 0.0001
	Tri prevalence	122.8 (0.44)	Climate	1	16.83	< 0.0002
	Aspa prevalence	88.9 (0)	Status (IF < NI)	1	8.13	0.0043
			Climate	1	26.91	< 0.0001

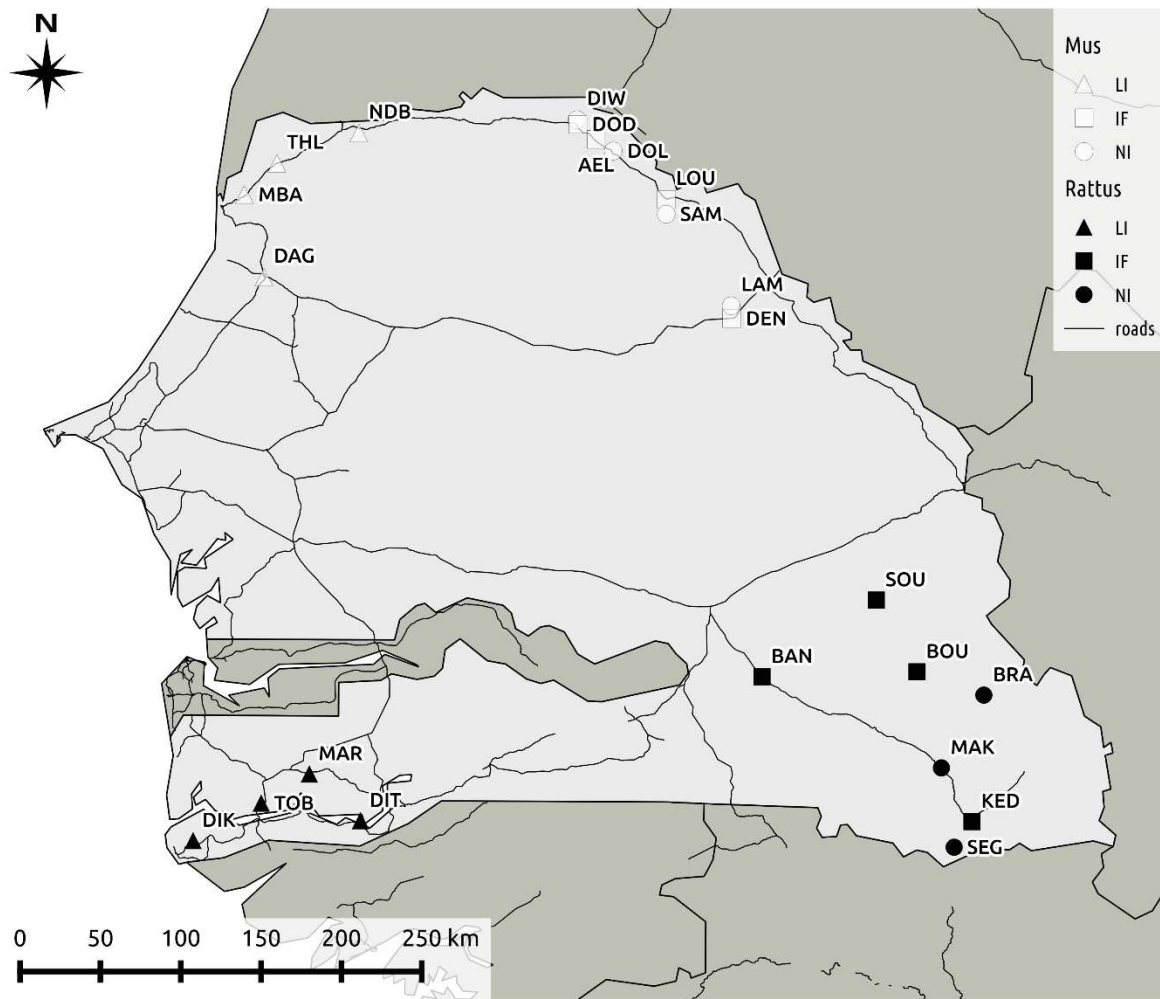


Figure 1: Rodent sampling localities on house mouse (symbols in white) and black rat (symbols in black) invasion routes. Details on the locality codes used are presented in the table 1. Triangles, squares and circles correspond respectively to localities of long-established invasion, recently invaded localities and non-invaded localities.

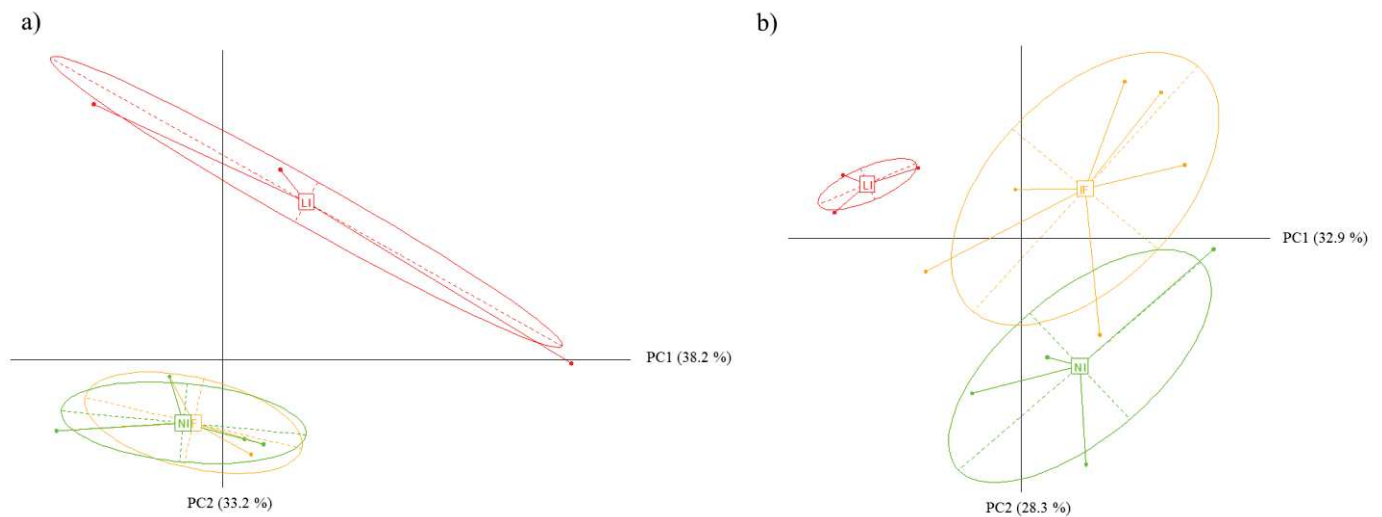


Figure 2: Principal component analysis of the climatic (a) and commensal habitat (b) characteristics of the categories of localities sampled on the mouse invasion route. LI: localities of long-established invasion; IF: localities of invasion front; NI: non-invaded localities. Between-within analysis showed significant classes for both factors (Monte-Carlo test, $p < 0.05$).

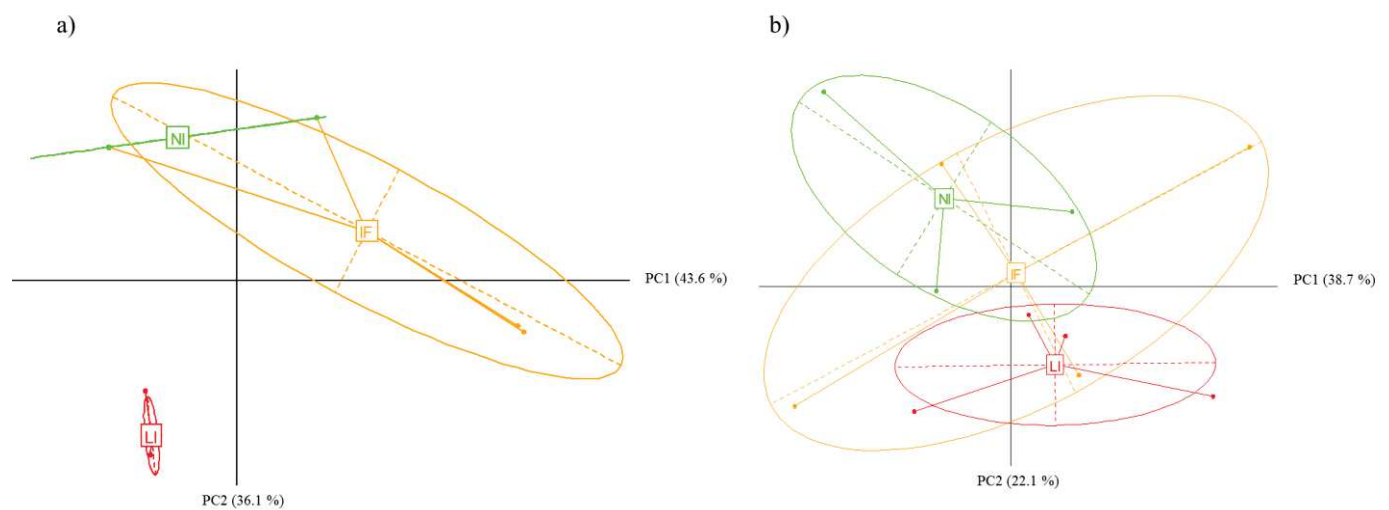


Figure 3: Principal component analysis of the climatic (a) and commensal habitat (b) characteristics of the categories of localities sampled on the black rat invasion route. LI: localities of long-established invasion; IF: localities of invasion front; NI: non-invaded localities. Between-within analysis showed significant classes only for climate (Monte-Carlo test, $p < 0.05$).

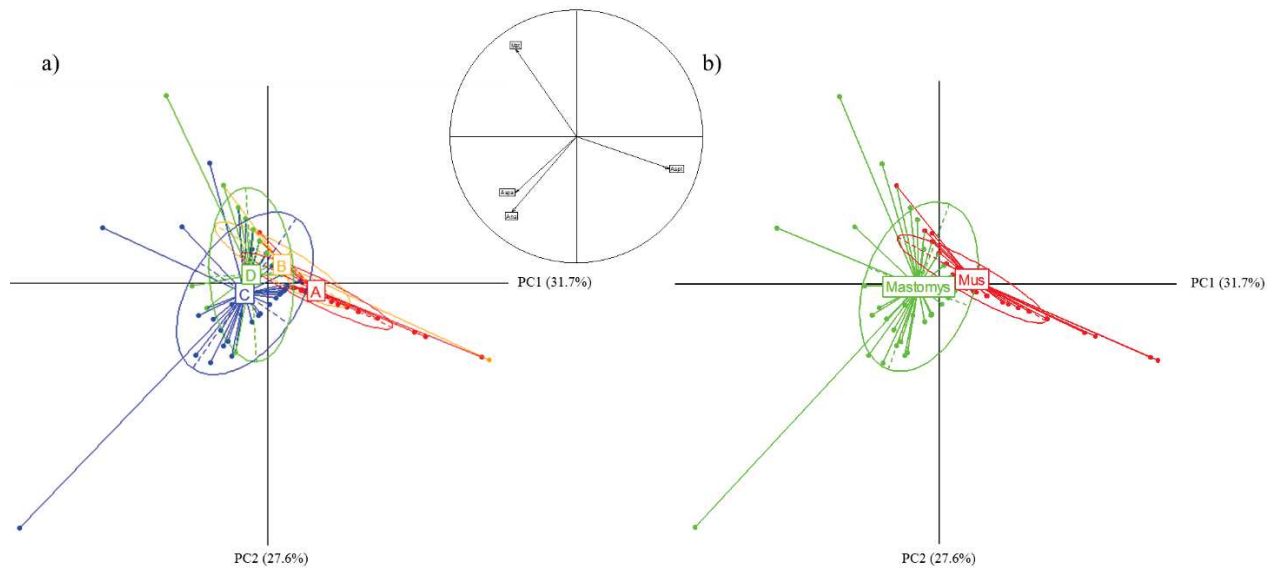


Figure 4: Principal component analysis showing helminth community structure based on (a) the invasion status of the locality and (b) the species host on the mouse invasion route. Between-within analysis showed significant structuration for both factors (Monte-Carlo test, $p < 0.05$). The variables (helminth taxa of which overall prevalence $> 10\%$) are projected on the correlation circle between the two graphs (the codes used refer to those from table 2).

Legend: A: long-established mice (red); B: mice on invasion front (orange); C: natives on invasion front (blue); D: non-invaded populations (green). Mus = *Mus musculus domesticus*, Mastomys = *Mastomys erythroleucus*.

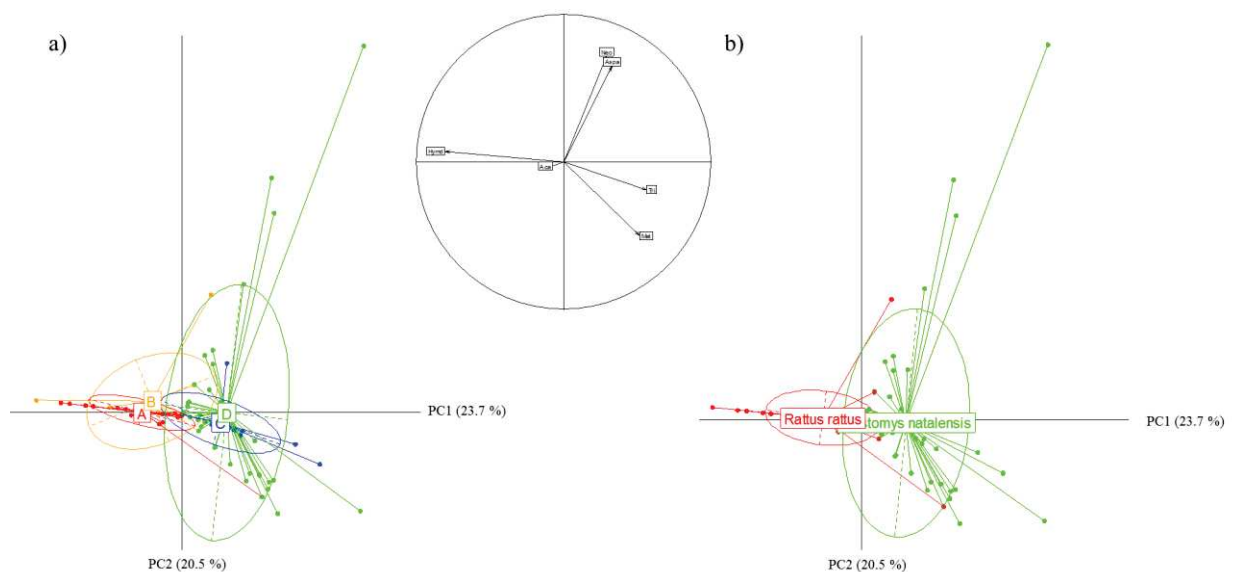


Figure 5: Principal component analysis showing helminth community structure based on (a) the invasion status of the locality and (b) the species host on the rat invasion route. Between-within analysis showed significant structuration for both factors (Monte-Carlo test, $p < 0.05$). This analysis considered only *Ma. natalensis* as native species because of too low helminth prevalence in *M. erythroleucus*.

Legend: A: long-established rats (red); B: rats at invasion front (orange); C: native species at invasion front (blue); D: native species in non-invaded localities (green). Rattus = *Rattus rattus*, Mastomys = *Mastomys natalensis*.

Bibliography

- Aplin, K. P., H. Suzuki, A. A. Chinen, R. T. Chesser, J. ten Have, S. C. Donnellan, J. Austin, A. Frost, J.-P. Gonzalez, V. Herbreteau, F. Catzefflis, J. Soubrier, Y.-P. Fang, J. Robins, E. Matisoo-Smith, A. D. S. Bastos, I. Maryanto, M. H. Sinaga, C. Denys, R. A. Van Den Bussche, C. Conroy, K. Rowe, and A. Cooper. 2011. Multiple geographic origins of commensalism and complex dispersal history of black rats. *PloS one* **6**:e26357.
- Behnke, J., A. Stewart, A. Bajer, M. Grzybek, P. Harris, A. Lowe, A. Ribas, L. Smales, and K. Vandegrift. 2015. Bank voles (*Myodes glareolus*) and house mice (*Mus musculus musculus*; *M. m. domesticus*) in Europe are each parasitized by their own distinct species of *Aspicularis* (Nematoda, Oxyurida). *Parasitology* **142**:1493-1505.
- Blumenthal, D., C. E. Mitchell, P. Pyšek, and V. Jarošík. 2009. Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:7899-7904.
- Bonhomme, F., A. Orth, T. Cucchi, H. Rajabi-Maham, J. Catalan, P. Boursot, J.-C. Auffray, and J. Britton-Davidian. 2011. Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization. *Proceeding of the Royal Society of London serie B*. **278**:1034-1043.
- Brouat, C., M. Kane, M. Diouf, K. Ba, R. Sall-Drame, and J.-M. Duplantier. 2007. Host ecology and variation in helminth community structure in *Mastomys* rodents from Senegal. *Parasitology* **134**:437.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz, and A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology*:575-583.
- Chaisiri, K., W. Chaeychomsri, J. Siruntawineti, A. Ribas, V. Herbreteau, and S. Morand. 2012. Diversity of gastrointestinal helminths among murid rodents from northern and northeastern Thailand. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health* **43**:21.
- Colautti, R. I., A. Ricciardi, I. A. Grigorovich, and H. J. MacIsaac. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* **7**:721-733.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. Chichester. UK: Wiley.
- Cross, M., C. Collins, N. Campbell, P. Watts, J. Chubb, C. Cunningham, E. Hatfield, and K. MacKenzie. 2007. Levels of intra-host and temporal sequence variation in a large CO1 subunits from *Anisakis simplex sensu stricto* (Rudolphi 1809)(Nematoda: Anisakidae): implications for fisheries management. *Marine Biology* **151**:695-702.
- Dalecky, A., K. Bâ, S. Piry, C. Lippens, C. A. Diagne, M. Kane, A. Sow, M. Diallo, Y. Niang, and A. Konečný. 2015. Range expansion of the invasive house mouse *Mus musculus domesticus* in Senegal, West Africa: a synthesis of trapping data over three decades, 1983–2014. *Mammal Review* **45**:176-190.
- de Bruyn, P. N., A. D. Bastos, C. Eadie, C. A. Tosh, and M. N. Bester. 2008. Mass mortality of adult male subantarctic fur seals: are alien mice the culprits? *PloS one* **3**:e3757.
- de Castro, F. and B. Bolker. 2005. Mechanisms of disease-induced extinction. *Ecology Letters* **8**:117-126.
- Derothe, J., C. Loubes, A. Orth, F. Renaud, and C. Moulia. 1997. Comparison between patterns of pinworm infection (*Aspicularis tetraptera*) in wild and laboratory strains of mice, *Mus musculus*. *International journal for parasitology* **27**:645-651.
- Diouf, M., C. Tidiane Bâ, and B. Marchand. 2000. *Pterygodermatites* (*Mesopectines*) *senegalensis* n. sp.(Nematoda, Rictulariidae), a parasite of *Mastomys huberti* (Rodentia, Muridae) in Senegal. *Journal of Parasitology* **86**:1313-1317.
- Dobson, A. and J. Foufopoulos. 2001. Emerging infectious pathogens of wildlife. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **356**:1001-1012.
- Dolédec, S. and D. Chessel. 1989. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II: Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta oecologica. Oecologia generalis* **10**:207-232.
- Dray, S. and A.-B. Dufour. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* **22**:1-20.

- Dunn, A. M. 2009. Parasites and Biological Invasions. Pages 161-184 in J. P. Webster, editor. *Advances in Parasitology*, Vol 68: Natural History of Host-Parasite Interactions.
- Dunn, A. M., M. E. Torchin, M. J. Hatcher, P. M. Kotanen, D. M. Blumenthal, J. E. Byers, C. A. Coon, V. M. Frankel, R. D. Holt, and R. A. Hufbauer. 2012. Indirect effects of parasites in invasions. *Functional Ecology* **26**:1262-1274.
- Duplantier, J.-M. 1997. Evolution de la diversité et de l'abondance des rongeurs dans les cultures de la vallée du Sénégal, depuis la mise en service de barrages. Pages 937-944 in Conférence Internationale sur les Ravageurs en Agriculture.
- Duplantier, J.-M., L. Granjon, F. Adam, and K. Ba. 1991. Répartition actuelle du rat noir (*Rattus rattus*) au Sénégal : facteurs historiques et écologiques. Pages 339-346 in M. Le Berre and L. Le Guelte, editors. *Le Rongeur et l'Espace*. R. Chabaud, Paris.
- Durette Desset, M. C., C. Brouat, M. Diouf, and J.-M. Duplantier. 2008. Description of two new species of nippostrongylinae (nematoda : heligmonellidae) coparasites in three sympatric species of *mastomys* spp. (rodentia : muridae) from senegal. *Parasite - Journal de la Société Française de Parasitologie* **15**:539-551.
- Ehrenfeld, J. G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **41**:59-80.
- Finnoff, D., J. F. Shogren, B. Leung, and D. Lodge. 2007. Take a risk: Preferring prevention over control of biological invaders. *Ecological Economics* **62**:216-222.
- Gendron, A. D., D. J. Marcogliese, and M. Thomas. 2012. Invasive species are less parasitized than native competitors, but for how long? The case of the round goby in the Great Lakes-St. Lawrence Basin. *Biological invasions* **14**:367-384.
- Gomez, M. D., M. S. Provencal, and J. J. Polop. 2008. Effect of interspecific competition on *Mus musculus* in an urban area. *Journal of Plant Sciences* **81**:235-240.
- Granjon, L. and J. M. Duplantier. 2009. *Les rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne*. IRD Editions / Publications scientifiques du Muséum, Marseille, France.
- Harris, D. B. 2009. Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biological invasions* **11**:1611-1630.
- Heger, T. and J. M. Jeschke. 2014. The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses. *Oikos* **123**:741-750.
- Johnson, P. T. J., R. B. Hartson, D. J. Larson, and D. R. Sutherland. 2008. Diversity and disease: community structure drives parasite transmission and host fitness. *Ecology Letters* **11**:1017-1026.
- Kelly, D., R. Paterson, C. Townsend, R. Poulin, and D. Tompkins. 2009. Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology* **90**:2047-2056.
- Konecny, A., A. Estoup, J.-M. Duplantier, J. Bryja, K. Ba, M. Galan, C. Tatar, and J. F. Cosson. 2013. Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa. *Molecular Ecology* **22**:286-300.
- Kosik-Bogacka, D. I., I. Baranowska-Bosiacka, and R. Salamatin. 2010. *Hymenolepis diminuta*: Effect of infection on ion transport in colon and blood picture of rats. *Experimental Parasitology* **124**:285-294.
- Krasnov, B., G. Shenbrot, I. Khokhlova, S. G. Medvedev, and V. S. Vatschenok. 1998. Habitat Dependence of a Parasite-Host Relationship: Flea (Siphonaptera) Assemblages in Two Gerbil Species of the Negev Desert. *Journal of Medical Entomology* **35**:303-313.
- Lippens, C., A. Estoup, K. Hima, C. Tatar, A. Loiseau, A. Dalecky, K. Ba, M. Kane, M. Diallo, A. Sow, S. Piry, R. Leblois, and B. C. In revision. Invasion genetics of *Mus musculus domesticus* in Senegal: a legacy of colonial history ?
- Littlewood, D. T. J., A. Waeschenbach, and P. N. Nikolov. 2008. In search of mitochondrial markers for resolving the phylogeny of cyclophyllidean tapeworms (Platyhelminthes, Cestoda)—a test study with Davaineidae. *Acta Parasitologica* **53**:133-144.
- Lymbery, A. J., M. Morine, H. G. Kanani, S. J. Beatty, and D. L. Morgan. 2014. Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* **3**:171-177.
- MacLeod, C. J., A. M. Paterson, D. M. Tompkins, and R. P. Duncan. 2010. Parasites lost – do invaders miss the boat or drown on arrival? *Ecology Letters* **13**:516-527.

- Mafiana, C. F., M. B. Osho, and S. Sam-Wobo. 1997. Gastro-intestinal helminth parasites of the black rat (*Rattus rattus*) in Abeokuta, southwest Nigeria. *Journal of Helminthology* **71**:217-220.
- Marcogliese, D. J. and M. Pietrock. 2011. Combined effects of parasites and contaminants on animal health: parasites do matter. *TRENDS in Parasitology* **27**:123-130.
- Martin, L. B., W. A. Hopkins, L. D. Mydlarz, and J. R. Rohr. 2010. The effects of anthropogenic global changes on immune functions and disease resistance. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1195**:129–148.
- Mazza, G., E. Tricarico, P. Genovesi, and F. Gherardi. 2014. Biological invaders are threats to human health: an overview. *Ethology Ecology & Evolution* **26**:112-129.
- Mitchell, C. E. and A. G. Power. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**:625-626.
- Miura, O. 2007. Molecular genetic approaches to elucidate the ecological and evolutionary issues associated with biological invasions. *Ecological Research* **22**:876-883.
- Morand, S., F. Bordes, H. W. Chen, J. Claude, J. F. Cosson, M. Galan, G. Á. Czirják, A. D. Greenwood, A. Latinne, and J. Michaux. 2015. Global parasite and *Rattus* rodent invasions: The consequences for rodent-borne diseases. *INTEGRATIVE ZOOLOGY* **10**:409-423.
- Moreau, E. and A. Chauvin. 2010. Immunity against helminths: interactions with the host and the intercurrent infections. *BioMed Research International* **2010**.
- Muirhead, J. R., D. K. Gray, D. W. Kelly, S. M. Ellis, D. D. Heath, and H. J. Macisaac. 2008. Identifying the source of species invasions: sampling intensity vs. genetic diversity. *Molecular Ecology* **17**:1020–1035.
- Perkins, S. E., S. Altizer, O. Bjornstad, J. J. Burdon, K. Clay, L. Gomez-Aparicio, J. M. Jeschke, P. T. J. Johnson, K. D. Lafferty, C. M. Malmstrom, P. Martin, A. Power, D. L. Strayer, P. H. Thrall, and M. Uriarte. 2008. *Invasion Biology and Parasitic Infections*. Pages 179-204 in R. S. Ostfeld, F. Keesing, and V. T. Eviner, editors. *Infectious Disease Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Phillips, B. L., C. Kelehear, L. Pizzatto, G. P. Brown, D. Barton, and R. Shine. 2010. Parasites and pathogens lag behind their host during periods of host range advance. *Ecology* **91**:872-881.
- Prenter, J., C. MacNeil, J. T. Dick, and A. M. Dunn. 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:385-390.
- Reiczigel, J. 2003. Confidence intervals for the binomial parameter: some new considerations. *Statistics in Medicine* **22**:611-621.
- Rius, M. and J. A. Darling. 2014. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends in Ecology & Evolution* **29**: 233-242.
- Roche, D. G., B. Leung, E. F. M. Franco, and M. E. Torchin. 2010. Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes. *International journal for parasitology* **40**:1525-1530.
- Roy, H., L.-J. L. Handley, K. Schönrogge, R. Poland, and B. Purse. 2011. Can the enemy release hypothesis explain the success of invasive alien predators and parasitoids? *BioControl* **56**:451-468.
- Sall-Dramé, R., C. Brouat, C. Bâ, and J.-M. Duplantier. 2010. Variation in cestode assemblages of *Mastomys* and *Arvicanthis* species (rodents: Muridae) from Lake Retba in Western Senegal. *Journal of Parasitology* **96**:675-680.
- Sax, D. F., J. J. Stachowicz, J. H. Brown, J. F. Bruno, M. N. Dawson, S. D. Gaines, R. K. Grosberg, A. Hastings, R. D. Holt, and M. M. Mayfield. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:465-471.
- Sikes, R. S., W. L. Gannon, and M. Amer Soc. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* **92**:235-253.
- Simberloff, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **40**:81-102.
- Smith, H. M. and P. B. Banks. 2014. Disease and competition, not just predation, as drivers of impacts of the black rat (*Rattus rattus*) on island mammals. *Global Ecology and Biogeography* **23**:1485-1488.

- Smith, K. F. and S. M. Carpenter. 2006. Potential spread of introduced black rat (*Rattus rattus*) parasites to endemic deer mice (*Peromyscus maniculatus*) on the California Channel Islands. *Diversity and Distributions* **12**:742-748.
- Strauss, A., A. White, and M. Boots. 2012. Invading with biological weapons: the importance of disease-mediated invasions. *Functional Ecology* **26**:1249-1261.
- Taraschewski, H. 2006. Hosts and parasites as aliens. *Journal of Helminthology* **80**:99-128.
- Telfer, S. and K. Bown. 2012. The effects of invasion on parasite dynamics and communities. *Functional Ecology* **26**:1288-1299.
- Thomsen, M. S., T. Wernberg, F. Tuya, and B. R. Silliman. 2010. Ecological performance and possible origin of a ubiquitous but under-studied gastropod. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **87**:501-509.
- Tompkins, D. M., A. W. Sainsbury, P. Nettleton, D. Buxton, and J. Gurnell. 2002. Parapoxvirus causes a deleterious disease in red squirrels associated with UK population declines. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **269**:529-533.
- Torchin, M. E., K. D. Lafferty, A. P. Dobson, V. J. McKenzie, and A. M. Kuris. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**:628-630.
- Willis, C. and R. Poulin. 1999. Effects of the tapeworm *Hymenolepis diminuta* on maternal investment in rats. *Canadian Journal of Zoology* **77**:1001-1005.
- Wyatt, K. B., P. F. Campos, M. T. P. Gilbert, S. O. Kolokotronis, W. H. Hynes, R. DeSalle, P. Daszak, R. D. E. MacPhee, and A. D. Greenwood. 2008. Historical Mammal Extinction on Christmas Island (Indian Ocean) Correlates with Introduced Infectious Disease. *PloS one* **3**.
- Zain, S. N. M., J. M. Behnke, and J. W. Lewis. 2012. Helminth communities from two urban rat populations in Kuala Lumpur, Malaysia. *Parasites & Vectors* **5**.

III- Article II. Influence de la communauté bactérienne sur les invasions du rat et de la souris au Sénégal

Invasion success and zoonotic bacteria: a community approach on *Mus musculus domesticus* and *Rattus rattus* in Senegal.

C. Diagne, L. Tamisier, J. d'Ambrosio, M. Galan, O. Fossati, K. Bâ, M. Kane, Y. Niang, M. Diallo, A. Sow, S. Piry, M. Sembène, Nathalie Charbonnel & C. Brouat

En préparation pour un journal à définir

Résumé

L'objectif de cet article est d'évaluer si les communautés de bactéries zoonotiques des rongeurs commensaux pourraient influencer le succès d'invasion du rat noir (*R. rattus*) et de la souris domestique (*M. m. domesticus*) au Sénégal. Dans ce travail, les attendus de trois hypothèses majeures reliant parasitisme et succès d'invasion ont été évaluées le long d'une route d'invasion pour chaque espèce exotique (rat noir, souris domestique) : (i) l'hypothèse *parasite release* : perte de parasites par les rongeurs exotiques en cours d'expansion ; (ii) l'hypothèse *spill-over* : transfert de parasites depuis les rongeurs exotiques vers les rongeurs natifs ; (iii) l'hypothèse *spill-back* : amplification des parasites natifs par les rongeurs exotiques. Les communautés bactériennes ont été décrites via une approche de métagénomique 16S. Des analyses d'écologie des communautés (analyses multivariées et modèles linéaires généralisés), ont permis de tester quels facteurs (environnementaux, intrinsèques à l'hôte et/ou relatifs à l'invasion) influencent les communautés bactériennes zoonotiques sur chaque route d'invasion. A l'exception d'une diminution du niveau d'infection global des populations de *R. rattus* le long de la route d'invasion, nos résultats n'ont validé aucune des prédictions initiales. Nous avons trouvé une influence significative des caractéristiques intrinsèques de l'hôte (sexe et poids) et des conditions environnementales (climat et caractéristiques de l'habitat commensal) le long de chaque route d'invasion. L'approche métagénomique a également permis de dresser une première liste des bactéries zoonotiques transmises par les rongeurs dans une zone relativement sous-documentée à ce niveau.

Invasion success and zoonotic bacteria: a community approach on *Mus musculus domesticus* and *Rattus rattus* in Senegal.

Christophe A. Diagne^{1,2,3}, Lucie Tamisier⁴, Jonathan d'Ambrosio⁴, M. Galan⁴, O. Fossati², Khalilou Bâ², Mamadou Kane², Youssoupha Niang², Mamoudou Diallo², Aliou Sow², Sylvain Piry¹, Mbacké Sembène^{2,3}, Nathalie Charbonnel⁴ & Carine Brouat¹

¹ IRD, CBGP (UMR INRA / IRD / Cirad / Montpellier SupAgro), Campus International de Baillarguet, Montferrier sur Lez, France

² IRD, CBGP (UMR INRA / IRD / Cirad / Montpellier SupAgro), Campus ISRA/IRD de Bel Air, Dakar, Senegal

³ Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences et Techniques, Université Cheikh Anta Diop (UCAD), BP 5005 Fann, Dakar, Senegal

⁴ INRA, CBGP (UMR INRA / IRD / Cirad / Montpellier SupAgro), Campus International de Baillarguet, Montferrier sur Lez, France.

Correspondence: Carine Brouat. carine.brouat@ird.fr

Abstract

Parasites have been recently recognized to play a key role in the outcomes of biological invasions. Focusing on the ongoing invasion of the commensal house mouse (*Mus musculus domesticus*) and the black rat (*Rattus rattus*) in Senegal to the detriment of native *Mastomys* spp., we aimed to test some predictions relating parasitism and invasion success: (i) a loss of natural parasites by invaders during expansion range (enemy release hypothesis); (ii) an acquisition of exotic parasites by native species (spill-over hypothesis); (iii) an invader-related increased transmission risk of native parasites (parasite spill-back hypothesis). Using a 16S-metagenomics approach, we examined the zoonotic bacterial community of both native and invasive rodent species along one invasion route for each invasive species. Except a decrease in overall bacterial prevalence in black rat populations along the invasion route, our results did not match with any predictions of enemy release, spill-over or spill-back. Our findings rather showed that variations in infection rates and species richness were driven by environmental conditions as well as host-related factors (body mass and sex). Our work also leads to a first inventory of rodent-borne zoonotic bacteria in a under-documented region, with direct consequence on both fundamental and applied research.

Keywords: biological invasions; rodents; zoonotic bacteria; enemy release; host-related factors; environment.

1. INTRODUCTION

Parasites, here referred collectively to macroparasites (helminths, arthropods), microparasites (viruses, bacteria, and protozoa) and parasitoids, are ubiquitous in natural systems and can have significant effects on host communities by affecting them at both individual and population levels through strong regulatory effects and selection of life-history traits [1, 2]. They have potentially dramatic, even often hidden, effects on ecosystems in which they are important components [3]. Recently, parasites have been recognized to play a key role in the outcomes of biological invasions [4, 5]. They may also alter the consequences of invasions on health by changing the nature and strength of interactions between invasive and native reservoirs [2]. Once introduction has occurred, parasite transmission may occur from natives to invaders, leading for native hosts to an increase in infection if aliens amplify transmission (spillback; [6]) or a decrease in infection if aliens reduce transmission (dilution effect; [7]). If alien hosts are introduced with some of their parasites, these alien parasites may be transmitted to native hosts, leading to the emergence of new diseases and/or the re-emergence of already known diseases into novel areas, producing high morbidity and mortality in natives (spillover, novel weapon or pathogen pollution; [8-10]). Conversely, rather than introducing or acquiring parasites, invasive species may lose them in the course of invasion. This enemy release - compared with the ancestral or origin range - may benefit invasive hosts if lost parasites had strong negative impacts on host fitness [11, 12] (enemy release. Besides, increased growth or reproduction may occur through a re-allocation of resources from immunity to other life-history traits, what may enhance invader competitive advantage in their novel range [13, 14].

Despite a burgeoning interest in the relationships between parasitism and invasion this last decade [15], there is still large biases in biological models [16] as well as in parasite taxa investigated. To our knowledge, the role of microbial communities on animal species invasion success remain scarcely explored, although they are known to significantly affect host fitness [17]. Until recently, microorganisms in animal reservoirs were mostly identified using species-specific detection tests, leading to the non-detection of unknown and/or unexpected parasites in a particular host species or geographic site [18]. The recent advent of high throughput sequencing now enables to assess microbial diversity, without any *a priori*, at both the host individual and population levels [18]. Such information are of vital importance to describe the transmission dynamics of microorganisms within the host communities during invasion and to understand the role and consequences of these parasite communities on invasion success [19].

In this paper, we examine the pathogenic bacterial community of commensal invasive and native rodents in the context of two ongoing invasions in Senegal (West Africa), involving the house mouse (*Mus musculus domesticus*) and the black rat (*Rattus rattus*). These two murid rodents are considered to be major invasive species (Global Invasive Species Database - <http://www.issg.org/database/>). In Senegal, their ongoing spread modifies the distribution range of native rodents (mostly *Mastomys* species) within commensal habitats, restricting them to villages at or beyond the invasion front. Our study takes advantage of this natural design to test some expected outcomes of the hypotheses relating invasion success and parasitism. We characterized the pathogenic bacterial community of invasive and native hosts using a 16S-metagenomics approach (e.g., [20]). This approach offers powerful opportunities to detect all bacteria genera present in a given host organ without any *a priori* [18]. Besides, it allows to characterize the bacterial community within a large number of hosts, what is crucial when carrying out parasitological studies in a biological invasion context.

We compared bacterial communities of native and invasive rodents trapped in commensal habitats along an invasion route for each of the invasive rodent taxon. Our aim is to test whether bacterial community structure corresponds to some of the expected outcomes of the hypotheses relying parasitism and invasion success, such as (i) a loss of parasites by invasive species along the invasion route under the enemy-release hypothesis, (ii) the occurrence of novel parasites in native hosts at the invasion front under the spill-over hypothesis, or (iii) an increase of native parasite abundance and/or prevalence on native hosts at the invasion front compared to non-invaded areas under the spill-back hypothesis. Besides, this work should enable to deliver a list of rodent-borne bacteria, some of them being pathogenic to humans that occurred within commensal habitats of Senegal. Such result is of main importance for Public Health issue as rodent-related pathologies still remain under-documented in Senegal [21-23].

2. MATERIALS & METHODS

Ethics statement

Trapping campaigns inside villages and private lands were conducted with permission given by the adequate institutional and familial authorities. All procedures were designed to minimize animal suffering and were approved by the official guidelines of the American Society of Mammalogists [24]. None of the rodent species investigated in the present study has protected status (see UICN and CITES lists). The spleen samples were sent in dry ice to Montpellier (France), paying attention to comply with current Senegalese and French legislations.

Study system

The invasion histories of *R. rattus* and *M. m. domesticus* in Senegal have been well studied these last decades and described elsewhere ([25, 26] and references therein). Briefly, the distribution of invasive populations in Senegal covers most of the northern and central part of the country for *M. m. domesticus*, and most of South Senegal under Gambia for *R. rattus* (Figure 1). Both rodents were introduced into Senegal by European explorers and settlers from the 15th century. Until the beginning of the 20th century, they remained restricted to coastal areas where they have settled in sustainable populations. With the further development of road infrastructures and commercial activities in the inland areas, black rat and house mouse have progressively expanded their distribution eastwards [26, 27]. The settlement of rat and mouse populations lead to changes in commensal native rodent communities of Senegal, which are dominated by *Mastomys erythroleucus*, and *Ma. natalensis* in south-eastern Senegal. In invaded areas, these *Mastomys* sp. may only be found in semi-natural and natural habitats such as fields, being restricted to villages at or beyond the invasion front (Figure 1) [26, 28].

Sampling design

Rodent sampling was designed to reflect a spatial and temporal continuum in the invasion process. We used both data from historical records [26, 27], population genetics studies [25, 29], and from longitudinal sampling surveys carried out in rodent communities of Senegal since the 1980s (Sahelo-Soudanian Rodent Database: http://www.bdrss.ird.fr/bdrsspub_form.php [28] to select sampling sites belonging to three ‘categories of invasion status’. For each invasion route, these categories were (i) coastal sites of long-established invasion, where rats/mice have settled in large and permanent populations since at least the 18th-19th century and have excluded native rodents from commensal habitats, (ii) invasion front sites where invasive rodents recently arrived (10-30 years ago) and currently co-occur with native ones, (iii) non-invaded sites where only native species are known to occur in commensal habitats, what concerned the eastern part of Senegal. Three to six sites were systematically sampled per category (Figure 1).

Rodent sampling

Live trapping of rodents was conducted inside human dwellings (houses, storerooms or shops) from March-April 2013 for the mouse invasion route and from November 2013-February 2014

for the rat invasion route. We used the commensal rodent sampling protocol described in [26]. At least 120 traps were set in each site between one to three nights and checked once in the morning, to ensure the capture of around twenty adult individuals for each rodent species in each sampling site. Trapped rodents were euthanized by cervical dislocation and dissected using alternatively two sets of instruments successively washed in beach, water and alcohol after each autopsy, in order to prevent cross contamination [30]. Sex, age, body mass and measurements, and reproductive status were systematically recorded for each rodent individual. Finally, spleens were carefully removed from rodents, placed in RNAlater storage solution, stored at 4°C one night and then at -20°C until further analyses. Rodents were identified at the species or subspecies level using morphometrics [28] complemented by molecular approaches (specific gene-based RFLP; ZFY2 for *M. musculus* subspecies, cytochrome b for *Mastomys* spp.).

Bacterial molecular screening

We used a 16S metagenomics approach to get an exhaustive description of the whole bacterial pathogenic community infecting sampled rodents, following Galan et al. (in prep). Briefly, genomic DNA was extracted from the spleen using DNeasy 96 Tissue Kit (Qiagen) and screened via Illumina MiSeq technology using a slightly modified version of the universal primers of Kozich et al. [31] to amplify a 251bp portion of the V4 region (V4F: GTGCCAGCMGCCGCGGTAA; V4R: GGACTACHVGGGTWTCTAATCC). This hyper variable region of the 16S rRNA gene allows an accurate taxonomic assignation of bacteria to the genus level [32] for a wide range of bacteria. The MiSeq data was processed with the program MOTHUR v1.34, and taxonomic assignation was performed using the SILVA SSU Ref database v119 as a reference. The reads generated by molecular barcoding were clustered into Operational Taxonomic Units (OTUs) with a 3% divergence threshold. Finally, the data were filtered following Galan et al. (in prep) to eliminate false positive and false negative results for each bacterial OTU. The presence of a given OTU within a given rodent was next validated using a systematic replicate analysis. Results were then summarized using a presence/absence dataset.

Environmental data

Each sampling site was characterized using climatic and commensal habitat parameters. Climatic data were retrieved from local weather stations were collected from the period 1997-2012 (data available on <http://www.ncdc.noaa.gov/cdo-web/datasets> for temperatures, and <http://richardis.univ-paris1.fr/precip/rainser1.html> with GPCP-1DD as the source of data for

rainfall). We included rainfall data in mm (for each year: cumulated annual rainfall, Cumulated rainfall during the rainy season, minimum and maximum monthly rainfall during the rainy season) and temperature data in degrees Celsius (for each year: monthly mean, monthly mean minimum, monthly mean maximum, minimum of monthly mean minimum and maximum of monthly mean maximum). Commensal habitat characteristics were recorded during trapping sessions. In particular, we recorded for each sampled room the material used (sand, banco, cement, sheet metal) of each part of the building (floor, wall, ceiling), the type of room (dwelling house, shop, storehouse, kitchen) and for each site the inhabited area surface estimated using Google Earth Pro 7.1.

Statistical analyses

Each invasion route was investigated separately.

We first used the R package *ade4* v1.4-16 [33] to carry out multivariate analyses. A 2-stage Principal Component Analysis (PCA) was performed independently for evaluating climatic (mean values respective standard deviation) and commensal habitat (proportion data) differences between site categories of invasion status. Sampling sites were used as observations. As many indicators appeared highly correlated (> 0.75), we kept only one variable in each set of highly correlated variables, based on both contributions to the axis construction and quality. Correspondence analysis (CoA) was carried out to check for any structure of the bacterial community structure according to host species and/or category of invasion status (invaders in sites of long-established invasion; invaders on invasion front; natives on invasion front; and natives in non-invaded sites). We considered host individuals as observations and OTUs were included when their overall prevalence reached at least 5%. The structure observed was tested statistically using a Between/Within-groups Analysis (BWA) based on Monte-Carlo tests (999 permutations) [34].

We next tested some expected outcomes of the hypotheses relating parasitism and invasion success using GLMs. We conducted separate analyses for native and invasive species subsets, as expected outcomes differed between them. For invasive rodents, we expected a loss of bacteria along the invasion route according to the enemy-release hypothesis. For native rodents, we expected an increase of parasite abundance, prevalence and/or diversity under the spill-back and spillover hypotheses in sites located within the invasion front, *i.e.*... where there is co-occurrence with invasive rodents compared to non-invaded localities. Distinguishing between these two latter hypotheses depends on the identity (novel or local) of the bacteria. We performed generalized linear models (GLMs) with overall bacterial incidence (infection by at

least one OTU), specific bacterial incidence (infection by a specific OTU) and individual species richness (number of OTUs recorded in a single host) as response variables to test these hypotheses. Only OTUs that showed overall prevalence higher than 10% were considered in these analyses. We assumed a binomial distribution (quasibinomial if overdispersion) for incidence data and a Poisson distribution (negative binomial if overdispersion) for species richness. The full model included individual host factors (sex and body mass), invasion status (long-established vs invasion front for invaders, invasion front vs not invaded for natives), environmental characteristics (coordinates retrieved from first PCAs axes, unless a strong correlation was detected graphically between invasion status and these coordinates), and pairwise interactions between host factors and invasion status. The best-fitting model was selected based on a goodness-of-fit criterion, the Akaike's Information Criterion with correction for samples of finite size (AIC). We then chose the most parsimonious model among those selected within two AIC units of the best model. *P*-values were obtained by stepwise model simplification using likelihood-ratio tests [35]. For each final model, linear regression residuals were checked to ensure that regression assumptions regarding normality, independence and homogeneity of variance were met [35]. All analyses were performed using lme4 v1.1-8 (Bolker, 2015) and MuMIn v1.15.1 (Bartoń, 2015) R packages.

3. RESULTS

A total of 703 rodents belonging to 3 species (202 *M. m. domesticus* and 145 *Ma. erythroleucus* on the mouse invasion route; 189 *R. rattus*, 50 *Ma. erythroleucus* and 93 *Ma. natalensis* on the rat invasion route) were collected in the 25 sampled sites (Figure 1). Table 1 showed the numbers of rodents analysed per host species in each sampled site for each invasion route. In sites of long-established invasions, only invasive rodents were captured, with the exception of some *Ma. erythroleucus* individuals ($n = 24$) in sites of the rat invasion route. These individuals were not included in analyses due to low sample size. In sites corresponding to the invasion front, native rodents largely co-occurred with invasive ones, although being nearly systematically less abundant even absent as in the site of Croisement Boube. This case highlights the rapid extirpation of native *Ma. erythroleucus* by the house mouse in this recent village. Native rodent communities were largely dominated by *Ma. erythroleucus* along the mouse invasion route, whereas *Ma. erythroleucus* and *Ma. natalensis* dominated along the rat invasion route. Both native sister species co-occur only in the non-invaded site of Bransan. Due to low sample sizes, we did not disentangle the two sister species of *Mastomys* in the analyses focusing on the rat invasion route.

Environmental characterization of sampled localities

BWA analyses revealed significant climatic differences both along the mouse and the rat invasion routes, with sites of long-established invasion significantly different from eastern invasion front and non-invaded sites (Monte-Carlo test, $p < 0.05$; Figure 2a, 3a). As expected, climate in long-established invasion sites is cooler and drier than in other localities along the mouse invasion route, and more humid than in other sites along the rat invasion route. Commensal habitat characteristics did not change with invasion status along the rat invasion route (Monte-Carlo test, $p > 0.05$; Figure 3b), but non-invaded sites were significantly different from the other sites sampled along the mouse invasion route (Monte-Carlo test, $p < 0.05$; Figure 2b), suggesting more traditional buildings in non-invaded areas.

Bacterial community structure

Prevalence data of each bacterial OTU were summarized in tables 2 and 3 per rodent host species for each site.

Along the mouse invasion route, six OTUs were found within rodents sampled: *Bartonella*, *Mycoplasma1*, *Mycoplasma3*, *Ehrlichia*, *Borrelia*, *Orientia*. *Orientia*, the more prevalent OTU in *M. m. domesticus* (22.3%), was found specifically within this host species. *Mycoplasma* was the dominant OTU found in *Ma. erythroleucus* (35.2%). This OTU was also found at high rates (> 10%) in *M. m. domesticus* from both invasion front and sites of long-established invasion. Except *Orientia*, all the OTUs were found in both invasive and native host species. Nevertheless, only three OTUs, *Mycoplasma1*, *Ehrlichia* and *Borrelia*, were found in both host species whatever the invasion status of the sampled locality.

Along the rat invasion route, twelve OTUs were found within rodents sampled: *Bartonella*, *Mycoplasma1*, *Mycoplasma2*, *Mycoplasma3*, *Mycoplasma4*, *Mycoplasma5*, *Mycoplasma6*, *Ehrlichia*, *Borrelia*, *Orientia*, *Streptobacillus*, *Rickettsia*. Four OTUs showed host specificity: *Mycoplasma2*, *Mycoplasma4*, *Rickettsia* in *R. rattus*; *Orientia* in *Ma. natalensis*. The more prevalent OTUs were *Mycoplasma2* in *R. rattus* (47.6%), *Bartonella* in *Ma. erythroleucus* (70.3%) and *Ma. natalensis* (78.5%). Four OTUs, *Bartonella*, *Mycoplasma1*, *Mycoplasma3* and *Streptobacillus* were found in both invasive and native species whatever the invasion status of the sampled site.

On both invasion routes, COA analyses on bacterial community structure showed a significant effect of the specific invasion status (Figure 4a, Figure 5a; Monte-Carlo (MC) tests: $p < 0.05$) and of the host species (Figure 4b, Figure 5b; MC tests: $p < 0.05$).

Factors influencing bacterial community structure along invasion routes

Mouse invasion route. For *M. m. domesticus*, generalised linear models (GLMs) revealed that host sex was associated with significant variations in overall bacterial incidence ($F_{1,200} = 5.20, p = 0.0225$), individual species richness ($F_{1,200} = 7.66, p = 0.0057$) and specific incidence of *Mycoplasma1* ($F_{1,200} = 5.88, p = 0.0153$), with higher values in males than in females (Table 4). Specific incidence of *Mycoplasma1* was also influenced by climatic conditions ($F_{1,199} = 19.54, p < 0.0001$) and commensal habitat characteristics ($F_{1,198} = 9.02, p = 0.0027$). Habitat equally affected specific incidence of *Orientia* ($F_{1,200} = 9.06, p = 0.0026$). For *M. erythroleucus*, host sex was also found significant in the final models for specific incidence of *Borellia* ($F_{1,143} = 6.78, p = 0.0092$) and *Ehrlichia* ($F_{1,143} = 5.75, p = 0.0165$). Besides, body mass was correlated with the specific incidence of *Borellia* ($F_{1,142} = 5.65, p = 0.0174$) and *Ehrlichia* ($F_{1,167} = 6.25, p = 0.0155$), but in contrasting patterns: heavier the individuals, higher the incidence of *Ehrlichia* whilst the opposite situation was detected for *Borellia*. In addition, climatic variations in mouse invasion route significantly impacted overall bacterial incidence ($F_{1,143} = 5.26, p = 0.0219$), individual species richness ($F_{1,142} = 4.45, p = 0.0349$), specific incidence of *Mycoplasma1* ($F_{1,143} = 16.59, p < 0.0001$), *Mycoplasma3* ($F_{1,143} = 17.31, p < 0.0001$) and *Ehrlichia* ($F_{1,141} = 5.86, p = 0.0124$). We also found a significant effect of interaction between sex and invasion status highlighting a lower bacterial species richness in males from invasion front compared to those from non invaded localities ($F_{1,143} = 4.92, p = 0.0266$).

Rat invasion route. For *R. rattus*, GLMs revealed that overall bacterial incidence decreased slightly on invasion front compared with long-established invasion sites ($F_{1,186} = 3.99, p = 0.0449$). Host sex as well as body mass were the main driver of bacterial infection in *R. rattus* (table 4): males had higher overall bacterial incidence ($F_{1,187} = 5.65, p = 0.0175$) and individual species richness ($F_{1,187} = 7.12, p = 0.0076$) than females; equally, heavier individuals exhibited higher overall infection rates ($F_{1,185} = 19.3, p < 0.0001$), species richness ($F_{1,186} = 14.52, p < 0.0001$) and specific incidence of *Mycoplasma2* ($F_{1,187} = 19.94, p < 0.0001$). Commensal habitat characteristics also affected significantly overall bacterial incidence ($F_{1,184} = 4.95, p = 0.0260$).

For *Mastomys*, we also found a positive correlation between host body mass and overall bacterial incidence ($F_{1,141} = 6.53, p = 0.0106$), individual species richness ($F_{1,140} = 11.67, p = 0.0006$), specific incidence of *Mycoplasma1* ($F_{1,140} = 33.64, p < 0.0001$) and *Bartonella* ($F_{1,143} = 5.56, p < 0.0186$). Males were associated to higher species richness ($F_{1,143} = 7.24, p = 0.0071$) and specific incidence of *Mycoplasma1* ($F_{1,143} = 8.73, p = 0.0031$) than females. Besides, commensal habitat characteristics influenced significantly overall bacterial incidence ($F_{1,143} = 10.84, p = 0.0010$), species richness ($F_{1,143} = 5.56, p = 0.0183$), specific incidence of *Bartonella* ($F_{1,143} = 30.03, p < 0.0001$) and *Mycoplasma3* ($F_{1,143} = 17.97, p < 0.0001$).

4. DISCUSSION

Our results showed that overall bacterial prevalence in black rat populations decreased along the invasion route as expected under the predictions of enemy release. This result is the only one providing a coherent pattern with one of the hypotheses relating invasion and parasitism. In contrast, we found that environmental conditions (both climate and commensal habitat) and host-related factors (body mass and sex) strongly influenced the patterns of bacterial infections, whatever the invasion route or host species considered. These results are discussed below.

Host-related factors associated with pathogenic bacteria

We emphasized several host-related factors that significantly influenced the risk of zoonotic bacteria in terms of community diversity or OTUs presence/absence. Results were consistent with previous studies that showed the relationships between host body mass [36] or sex [37, 38] and parasitism, although the non-universality of these patterns has been demonstrated [39].

In general, we found that infection rates and bacterial species richness were significantly higher in large than in small hosts (Table 4). The effect of body mass (as proxy for exploitable host body surface) on parasite bacterial infection may be expected because larger hosts are likely to provide parasites with more resources (food and space), and may have greater home range [40], what may increase contact rates with parasites [41]. The only exception was a negative relationship between occurrence of infection and body mass for *Borrelia* infection in *M. erythroleucus* on the mouse invasion route. This pattern might arise if body mass reflects body condition; so that lower body mass and higher infection rate could be indicative of poor nutritional status [42]. Underfed hosts are expected to be less resistant to parasites due to high energy costs of immune response and to resource reallocation to other needs than immunity [43].

We also found that males were more parasitized than females (Table 4). Male-biased parasitism (higher bacterial infection rates and species richness in males than in females) may be due to profound sexual differences in anatomy, physiology, behaviour, and evolutionary roles review [44]. Indeed, androgens, in particular testosterone, are associated with immunosuppressive properties [45] but see [46]. Moreover, intersexual behavioural differences may also contribute to this immune dimorphism. In many rodent species, males have larger home range sizes and higher rates of mobility than females, increasing their probability of encountering parasites [47]. Conversely, males may offset investment in grooming with time spent seeking out or competing for females [48]. Besides, they tend to engage (more than females) in risk-taking behaviors such as aggressiveness [49]. These attributes may in turn increase the probability of encountering and/or exchange parasites with each other, leading to higher infection rates [47] and parasite species richness [44]. Also, males tend to be in poorer body condition than females because of their behavioral and ecological activities; this state may contribute to increase their susceptibility to infection [49].

It has been often argued that male-biased parasitism is related to sex differences in body mass [37]. In a meta-analysis, [36], showed that in mammalian species the larger sex was more heavily parasitized. Mammalian species are often characterised by sexual size dimorphism with males being larger than females. Consequently, it was often unclear whether the reported cases of male-biased infestation resulted from either gender- related difference in spatial behaviour and/or immunocompetence [50] or merely from differences in body mass [51]. The results of previous studies [37] supported the idea that one of the mechanisms behind male-biased parasitism is gender differences in body mass. However, these studies have been carried out on a very limited number of host species in the same geographic region (Europe) [39]. In our study, there is no significant sex-related difference in body mass for none of the host species (Mann-Whitney U tests, $p > 0.05$). Therefore, we can argue that both host body mass and sex drive infection rates and richness by zoonotic bacteria in commensal rodents in Senegal.

Environmental factors and the risk of pathogenic bacteria

Environmental factors (climate and/or commensal habitat characteristics) almost systematically explained a significant part of the variations observed in pathogenic bacterial community structure, whatever the invasion route and the host species considered. This may be explained by the fact that (i) except *Mycoplasma* and *Streptococcus*, all pathogenic bacteria recovered in the current study are transmitted by arthropod vectors (including fleas, ticks, flies, mosquitoes) and possibly mites and (ii) non-vectored bacteria are found during at least one part of their life

cycle in the external environment (e.g., soil, water, mucosal surfaces) (see [18] for a description of the biology of each bacterial genera/OTU). It is well known that climate (including temperature and rainfall patterns) influences arthropod vectors, their life cycles and life histories, resulting in changes in both vector and pathogen distribution and changes in the ability of arthropods to transmit pathogens [52]. Climate is a major environmental driver influencing the way pathogens interact with both the arthropod vector and the human or animal host [53]. Also, commensal habitat characteristics (e.g., soil structure, building conditions: [54, 55]; or other characteristics related to urbanization) is likely to impact strongly ecology and behaviour of arthropod vectors [56]. Therefore, climate and commensal habitat characteristics represent an important issue to be considered when studying bacterial community dynamics.

Community structure of pathogenic bacteria and invasion

The bacterial overall prevalence in *R. rattus* populations slightly decreased along the invasion route, what corroborates some predictions of the enemy release. This decrease might be explained by a limited number of black rats involved in the invasion process and/or an inability of some exotic parasites to persist and establish in the new environment at the invasion front (see [57] for specific mechanisms involved). This parasite loss was not detected at specific OTU levels showing prevalence higher than 10%, suggesting that mainly rare bacterial OTUs, expected to not impact significantly hosts at a population level, were lost along black rat spread. The loss of several rare parasites may even reduce parasite-parasite competition within host infracommunities, leading to higher abundance/density of the remaining parasites and negative effects on host fitness [58]. Therefore, the observed decrease of the overall infection rate on black rat populations during invasion course may not have positive effects on invasion success. We did not find any patterns expected under the spill-back and spill-over hypotheses, whatever the invasion route considered. A potential explanation may concern the high host preference or specificity of bacterial genera observed in our results. It may be at least partly due to host and/or bacteria genetic backgrounds mediating host competence to acquire, maintain and transmit the parasite [59]. As such, Badenhorst et al. [60] showed that the intracellular bacterium *Orientia tsutsugamushi* was highly prevalent in *Rattus* spp. from South-East Asia but was not found in *Mus* spp. living in the same biogeographical areas. Host specificity could appear even stronger in our dataset if we had information on the potentially different bacterial species confounded within the OTUs detected by the 16S metagenomics approach.

Our results also showed that for *M. erythroleucus* on the mouse invasion route, males from non-invaded sites exhibited higher bacterial species richness than those from invasion front.

Although it needs to be further explored, this result may suggest decreased mobility, mating activities and risk-taking behaviors when invaders are present.

Hence, our study gave low support to hypotheses relating parasitism and invasion success. Bacteria might not be the most important group of parasites involved in these invasions. For instance, a companion study focusing on helminth communities along the same invasion routes suggested parasite loss that were more consistent with the enemy-release hypothesis (Diagne et al. in prep.) Although the implication of bacteria was assessed in previous invasion case [61], the causes and mechanisms underlying invasions are expected to vary with each colonisation history, partly due to environmental and demographic stochasticity.

Alternatively, bacteria might be important for invasion success but some methodological limitations may bias our results: i) we may have missed important bacteria. Indeed, pathogenic bacteria that not circulate in the bloodstream were not included in our analyses, although they may impact significantly their hosts and *in extenso* the invasion process. Besides, we focused here on pathogenic bacteria only whilst a large number of bacterial commensals and saprophytes could become opportunistic pathogens under certain conditions; ii) as described above, we are aware of the poor accuracy of 16S metagenomics data at the species taxonomic level. Using RNA-Seq approach on French rodents, Razzauti et al. [18] showed that the seven distinct bacterial genera found using 16S metagenomics actually corresponded to eleven bacterial species. Such situation may lead to misinterpretation of our results with regard to hypotheses assuming that both natives and invaders share parasites at the invasion front, or that same OTUs are found for a given host species between invasion status categories; iii) it is possible that bacterial spill-over has occurred, but was undetected as a consequence of high level of virulence of exotic bacteria on native rodents.

Finally, other mechanisms than those related to parasitism may impact the invasion success of mice and rats in Senegal. For instance, black rat invasion success in many islands seemed to be mainly driven by competition [62]. In Senegal, black rats have been shown to be larger and more aggressive than *Mastomys* individuals [28]. Competition may lead to the elimination of native species or force them to leave the local territory through fights or limited access to resources [62]. Conversely, house mice are poor competitor against native rodents [63] probably due to their small size. While competitive dominance through direct aggressive encounter is often linked to size [64], exploitation competition can give a significant advantage to smaller species that can make better use of the resources [62].

Impact for Public Health issue

Research on zoonotic bacteria in rodent natural populations remains scarce in Africa. To our knowledge, existing studies focused on *Borelia* species in different parts of the African continent (e.g., [23]) and showed that several rodent species, including exotic *M. m. domesticus* and *R. rattus*, were infected. In this study, the use of high throughput sequencing technologies enables to provide the first global picture of zoonotic bacteria found in commensal rodents in Senegal. Unforeseen bacteria were found in rodent samples, either because the bacterium was not previously observed in the studied geographic area or because it was not expected in commensal rodents. For instance, *Orientia*, *Bartonella*, *Ehrlichia* and *Mycoplasma* genera have never been found in Africa, although they have already been recorded in rodents from other continents [65, 66]. Invasive rodents were shown to carry some of these bacteria, such as *Mycoplasma* for black rat and *Orientia* for house mouse [67].

The detection of these bacteria in Senegal may be of significant health concern, as they are responsible for pathologies such as pneumonia, arthritis, lyme disease or scrub typhus [18, 68] in many mammal species including humans. Moreover, global change in developing countries could lead to increased problems with rodent-borne pathogens as the distribution of rodent species, arthropods and thus also pathogens linked to these species could be strongly influenced [69]. Studying the dynamics and epidemiology of these bacteria is thus crucial for public health issue, especially in the context of rodent invasion as it might lead to zoonosis emergence.

CONCLUSION

Except a decrease in overall bacterial prevalence in black rat populations along invasion gradient, our results did not match with any predictions of enemy release, spill-over or spill-back along both invasion routes. Our findings rather showed that variations in infection rates and species richness were driven by environmental conditions as well as host-related factors, namely body mass and sex. The results obtained using high throughput sequencing technologies allowed us to generate a first inventory of potentially zoonotic bacteria in rodent samples without any *a priori* on their presence. This work thus highlighted the potential of these genomic approaches for the surveillance of neglected and emerging diseases in under-documented regions.

However, the approach presented here should be envisaged as an initial screening of bacterial communities that can be performed in very large biological samples. Based on these preliminary results, other complementary methods [18] (see Razzauti et al. 2015) could then be employed

for bacterial species-level assignment, with direct consequence on both fundamental and applied research.

Table 1: Sample size for each site by host species for a) the mouse invasion route and b) the rat invasion route. Sites of long-established invasion are marked with an asterisk; recently invaded areas are in bold; non-invaded areas are in italics. In parentheses, the code used for each sampling site. ‘-’ indicates that no rodent was trapped or analysed.

a)

Sites (code)	Latitude (N)	Longitude (W)	Host species	
			<i>M. m. domesticus</i>	<i>Ma. erythroleucis</i>
Dagathie (DAG)*	15.625727	-16.251872	24	0
Mbakhana (MBA)*	16.08979	-16.368992	26	0
Thilene (THL)*	16.265439	-16.180096	19	0
Ndombo (NDB)*	16.437932	-15.703327	21	0
Dodel (DOD)	16.487509	-14.426161	20	20
Aere Lao (AEL)	16.402435	-14.320372	25	20
Croisement Boube (CRB)	16.492665	-15.009187	27	0
Dendoudi (DEN)	15.391824	-13.537753	15	22
Lougue (LOU)	16.062953	-13.913822	25	20
<i>Doumnga Lao (DOL)</i>	16.336847	-14.220482	0	20
<i>Lambango (LAM)</i>	15.463697	-13.539967	0	21
<i>Sare Maounde (SAM)</i>	15.980607	-13.914124	0	9
<i>Diomandiou walo (DIW)</i>	16.492665	-15.009187	0	13

b)

Sites (code)	Latitude (N)	Longitude (W)	Host Species		
			<i>R. rattus</i>	<i>Ma. erythroleucis</i>	<i>Ma. natalensis</i>
Marsassoum (MAR)*	12.833965	-15.976016	25	3	-
Diakene-Wolof (DIK)*	12.4564	-16.64	24	7	-
Diattacounda (DIT)*	12.572126	-15.682455	27	14	-
Tobor (TOB)*	12.668729	-16.251157	21	-	-
Badi Nieriko (BAN)	13.377332	-13.375888	21	13	-
Boutougoufara (BOU)	13.398002	-12.485761	28	21	-
Kedougou (KED)	12.553704	-12.179471	21	-	22
Soutouta (SOU)	13.803196	-12.715243	22	12	-
<i>Bransan (BRA)</i>	13.262867	-12.103253	-	4	23
<i>Mako (MAK)</i>	12.856785	-12.351165	-	-	24
<i>Segou (SEG)</i>	12.410302	-12.28291	-	-	24

Table 2: Prevalences in % [with 95% confidence intervals calculated with Sterne’s exact method] of OTUs detected in *M. m. domesticus* and *Ma. erythroleucus* for each sampling site from the house mouse invasion route. OTUs in bold are those selected for performing GLMs.

Sites	Host species	<i>Bartonella</i>	<i>Mycoplasma1</i>	<i>Mycoplasma3</i>	<i>Ehrlichia</i>	<i>Borrelia</i>	<i>Orientia</i>
DAG	<i>M. m. domesticus</i>		29.2 [13.9 - 50.0]				54.2 [34 - 73.3]
MBA	<i>M. m. domesticus</i>		11.5 [3.2 - 30.4]		7.7 [14.0 - 25.0]	3.8 [0.2 - 18.8]	
THL	<i>M. m. domesticus</i>		21.1 [7.5 - 44.6]	11.5 [3.2 - 30.4]			11.5 [3.2 - 30.4]
NDB	<i>M. m. domesticus</i>	4.8 [0.3 - 23.3]					38.1 [19.7 - 60.0]
DOD	<i>M. m. domesticus</i>		10.0 [1.8 - 32.0]				40.0 [20.9 - 63.0]
AEL	<i>M. m. domesticus</i>		48.0 [29.6 - 68.3]			4.0 [0.2 - 19.6]	28.0 [13.4 - 48.0]
CRB	<i>M. m. domesticus</i>		3.7 [0.2 - 18.1]			3.7 [0.2 - 18.1]	11.0 [3.1 - 29.2]
DEN	<i>M. m. domesticus</i>				33.3 [14.2 - 60.3]		6.7 [0.4 - 30.2]
LOU	<i>M. m. domesticus</i>				20.0 [8.2 - 40.0]	20.0 [8.2 - 40.0]	4.0 [0.1 - 26.5]
DOD	<i>Ma. erythroleucus</i>			5.0 [0.3 - 24.4]	25.0 [10.4 - 47.5]		
AEL	<i>Ma. erythroleucus</i>		5.0 [0.2 - 24.4]	45.0 [24.2 - 68]	20.0 [7.1 - 42.4]		
DEN	<i>Ma. erythroleucus</i>		40.9 [22.2 - 61.7]	77.3 [54.7 - 90.6]	9.1 [1.6 - 29.1]	13.6.0 [3.28- 33.8]	
LOU	<i>Ma. erythroleucus</i>	5.0 [0.3 - 24.4]			55.0 [32.0 - 75.6]	25.0 [10.4 - 47.5]	
DOL	<i>Ma. erythroleucus</i>			30.0 [14.0 - 52.5]	15.0 [4.2 - 37.2]	10.0 [1.8 - 32.0]	
LAM	<i>Ma. erythroleucus</i>	9.5 [1.7 - 30.5]	28.6 [13.3 - 50.6]	52.4 [30.5 - 72.4]	33.3 [15.9 - 55.5]	33.3 [15.9 - 55.5]	
SAM	<i>Ma. erythroleucus</i>				33.3 [9.8 - 67.7]	22.2 [4.11 - 55.8]	
DIW	<i>Ma. erythroleucus</i>	38.5 [16.6 - 65.8]	30.8 [11.3 - 58.6]	53.8 [26.1 - 77.6]			

Table 3: Prevalence in % [with 95% confidence intervals calculated with Sterne’s exact method] of OTUs detected in *R. rattus*, *Ma. erythroleucus* and *Ma. natalensis* for each sampling locality from the black rat invasion route (details on codes are provided in table 1). OTUs in bold are those selected for performing GLMs.

Sites	Host species	Bartonella	Mycoplasma1	Mycoplasma2	Mycoplasma3	Mycoplasma4	Mycoplasma5	Mycoplasma6	Ehrlichia	Borrelia	Orientia	Streptobacillus	Rickettsia
MAR	<i>R. rattus</i>			72 [52.0 - 86.6]		24.0 [11.0 - 43.9]							
DIK	<i>R. rattus</i>			20.0 [8.2 - 39.8]								4.0 [0.2 - 19.6]	
DIT	<i>R. rattus</i>	11.1 [3.1 - 29.2]		51.9 [33.1 - 70.8]		33.3 [18.1 - 53.8]						11.1 [3.1 - 29.2]	
TOB	<i>R. rattus</i>	4.8 [0.3 - 23.3]		81.0 [59.7 - 93.2]									4.8 [0.3 - 23.3]
BAN	<i>R. rattus</i>			61.9 [40.3 - 80.3]		9.5 [1.7 - 30.5]							
BOU	<i>R. rattus</i>	3.6 [0.2 - 17.5]	3.6 [0.2 - 17.5]	25.0 [12.0 - 44.6]	3.6 [0.2 - 17.5]								
KED	<i>R. rattus</i>	4.8 [0.3 - 23.3]											4.8 [0.3 - 23.3]
SOU	<i>R. rattus</i>			72.7 [50 - 87.4]		4.5 [0.1 - 22.9]			36.4 [18.7 - 58.2]	27.3 [12.6 - 50.0]			
BAN	<i>Ma. erythroleucus</i>	53.8 [26.1 - 77.6]			53.8 [26.1 - 77.6]								23.1 [6.6 - 52]
BOU	<i>Ma. erythroleucus</i>	90.5 [69.5 - 98.3]	4.8 [0.3 - 23.3]		71.4 [49.4 - 86.8]								14.3 [4.0 - 35.4]
SOU	<i>Ma. erythroleucus</i>	8.3 [0.4 - 37.0]	16.7 [3.1 - 45.7]		58.3 [29.4 - 81.9]		8.3 [0.4 - 37.0]	8.3 [0.4 - 37.0]	41.8 [18.1 - 70.6]	16.7 [3.1 - 45.7]			16.7 [3.1 - 45.7]
BRA	<i>Ma. erythroleucus</i>	100 [47.3 - 100.0]	75 [24.9 - 98.7]		75.0 [24.9 - 98.7]		50.0 [9.8 - 90.2]	50 [9.8 - 90.2]					
KED	<i>Ma. natalensis</i>	59.1 [38.3 - 77.8]	59.1 [38.3 - 77.8]		13.6 [3.8 - 33.8]								4.5 [0.2 - 22.2]
BRA	<i>Ma. natalensis</i>	73.9 [52.2 - 88.0]	43.5 [24.7 - 64.0]		8.7 [1.6 - 27.8]		8.7 [1.6 - 27.8]	21.7 [9.0 - 43.3]				4.3 [0.2 - 21.3]	
MAK	<i>Ma. natalensis</i>	83.3 [62.8 - 94.1]	41.7 [23.4 - 62.8]		58.3 [37.3 - 76.6]			20.8 [8.6 - 41.5]				4.2 [0.2 - 20.4]	
SEG	<i>Ma. natalensis</i>	95.8 [79.6 - 99.8]	37.5 [20.4 - 58.5]		87.5 [69.0 - 96.5]		8.3 [1.5 - 26.7]	12.5 [3.5 - 31.0]					

Table 4: Significant results of the Generalized Linear Models (GLMs) for the different variable responses, along the a) mouse and b) rat invasion routes. AICc: Akaike's information criterion with correction for finite sample size. Δ indicates the difference between the model chosen and the model with the lowest AICc. M: Males; F: Females. LRT: Likelihood-ratio test. LI: localities of long-established invasion; IF: localities on the invasion front; NI: non-invaded localities.

a)

Host species	Response variable	AICc (Δ)	Significant factors	Df	LRT	<i>p</i> -value	
<i>M. m. domesticus</i>	Overall prevalence	269.2 (0.99)	Sex (M > F)	1	5.20	0.022	
	Species richness	356.4 (1.88)	Sex (M > F)	1	7.65	0.005	
	<i>Mycoplasma1</i>		143.1 (1.65)	Sex (M > F)	1	5.88	0.015
				Commensal habitat	1	9.01	0.002
				Climate	1	19.53	< 0.0001
	<i>Orientia</i>		209.3 (0.14)	Commensal habitat	1	9.06	0.002
<i>Ma. erythroleucus</i>	Overall prevalence	191.3 (1.25)	Climate	1	5.25	0.022	
	Species richness	348.5 (1.25)	Sex*Invasion status (M : IF < NI)	1	4.92	0.026	
			Climate	1	4.45	0.035	
	<i>Mycoplasma1</i>		103.8 (0.23)	Climate	1	16.59	< 0.0001
	<i>Mycoplasma3</i>		174.8 (0.16)	Climate	1	17.30	< 0.0001
	<i>Borelia</i>		106.6 (1.27)	Sex (M > F)	1	6.78	0.009
				Body mass (-)	1	5.65	0.017
	<i>Ehrlichia</i>		151.9 (0.00)	Sex (M > F)	1	5.75	0.016
				Body mass (+)	1	6.25	0.015
				Climate	1	5.86	0.012

b)

Host species	Response variable	AICc (Δ)	Significant factors	Df	LRT	<i>p</i> -value	
<i>R. rattus</i>	Overall prevalence	235.7 (1.22)	Invasion status (LI > IF)	1	3.99	0.045	
			Sex (M > F)	1	5.64	0.017	
			Body mass (+)	1	19.30	< 0.0001	
	Species richness	392.2 (1.46)	Commensal habitat	1	4.95	0.026	
			Sex (M > F)	1	7.12	0.007	
			Body mass (+)	1	14.52	< 0.0001	
<i>Mycoplasma2</i>		244.6 (1.18)	Body mass (+)	1	19.93	< 0.0001	
<i>Ma. erythroleucus / Ma. natalensis</i>	Overall prevalence	101.7 (1.61)	Body mass (+)	1	6.52	0.010	
			Habitat	1	10.83	0.001	
	Species richness	437.1 (0.00)	Sex (M > F)	1	7.24	0.007	
			Body mass (+)	1	11.67	6x10 ⁻⁴	
			Habitat	1	5.56	0.018	
	<i>Bartonella</i>		131.4 (0.00)	Body mass (+)	1	5.53	0.018
				Climate	1	16.42	< 0.0001
				Commensal habitat	1	30.02	< 0.0001
	<i>Mycoplasma1</i>		146.5 (1.97)	Sex (M > F)	1	8.72	0.003
				Body mass (+)	1	33.63	< 0.0001
<i>Mycoplasma3</i>		184.3 (0.00)	Commensal habitat	1	17.97	< 0.0001	

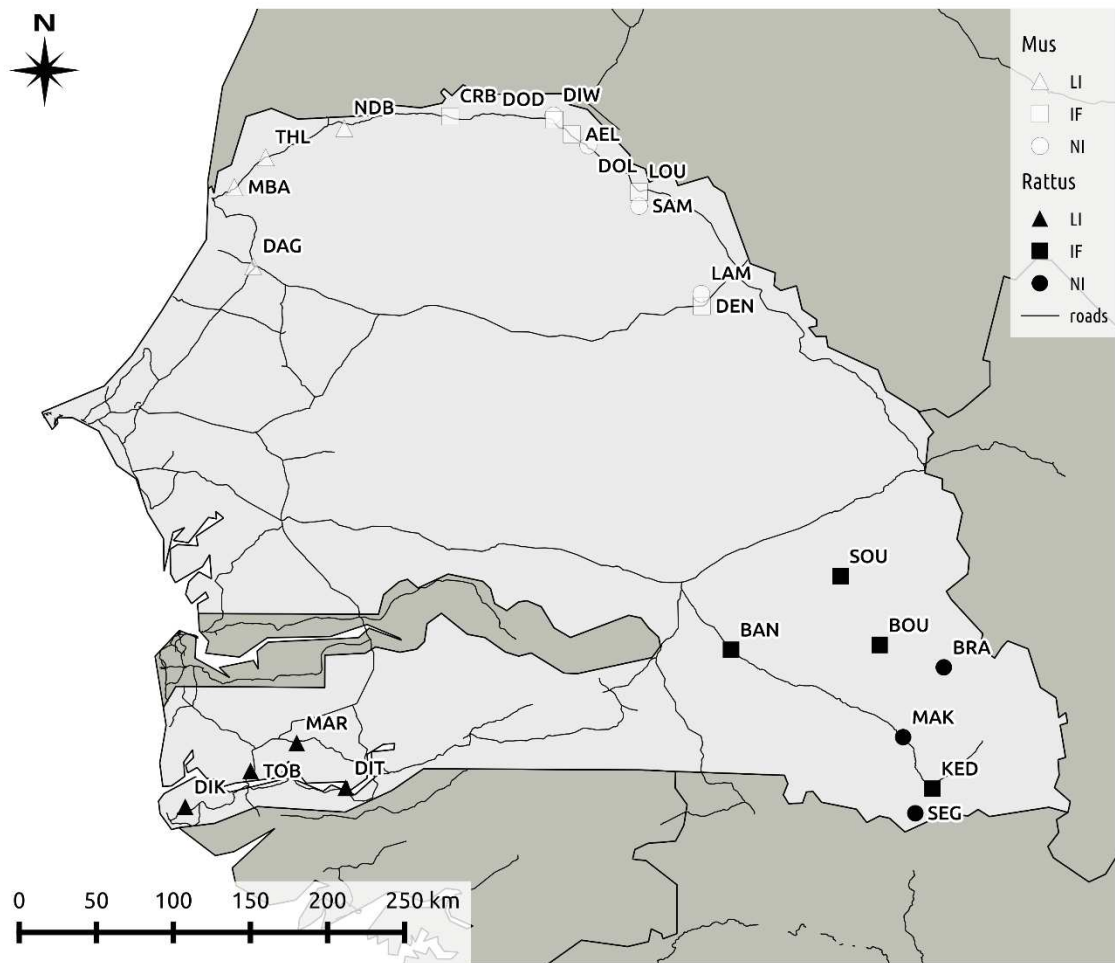


Figure 1: Rodent sampling localities on house mouse (symbols in white) and black rat (symbols in black) invasion routes. Details on the locality codes used are presented in the table 1. Triangles, squares and circles correspond respectively to localities of long-established invasion, recently invaded localities and non-invaded localities.

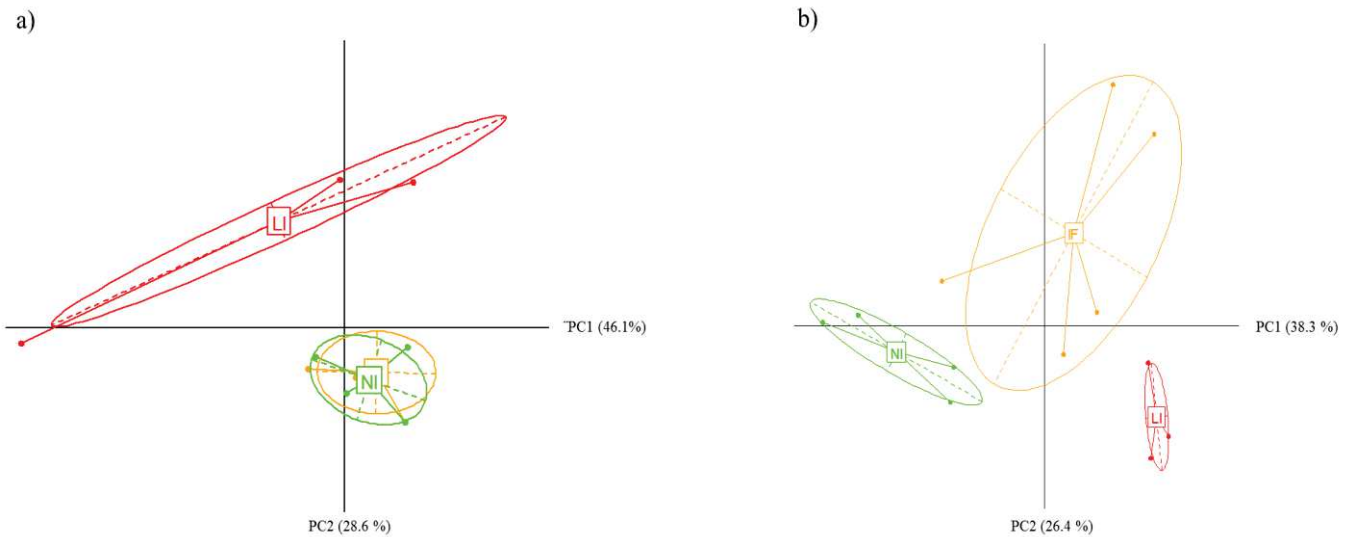


Figure 2: Principal component analysis of the climatic (a) and commensal habitat (b) characteristics of the localities from the mouse invasion route according to their invasion status. LI: localities of long-established invasion; IF: localities of invasion front; NI: non-invaded localities. Between-within analysis showed significant classes for both factors (Monte-Carlo test, $p < 0.05$).

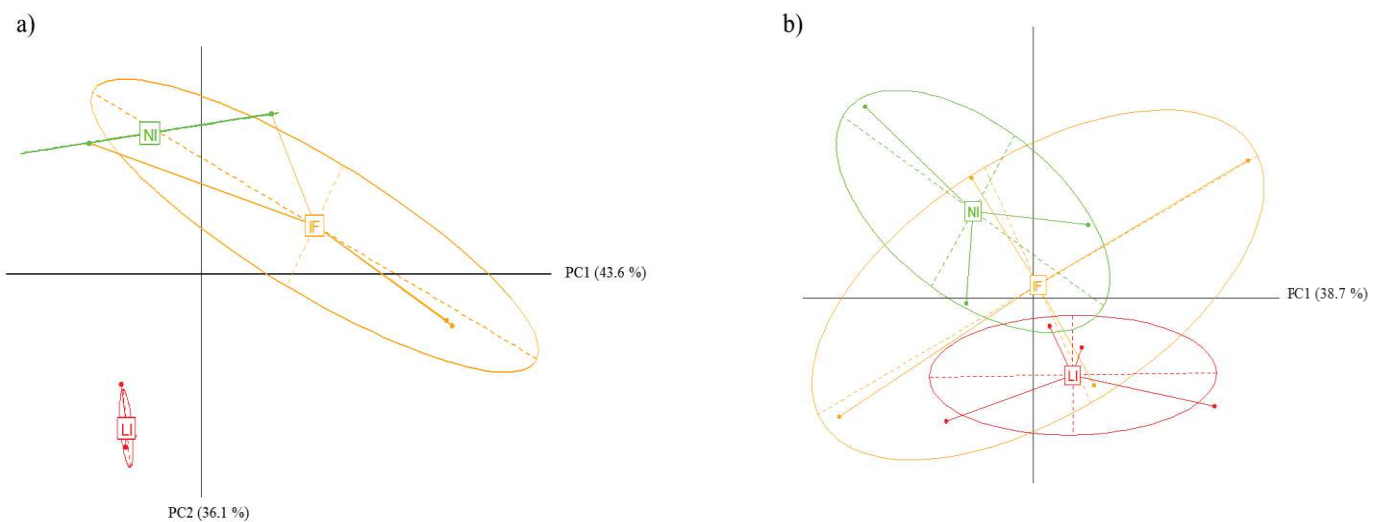


Figure 3: Principal component analysis of the climatic (a) and commensal habitat (b) characteristics of the localities from the rat invasion route according to their invasion status. LI: localities of long-established invasion; IF: localities of invasion front; NI: non-invaded localities. Between-within analysis showed significant classes only for climate (Monte-Carlo test, $p < 0.05$), but not for habitat (Monte-Carlo test, $p > 0.05$).

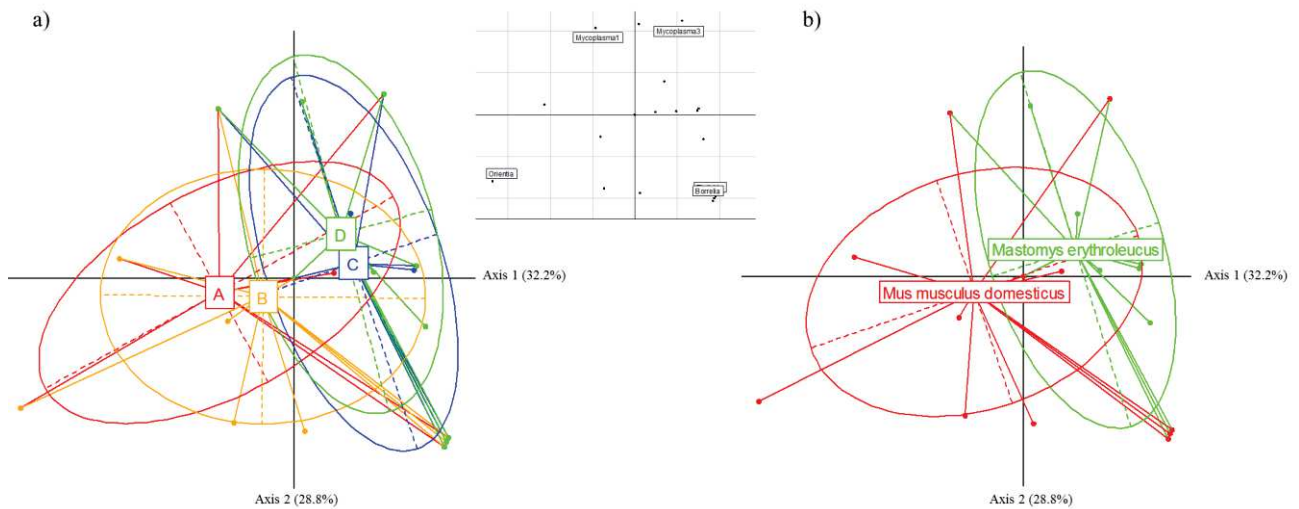


Figure 4: Correspondence analyses on the bacterial OTUs presence/absence data in rodent species from the house mouse invasion route. Bacterial community structuring was performed based on (a) the invasion status of populations and (b) the species host. Between-within analysis showed significant structuration for both factors (Monte-Carlo test, $p < 0.05$). The variables (OTUs with overall prevalence $> 5\%$) are also projected in the two dimensions between the graphs. Legend: A: long-established *M. m. domesticus* (red); B: *M. m. domesticus* on invasion front (orange); C: natives on invasion front (blue); D: non-invaded populations (green).

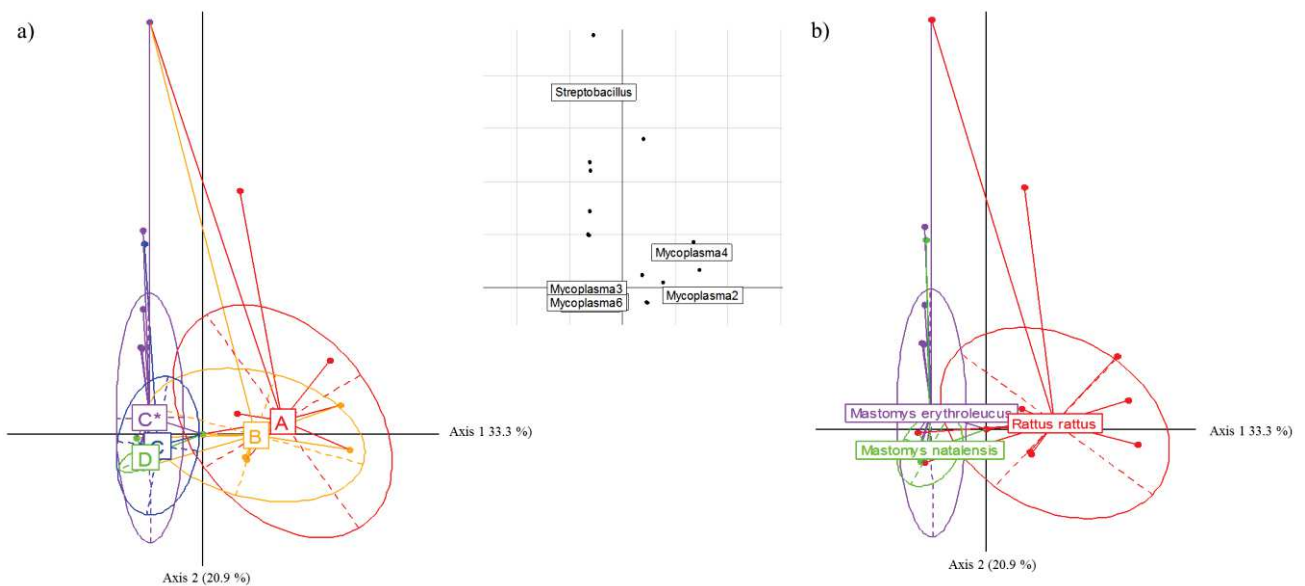


Figure 5: Correspondence analyses on the bacterial OTUs presence/absence data in rodent species from the black rat invasion route. Bacterial community structuring was performed based on (a) the invasion status of populations and (b) the species host. Between-within analysis showed significant structuration for both factors (Monte-Carlo test, $p < 0.05$). The variables (OTUs with overall prevalence $> 5\%$) are also projected in the two dimensions between the graphs. Legend: A: long-established *R. rattus* (red); B: *R. rattus* on invasion front (orange); C: *Ma. natalensis* on invasion front (blue); C*: *Ma. erythroleucus* on invasion front (blue); D: non-invaded (*Ma. natalensis*) populations (green).

BIBLIOGRAPHY

- [1] Tompkins, D.M., Dunn, A.M., Smith, M.J. & Telfer, S. 2011 Wildlife diseases: from individuals to ecosystems. *Journal of Animal Ecology* **80**, 29-38.
- [2] Dunn, A.M., Torchin, M.E., Hatcher, M.J., Kotanen, P.M., Blumenthal, D.M., Byers, J.E., Coon, C.A., Frankel, V.M., Holt, R.D. & Hufbauer, R.A. 2012 Indirect effects of parasites in invasions. *Functional Ecology* **26**, 1262-1274.
- [3] Wood, C.L. & Johnson, P.T. 2015 A world without parasites: exploring the hidden ecology of infection. *Frontiers in Ecology and the Environment* **13**, 425-434.
- [4] Prenter, J., MacNeil, C., Dick, J.T. & Dunn, A.M. 2004 Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 385-390.
- [5] Dunn, A.M. 2009 Parasites and Biological Invasions. In *Advances in Parasitology, Vol 68: Natural History of Host-Parasite Interactions* (ed. J.P. Webster), pp. 161-184.
- [6] Kelly, D., Paterson, R., Townsend, C., Poulin, R. & Tompkins, D. 2009 Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology* **90**, 2047-2056.
- [7] Johnson, P.T.J., Preston, D.L., Hoverman, J.T. & Richgels, K.L.D. 2013 Biodiversity decreases disease through predictable changes in host community competence. *Nature* **494**, 230-233.
- [8] Taraschewski, H. 2006 Hosts and parasites as aliens. *Journal of Helminthology* **80**, 99-128.
- [9] Daszak, P., Cunningham, A.A. & Hyatt, A.D. 2000 Emerging infectious diseases of wildlife - threats to biodiversity and human health. *Science* **287**, 443-449.
- [10] Strauss, A., White, A. & Boots, M. 2012 Invading with biological weapons: the importance of disease-mediated invasions. *Functional Ecology* **26**, 1249-1261.
- [11] Mitchell, C.E. & Power, A.G. 2003 Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**, 625-626.
- [12] Torchin, M.E., Lafferty, K.D., Dobson, A.P., McKenzie, V.J. & Kuris, A.M. 2003 Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**, 628-630.
- [13] Blossey, B. & Notzold, R. 1995 Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants - a hypothesis. *Journal of Ecology* **83**, 887-889.
- [14] Lee, K.A. & Klasing, K.C. 2004 A role for immunology in invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution* **19**, 523-529.
- [15] Dunn, A.M. & Perkins, S.E. 2012 Invasions and infections. *Functional ecology* **26**, 1234-1237.
- [16] Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. 2004 Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* **7**, 721-733.
- [17] Meriweather, M., Matthews, S., Rio, R. & Baucom, R.S. 2013 A 454 survey reveals the community composition and core microbiome of the common bed bug (*Cimex lectularius*) across an urban landscape. *PloS one* **8**.

- [18] Razzauti, M., Galan, M., Bernard, M., Maman, S., Klopp, C., Charbonnel, N., Vayssier-Taussat, M., Eloit, M. & Cosson, J.-F. 2015 A Comparison between Transcriptome Sequencing and 16S Metagenomics for Detection of Bacterial Pathogens in Wildlife. *PLoS Negl Trop Dis* **9**, e0003929.
- [19] Roy, H.E. & Lawson Handley, L.-J. 2012 Networking: a community approach to invaders and their parasites. *Functional Ecology* **26**, 1238-1248.
- [20] Vayssier-Taussat, M., Albina, E., Citti, C., Cosson, J.F., Jacques, M.A., Lebrun, M.H., Le Loir, Y., Ogliastro, M., Petit, M.A., Roumagnac, P., et al. 2014 Shifting the paradigm from pathogens to pathobiome: new concepts in the light of meta-omics. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* **4**, 1-7.
- [21] Diop, G., Yaya, T., Thonnon, J., Fontenille, D., Diallo, M., Sall, A., Ruele, T.D. & Gonzalez, J.-P. 2000 The potential role of rodents in the enzootic cycle of Rift Valley fever virus in Senegal. *Microbes and Infection* **2**, 343-346.
- [22] Duplantier, J.-M. & Sène, M. 2000 Rodents as reservoir hosts in the transmission of *Schistosoma mansoni* in Richard-Toll, Senegal, West Africa. *Journal of helminthology*, 129-135.
- [23] Trape, J.F., Diatta, G., Arnathau, C., Bitam, I., Sarih, M., Belghyti, D., Bouattour, A., Elguero, E., Vial, L., Mane, Y., et al. 2013 The Epidemiology and Geographic Distribution of Relapsing Fever Borreliosis in West and North Africa, with a Review of the *Ornithodoros erraticus* Complex (Acari: Ixodida). *PLoS ONE* **8**.
- [24] Sikes, R.S., Gannon, W.L. & Amer Soc, M. 2011 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* **92**, 235-253.
- [25] Konecny, A., Estoup, A., Duplantier, J.-M., Bryja, J., Ba, K., Galan, M., Tatard, C. & Cosson, J.F. 2013 Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa. *Molecular Ecology* **22**, 286-300.
- [26] Dalecky, A., Bâ, K., Piry, S., Lippens, C., Diagne, C.A., Kane, M., Sow, A., Diallo, M., Niang, Y. & Konečný, A. 2015 Range expansion of the invasive house mouse *Mus musculus domesticus* in Senegal, West Africa: a synthesis of trapping data over three decades, 1983–2014. *Mammal Review* **45**, 176-190.
- [27] Duplantier, J.-M., Granjon, L., Adam, F. & Ba, K. 1991 Répartition actuelle du rat noir (*Rattus rattus*) au Sénégal : facteurs historiques et écologiques. In *Le rongeur et l'espace* (eds. M. Le Berre & L. Le Guelte), pp. 339-346. Paris, R. Chabaud.
- [28] Granjon, L. & Duplantier, J.M. 2009 *Les rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne*. Marseille, France, IRD Editions / Publications scientifiques du Muséum; 215 p.
- [29] Lippens, C., Estoup, A., Hima, K., Tatard, C., Loiseau, A., Dalecky, A., Ba, K., Kane, M., Diallo, M., Sow, A., et al. *In revision* Invasion genetics of *Mus musculus domesticus* in Senegal: a legacy of colonial history ?
- [30] Herbreteau, V., Jittapalpong, S., Rerkamnuaychoke, W., Chaval, Y., Cosson, J.-F. & Morand, S. 2011 Protocols for field and laboratory rodent studies.

- [31] Kozich, J.J., Westcott, S.L., Baxter, N.T., Highlander, S.K. & Schloss, P.D. 2013 Development of a Dual-Index Sequencing Strategy and Curation Pipeline for Analyzing Amplicon Sequence Data on the MiSeq Illumina Sequencing Platform. *Applied and Environmental Microbiology* **79**, 5112-5120.
- [32] Claesson, M.J., Wang, Q., O'Sullivan, O., Greene-Diniz, R., Cole, J.R., Ross, R.P. & O'Toole, P.W. 2010 Comparison of two next-generation sequencing technologies for resolving highly complex microbiota composition using tandem variable 16S rRNA gene regions. *Nucleic Acids Research* **38**.
- [33] Dray, S. & Dufour, A.-B. 2007 The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* **22**, 1-20.
- [34] Dolédec, S. & Chessel, D. 1989 Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II: Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta oecologica. Oecologia generalis* **10**, 207-232.
- [35] Crawley, M.J. 2007 The R book. Chichester. UK: Wiley.
- [36] Moore, S.L. & Wilson, K. 2002 Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* **297**, 2015-2018.
- [37] Harrison, A., Scantlebury, M. & Montgomery, W. 2010 Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* **119**, 1099-1104.
- [38] Zuk, M. & Stoehr, A.M. 2010 Sex differences in susceptibility to infection: an evolutionary perspective. In *Sex hormones and immunity to infection* (pp. 1-17, Springer).
- [39] Kiffner, C., Stanko, M., Morand, S., Khokhlova, I.S., Shenbrot, G.I., Laudisoit, A., Leirs, H., Hawlena, H. & Krasnov, B.R. 2013 Sex-biased parasitism is not universal: evidence from rodent–flea associations from three biomes. *Oecologia* **173**, 1009-1022.
- [40] Jetz, W., Carbone, C., Fulford, J. & Brown, J.H. 2004 The scaling of animal space use. *Science* **306**, 266-268.
- [41] Boyer, N., Reale, D., Marmet, J., Pisanu, B. & Chapuis, J.L. 2010 Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *Journal of Animal Ecology* **79**, 538-547.
- [42] Beldomenico, P.M., Telfer, S., Gebert, S., Lukomski, L., Bennett, M. & Begon, M. 2008 Poor condition and infection: a vicious circle in natural populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **275**, 1753-1759.
- [43] Sheldon, B.C. & Verhulst, S. 1996 Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **11**, 317-321.
- [44] Krasnov, B.R., Bordes, F., Khokhlova, I.S. & Morand, S. 2012 Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences. *Mammalia* **76**, 1-13.
- [45] Zuk, M. & Stoehr, A.M. 2002 Immune defense and host life history. *The American Naturalist* **160**, S9-S22.
- [46] Schmid-Hempel, P. 2003 Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. *Proceedings of the Royal Society of London B.* **270**, 357-366.

- [47] Morand, S., DE BELLOCQ, J., Stanko, M. & Miklisova, D. 2004 Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of Central Europe? *Parasitology* **129**, 505-510.
- [48] Mooring, M.S., Blumstein, D.T. & Stoner, C.J. 2004 The evolution of parasite-defence grooming in ungulates. *Biological Journal of the Linnean Society* **81**, 17-37.
- [49] McDonald, J.L., Smith, G.C., McDonald, R.A., Delahay, R.J. & Hodgson, D. 2014 Mortality trajectory analysis reveals the drivers of sex-specific epidemiology in natural wildlife–disease interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **281**, 20140526.
- [50] Krasnov, B.R., Morand, S., Hawlena, H., Khokhlova, I.S. & Shenbrot, G.I. 2005 Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia* **146**, 209-217.
- [51] Brunner, J.L. & Ostfeld, R.S. 2008 Multiple causes of variable tick burdens on small-mammal hosts. *Ecology* **89**, 2259-2272.
- [52] Genchi, C., Mortarino, M., Rinaldi, L., Cringoli, G., Traldi, G. & Genchi, M. 2011 Changing climate and changing vector-borne disease distribution: the example of *Dirofilaria* in Europe. *Veterinary Parasitology* **176**, 295-299.
- [53] Tabachnick, W. 2010 Challenges in predicting climate and environmental effects on vector-borne disease epizootics in a changing world. *The Journal of experimental biology* **213**, 946-954.
- [54] Woodford, M.H. 2009 Veterinary aspects of ecological monitoring: the natural history of emerging infectious diseases of humans, domestic animals and wildlife. *Tropical Animal Health and Production* **41**, 1023-1033.
- [55] Himsworth, C.G., Parsons, K.L., Feng, A.Y., Kerr, T., Jardine, C.M. & Patrick, D.M. 2014 A Mixed Methods Approach to Exploring the Relationship between Norway Rat (*Rattus norvegicus*) Abundance and Features of the Urban Environment in an Inner-City Neighborhood of Vancouver, Canada.
- [56] Colwell, D.D., Dantas-Torres, F. & Otranto, D. 2011 Vector-borne parasitic zoonoses: emerging scenarios and new perspectives. *Veterinary Parasitology* **182**, 14-21.
- [57] Roy, H., Handley, L.-J.L., Schönrogge, K., Poland, R. & Purse, B. 2011 Can the enemy release hypothesis explain the success of invasive alien predators and parasitoids? *BioControl* **56**, 451-468.
- [58] Roche, D.G., Leung, B., Franco, E.F.M. & Torchin, M.E. 2010 Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes. *International journal for parasitology* **40**, 1525-1530.
- [59] Lecompte E, Fichet-Calvet E, Daffis S, Koulémou K, Sylla O, Kourouma F, Doré A, Soropogui B, Aniskin V, Allali B, et al. 2006 *Mastomys natalensis* and Lassa fever, West Africa. *Emerging Infectious Diseases* **12**, 1971-1974.
- [60] Badenhorst, D., Tatard, C., Suputtamongkol, Y., Robinson, T.J. & Dobigny, G. 2012 Host cell/*Orientia tsutsugamushi* interactions: Evolution and expression of syndecan-4 in Asian rodents (Rodentia, Muridae). *Infection, Genetics and Evolution* **12**, 1136-1146.
- [61] de Bruyn, P.J.N., Bastos, A.D.S., Eadie, C., Tosh, C.A. & Bester, M.n.N. 2008 Mass Mortality of Adult Male Subantarctic Fur Seals: Are Alien Mice the Culprits? *PLoS ONE* **3**, e3757.

- [62] Smith, H.M. & Banks, P.B. 2014 Disease and competition, not just predation, as drivers of impacts of the black rat (*Rattus rattus*) on island mammals. *Global Ecology and Biogeography* **23**, 1485-1488.
- [63] Gomez, M.D., Provencal, M.S. & Polop, J.J. 2008 Effect of interspecific competition on *Mus musculus* in an urban area. *Journal of Plant Sciences* **81**, 235–240.
- [64] Glazier, D.S. & Eckert, S.E. 2002 Competitive ability, body size and geographical range size in small mammals. *Journal of Biogeography* **29**, 81-92.
- [65] Holmberg, M., Mills, J., McGill, S., Benjamin, G. & Ellis, B. 2003 Bartonella infection in sylvatic small mammals of central Sweden. *Epidemiology and Infection* **130**, 149-157.
- [66] Kelly, D.J., Fuerst, P.A., Ching, W.-M. & Richards, A.L. 2009 Scrub typhus: the geographic distribution of phenotypic and genotypic variants of *Orientia tsutsugamushi*. *Clinical Infectious Diseases* **48**, S203-S230.
- [67] Cosson, J.F., Galan, M., Bard, E., Razzauti, M., Bernard, M., Morand, S., Brouat, C., Dalecky, A., Bâ, K. & Charbonnel, N. 2015 Detection of *Orientia* sp. DNA in rodents from Asia, West Africa and Europe. *Parasites & Vectors* **8**, 172.
- [68] Meerburg, B.G., Singleton, G.R. & Kijlstra, A. 2009 Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology* **35**, 221-270.
- [69] Githeko A.K., Lindsay S.W., Confalonieri U.E. & Patz J.A. 2000 Climate change and vector-borne diseases: a regional analysis. *Bulletin of the World Health Organization* **78**, 1136-1147.

CHAPITRE 3 :
VARIATIONS IMMUNITAIRES ET
INVASIONS BIOLOGIQUES DU RAT NOIR
ET DE LA SOURIS DOMESTIQUE AU
SENEGAL

I- Introduction, hypothèses et objectifs spécifiques de l'étude

Durant le processus d'invasion, les interactions hôtes-parasites peuvent être fortement modifiées (cf. **chapitre 2**), induisant un environnement biotique variable sur la route d'invasion. Les hôtes non-natifs sont susceptibles d'être également confrontés à de nouveaux contextes d'un point de vue abiotique sur leur gradient de colonisation. Cette variabilité de l'environnement s'accompagnerait de changements plus ou moins importants dans la nature et l'intensité des réactions immunitaires des hôtes exotiques (Phillips *et al.*, 2010a). Comme mentionné dans l'introduction générale, l'écoimmunologie se propose d'étudier l'immunocompétence des hôtes en relation avec les facteurs naturels biotiques et abiotiques qui les conditionnent.

I.1 Des notions fondamentales en écoimmunologie

L'étude des changements immunitaires en relation avec le succès d'invasion fait l'objet d'études récentes en écoimmunologie (White & Perkins, 2012). Deux notions sont essentielles à l'appréhension des théories et concepts connexes à ce récent domaine de recherche : les **coûts** et **compromis** (*trade-offs*) immunitaires (Klasing, 2004).

Les coûts de l'immunité (*i.e.*... l'altération de certaines composantes de la fitness de l'hôte résultant de l'activation et du fonctionnement du système immunitaire) sont inhérents au développement, à l'utilisation, au maintien et à l'évolution des différentes fonctions de défense de l'hôte (Sadd & Schmid-Hempel, 2009). Il s'agit de troubles métaboliques, physiologiques et comportementaux (Martin *et al.*, 2010b) avec des effets secondaires au sein de l'organisme hôte (Sorci & Faivre, 2009). Trois grandes catégories de coûts sont généralement reconnues : les coûts fixés génétiquement, les coûts d'usage liés à l'activation du système immunitaire et les immunopathologies résultant de dommages causées par le système immunitaire lui-même (Schulenburg *et al.* 2009). Cependant, des distinctions plus fines existent, par exemple entre les coûts de maintien et ceux de déploiement des réponses immunes (Schmid-Hempel, 2003). La nature et l'intensité de ces coûts dépendent des réactions immunitaires mises en jeu; chez les vertébrés, les réponses innées d'origine cellulaire, en particulier l'inflammation systémique, induisent des coûts importants à plusieurs niveaux de l'organisme (ex. symptômes pathologiques telles que la fièvre et la fatigue, altération des activités locomotrices, comportement et reproductrices), comparativement aux réponses médiées par les anticorps (Ashley *et al.*, 2012).

En regard de ces dépenses énergétiques liées à la défense et des facteurs écologiques qui conditionnent la disponibilité des ressources au sein d'un environnement (Cotter *et al.*, 2011),

les compromis énergétiques entre traits d'histoire de vie et défenses immunes et/ou entre différentes fonctions du système immunitaire permettent à l'hôte d'optimiser ses stratégies de survie, de reproduction et de résistance (Lee & Klasing, 2004 ; Vilcinskis *et al.*, 2013), trois paramètres fondamentaux qui conditionnent l'issue d'une invasion. Si des exemples de ces compromis sont particulièrement abondants dans la littérature (Sheldon & Verhulst, 1996 ; Lee *et al.*, 2006 ; Graham *et al.*, 2011 ; Brown & Shine, 2014), les mécanismes qui leur sont sous-jacents ne sont pas encore totalement élucidés (Cotter *et al.*, 2013).

1.2 Des hypothèses références

Bien que moins directement liée au succès du processus d'expansion que d'autres traits d'histoire de vie, l'immunité est un système complexe qui est désormais au cœur de théories majeures relatives au succès d'invasion (White & Perkins, 2012). L'hypothèse *Evolution of Increased Competitive Ability* (EICA ; Blossey & Notzold, 1995) suggère que le relâchement de la pression parasitaire au sein des populations nouvellement établies (cf. hypothèse *Parasite release*, **chapitre 2**) entraînerait une réallocation des ressources initialement attribuées à la résistance immunitaire vers d'autres traits biologiques (*i.e.* . dispersion, survie, reproduction) plus favorables au succès d'expansion (Colautti *et al.*, 2004). Cependant, cette hypothèse ne prend pas en compte le fait qu'une population introduite est en général en contact avec de nouveaux pathogènes dans la région colonisée. Elle ne considère pas non plus les probabilités éventuelles de réinfection des hôtes non natifs par leurs parasites d'origine suite aux événements d'introductions multiples (Gendron *et al.*, 2012). Dans ce contexte, une réduction excessive de l'investissement immunitaire pourrait être fortement préjudiciable pour le succès d'invasion.

En s'appuyant sur l'idée d'une variation différentielle des coûts énergétiques liés au fonctionnement du système immunitaire chez les Vertébrés, Lee & Klasing (2004) ont affiné cette hypothèse *EICA*. Ainsi, le processus d'invasion serait associé à une réduction de l'investissement immunitaire des espèces exotiques dans les défenses coûteuses (inflammation) et/ou peu effectives au profit de réponses efficaces moins coûteuses (médiées par les anticorps). Ces modulations immunitaires permettraient au final d'accroître les capacités de compétition (par la redistribution des ressources énergétiques) et de survie (par le maintien de la résistance immunitaire aux pathogènes) des individus exotiques, et *a fortiori* d'augmenter les chances de succès de la colonisation des aires nouvelles (Martin *et al.*, 2010a). Cette hypothèse d'*EICA* affinée représente aujourd'hui la pierre angulaire de nombreuses études évaluant l'adaptation du système immunitaire au cours du processus d'invasion.

I.3 Revue de littérature sur les hypothèses testées

Dans une revue de littérature, Cornet *et al.* (*in revision*) recensent une quinzaine d'études empiriques - la grande majorité publiée au cours de ces cinq dernières années - étudiant le rôle des variations immunitaires dans le succès d'invasion. Trois types de comparaisons ont été principalement observés : (i) des comparaisons interspécifiques entre espèces envahissantes et natives ou entre espèces exotiques aux capacités d'invasion différentes (huit études) ; (ii) des comparaisons intraspécifiques de populations envahissantes entre l'aire d'origine et l'aire envahie (une étude) ; (iii) des comparaisons intraspécifiques de populations envahissantes le long de leur gradient d'expansion au sein de régions envahies (six études).

Un tiers de ces études a relié le succès d'invasion d'espèces non natives à une diminution dans l'investissement immunitaire (Lee *et al.*, 2006 ; Cornet *et al.*, 2010 ; Wilson-Rich & Starks, 2010 ; Llewellyn *et al.*, 2012 ; Monzón-Argüello *et al.*, 2014), confirmant les attendus de l'hypothèse *EICA*. Inversement, six des quinze études effectuées ont montré une relation positive entre succès d'invasion et investissement dans l'immunité (Kacsoh & Schlenke, 2012 ; Fassbinder-Orth *et al.*, 2013 ; Vilcinskis *et al.*, 2013 ; White *et al.*, 2013 ; Martin *et al.*, 2014 ; Brown *et al.*, 2015), contredisant donc les attendus de compromis énergétique entre traits biologiques durant l'invasion. Si des corrélations négatives dans l'investissement entre réponses inflammatoires (coûteuses) et humorales (moins coûteuses) ont été effectivement mises en évidence, comme attendu sous l'hypothèse d'*EICA* affinée, au cours de trois études (Lee *et al.*, 2006 ; Brown & Shine, 2014 ; Brown *et al.*, 2015), seule l'une d'entre elles (Lee *et al.* 2006) a trouvé un résultat allant dans la direction prédite par cette théorie. Néanmoins, au regard d'un effecteur immunitaire considéré individuellement, certaines études ont montré des patrons correspondant en partie aux attendus de cette hypothèse, *i.e.* une augmentation des réponses médiées par les anticorps (Fassbinder-Orth *et al.*, 2013 ; Vilcinskis *et al.*, 2013 ; Brown *et al.*, 2015) ou une diminution des réactions inflammatoires systémiques (Lee *et al.*, 2006 ; Martin *et al.*, 2010a ; Llewellyn *et al.*, 2012), indépendamment l'une de l'autre.

Au final, bien que des variations des réponses immunitaires soient associées au succès d'invasion, il ne ressort visiblement pas de patrons généraux étayant ou infirmant les attendus des hypothèses d'*EICA* ou d'*EICA* affinée, ceci très probablement en grande partie du fait de certains biais existant dans les études réalisées et qui empêchent d'évaluer adéquatement les hypothèses testées (Cornet *et al.* en révision).

I.4 Quelques critiques sur les études réalisées

Les travaux sur les variations immunitaires des organismes exotiques durant le processus d'invasion concernent un nombre restreint de modèles biologiques. Typiquement, un tiers des travaux s'est focalisé sur une même espèce d'oiseaux, le moineau domestique *Passer domesticus* (e.g., Fassbinder-Orth *et al.*, 2013 ; Martin *et al.*, 2014). Parmi les onze études réalisées sur des modèles vertébrés, trois ciblent le même système biologique, le crapaud envahissant *Rhinella marina* dans le Nord de l'Australie (Llewellyn *et al.*, 2012 ; Brown & Shine, 2014). Ce premier point reflète un biais important déjà pointé du doigt par Schmid-Hempel (2003) dans la littérature en écoimmunologie.

Par ailleurs, le protocole expérimental utilisé pour tester les relations entre changements immunitaires et succès d'invasion apparaît souvent discutable. Typiquement, les différences observées lors de comparaisons interspécifiques des réponses immunitaires peuvent être le simple reflet de stratégies immunes propres à chaque espèce (Lee & Klasing, 2004 ; Mendes *et al.*, 2006 ; Buehler *et al.*, 2008 ; Martin *et al.*, 2008), même entre des espèces relativement proches d'un point de vue phylogénétique et/ou écologique (Cornet *et al.*, *in revision*)(Cornet *et al.* en révision). De plus, la durée écoulée depuis le début de l'invasion (*i.e.* invasion ancienne ou récente) des populations envahissantes étudiées est rarement précisée et/ou prise en compte. Pourtant, elle revêt une importance fondamentale car des changements éco-évolutifs peuvent avoir atténué rapidement les altérations (immunitaires) ayant potentiellement favorisé le succès d'invasion (Sakai *et al.*, 2001).

Une façon plus satisfaisante de tester le rôle de l'immunité dans l'invasion serait de suivre l'expansion en cours d'une espèce suivant un gradient spatio-temporel bien caractérisé. Dans ce cas, il y a un certain nombre d'éléments importants à considérer. Une connaissance assez précise de l'histoire évolutive de l'invasion en cours ainsi que du niveau de progression de l'espèce exotique dans son aire nouvelle est requise pour catégoriser ses différentes populations en fonction du stade de l'invasion sur le gradient de colonisation. Un design d'étude optimal devrait inclure plusieurs répliqués de populations à chacun des stades du processus d'invasion, eu égard au caractère stochastique du processus de colonisation (White & Perkins, 2012). Cependant, jusqu'à présent, très peu d'études ont inféré les histoires et routes d'invasion des espèces exotiques étudiées (Llewellyn *et al.*, 2012 ; White *et al.*, 2013 ; Martin *et al.*, 2014 ; Brown *et al.*, 2015 ; Quéméré *et al.*, 2015).

Certaines contraintes techniques et biologiques représentent aussi une limite dans la plupart de ces études. L'estimation de l'investissement immunitaire est une problématique délicate en écoimmunologie (Adamo, 2004). L'investigation concomitante de plusieurs voies

ou fonctions immunitaires sur les mêmes populations apparaît indispensable pour évaluer l'hypothèse d'*EICA* affinée. Cette approche n'a pourtant pas été systématiquement appliquée dans les différents travaux testant cette hypothèse. Par ailleurs, la complexité du système immunitaire (ex. interconnexion entre les branches de l'immunité innée et acquise) rend d'autant plus nécessaire l'analyse d'un ensemble d'effecteurs afin de pouvoir caractériser réellement les changements des profils immunitaires (Adamo, 2004). Cependant, la quantité limitée de sang ou de tissus collectée pour un individu - surtout s'il est de volume corporel restreint - entrave généralement la mesure de multiples effecteurs immuns. Egalement, l'interprétation des mesures réalisées sur différents effecteurs peut être biaisée par de nombreuses sources de variation (ex. âge, histoire immunitaire) inhérentes aux individus examinés, nécessitant un échantillonnage élaboré pour limiter ces facteurs potentiellement confondants.

1.5 Les objectifs de l'étude et les approches développées

Mon travail se situe dans un contexte où, jusqu'à présent, aucune étude en écoimmunologie de l'invasion n'a été réalisée sur des rongeurs envahissants en expansion (Morand *et al.*, 2015) ; de plus, il a été déjà souligné le nombre relativement faible d'études empiriques sur la problématique système immunitaire – succès d'invasion (White & Perkins, 2012). Le but de mes recherches est d'évaluer les attendus de l'hypothèse *EICA* affinée sur chacun des gradients d'invasion étudiés (souris domestique / rat noir).

Il s'agit donc de tester si les populations de rat noir et de souris domestique montrent, sur le front d'invasion comparativement aux aires d'invasion plus ancienne, (i) une augmentation des réponses médiées par les anticorps et (ii) une diminution du niveau d'inflammation, en relation avec les coûts différentiels de ces réponses. Nous profitons aussi des opportunités offertes par notre dispositif pour tester d'éventuels changements, en lien avec l'invasion, dans les réponses immunitaires des populations natives.

II- Article III. Immunité et invasion du rat et de la souris au Sénégal

Contemporary evolution of immunity in invasive house mice and black rats in Senegal

C. Diagne, E. Gilot-Fromont, S. Cornet, L. Husse, S. Doucouré, A. Dalecky, K. Bâ, M. Kane, Y. Niang, M. Diallo, A. Sow, O. Fossati, S. Piry, E.. Artige, M. Sembène, C. Brouat & N. Charbonnel

En révision pour *Proceedings of the Royal Society of London, B*.

Résumé

L'objectif de cet article est de tester les attendus de l'hypothèse EICA (*Evolution of Increased Competitive Ability*) telle que reformulée par Lee & Klasing (2004) dans le cas des invasions actuellement en cours du rat noir (*Rattus rattus*) et de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) au Sénégal. Selon cette hypothèse, les populations envahissantes modèleraient au cours du processus d'expansion leur investissement immunitaire en privilégiant les défenses humorales médiées par les anticorps aux réactions inflammatoires, les premières étant beaucoup moins coûteuses métaboliquement. Ce compromis réalisé permettrait une réallocation de l'énergie vers des traits de fitness et d'histoire de vie plus favorables au succès d'invasion (ex. reproduction, dispersion). L'évaluation de ces prédictions via l'investigation de réponses humorales (médiées par le complexe anticorps naturels – complément) et inflammatoires (mesure de la concentration de la protéine haptoglobine) sur les routes d'invasion du rat noir et de la souris domestique au Sénégal a abouti aux patrons suivants : (i) augmentation des réponses humorales et inflammatoires chez la souris domestique ; (ii) augmentation du niveau d'inflammation uniquement chez le rat noir ; (iii) aucun changement dans l'investissement immunitaire des espèces natives le long des deux routes d'invasion. Ces résultats ne vérifient donc pas l'hypothèse EICA énoncée initialement et semblent plutôt conforter l'idée d'un risque d'infection plus important sur le front d'invasion. Egalement, ils mettent en lumière la capacité des rongeurs envahissants à adapter leur phénotype immunitaire durant l'invasion.

Contemporary evolution of immunity in invasive house mice and black rats in Senegal

Christophe Diagne^{1,2,3}, Emmanuelle Gilot-Fromont^{4,5}, Stéphane Cornet¹, Laëtitia Husse², Souleymane Doucouré⁶, Ambroise Dalecky^{1,7}, Khalilou Bâ², Mamadou Kane², Youssoupha Niang², Mamoudou Diallo², Aliou Sow², Odile Fossati¹, Sylvain Piry⁸, Emmanuelle Artige⁸, Mbacké Sembène^{2,3}, Carine Brouat¹ & Nathalie Charbonnel⁸

¹ Ird, Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (CBGP, UMR IRD/INRA/CIRAD/Montpellier SupAgro), Campus International de Baillarguet, CS 30016, 34988 Montferrier/Lez cedex, France

² Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/CIRAD/Montpellier SupAgro), Campus de Bel-Air, Dakar, CP 18524, Senegal

³ Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences et Techniques, Université Cheikh Anta Diop (UCAD), BP 5005 Fann, Dakar, Senegal

⁴ Université de Lyon, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive (LBBE), (CNRS UMR 5558) Université Lyon 1, 43 boulevard du 11 novembre 1918, Villeurbanne, France

⁵ Université de Lyon, VetAgro-sup, 1 avenue Bourgelat, 69280 Marcy l'Etoile, France

⁶ Unité de Recherche sur les Maladies Infectieuses Tropicales Emergentes (URMITE-IRD), Campus IRD-UCAD de Hann, CP 18524, Senegal

⁷ Ird, Laboratoire Population Environnement Développement (LPED, UMR AMU/IRD), Marseille, France

⁸ Inra, CBGP (UMR IRD/INRA/CIRAD/Montpellier SupAgro), Campus International de Baillarguet, CS 30016, 34988 Montferrier/Lez cedex, France

Correspondence: Christophe Diagne. e-mail: chrisdiagne89@hotmail.fr

Abstract

Biological invasions provide unique opportunities for studying adaptation over contemporary time scales. According to the refined “evolution of increased competitive ability” (EICA) theory, invasive populations should experience immune trade-offs by favouring less expensive humoral responses over costly inflammation, to increase their competitive ability. We tested this prediction, by estimating humoral (natural antibodies and complement) and inflammatory (haptoglobin) responses in invasive house mice (*Mus musculus domesticus*) and black rats (*Rattus rattus*), and in native rodents (*Mastomys* sp.) in Senegal. One invasion route was considered for each invasive species, and environmental conditions were recorded. Humoral responses increased only in house mice between sites of long-established invasion and recently invaded sites. Both invasive species had stronger inflammatory responses on wave fronts than in areas of long-established invasion. The immune responses of native species did not change following the arrival of invaders. These results do not support the refined EICA theory. Instead, they strongly suggest that infection risks are greater on wave fronts and that invasive species, particularly house mice, are able to adjust their immune phenotypes during invasion.

Keywords: Biological invasions; rodents; ecological immunology; inflammation; humoral responses; environment.

1. Introduction

Biological invasions (i.e., the successful establishment and spread of species outside their native range) are increasingly frequent, mostly due to human activities [1]. They may be beneficial [e.g., 2] but often have detrimental consequences, particularly for the communities invaded [3]. Despite the increasing number of bioinvasions and the crucial role that natural selection may play in their outcome, little is known about the evolutionary mechanisms and processes underlying the success/failure of invaders [3]. Significant progress has recently been made toward understanding the processes underlying the arrival and establishment of non-native populations [4]. In the opposite, the rapid population growth following establishment observed in successful invaders is less well understood [5].

Parasitism is one factor likely to promote invasion success [6], as recently demonstrated *in natura* [review in 7, 8]. Bioinvasions often alter host–parasite relationships, in turn influencing a range of community interactions [9]: (i) invasive species may benefit from an absence of natural enemies, including parasites, in their non-native ranges [enemy release hypothesis, 6, 10], (ii) invaders can introduce new parasites that may have detrimental effects on the survival, fecundity and regulation of indigenous host populations and provide opportunities for diseases to emerge [spillover hypothesis, 7, 9], and (iii) invaders may acquire parasites or pathogens from their new environment, amplifying the impact of some of them at the expense of native species, with effects at both the individual and population scales [spillback hypothesis, 11]. These hypotheses, particularly enemy release, lead to new predictions regarding the adaptation or evolution of immune defences in the context of invasion: invaders would be expected to reallocate energetic resources from unnecessary defence mechanisms to life history traits favouring invasion success, such as dispersal or enhanced reproductive output. This prediction, known as the evolution of increased competitive ability (EICA) hypothesis [12], has been refined to take into account the widespread occurrence of parasitism. Indeed, invaders may encounter new pathogens in recently invaded communities, which would render a drastic reduction of immune responses very unsafe, leading to counter-selection [13]. Potential trade-offs between immune pathways and their energetic and immunopathological costs should be taken into account to predict optimal immune defence strategies in invasive species [5]. Successful colonisers would be expected to make limited use of the most energetically expensive and/or least effective immune defences (with respect to the new parasites encountered on the invasion front), instead favouring less costly and more efficient immune strategies [5].

The inflammatory defences of vertebrates entail major physiological, behavioural and metabolic costs [14, 15]. This has led to suggestions that major investment in the inflammatory pathway might be counter-selected during invasion, despite the efficiency of this pathway for controlling diverse new pathogens rapidly [15]. By contrast, humoral immunity is thought to entail lower metabolic costs. It is also rarely associated with systemic inflammation and, as such, should result in a lower risk of immunopathologies [16]. Bioinvasion success would therefore be expected to be associated with dampened costly systemic inflammatory and cell-mediated immune responses, and stronger, less costly, antibody-mediated immunity [5]. Few empirical data are currently available concerning the ecoimmunology and immunogenetics of invasions, despite recent advances in immune assays and molecular techniques that provide tools for the assessment of immune system heterogeneity in wildlife [15, 17-19]. Most studies have focused on comparisons between phylogenetically related invasive and native species. By contrast, very few studies have investigated differences in immune phenotypes between long-established populations of invasive species and populations of these species at the invasion front, and even fewer have considered several immune pathways simultaneously [but see 4, 20].

We investigated here changes in immune investment along the invasion routes of two invasive species in Senegal, the domestic mouse (*Mus musculus domesticus*) and the black rat (*Rattus rattus*). These murid rodents are exclusively commensal in the study area and are considered to be major invasive species (Global Invasive Species Database - <http://www.issg.org/database/>). Complete syntheses reporting description of the current invasion histories of black rat and house mouse in Senegal (including data of historical inventories, molecular analyses and ecological longitudinal surveys) are provided elsewhere [21 and references therein for *R. rattus*, 22 and references therein for *M. m. domesticus*]. Briefly, both species originated from the Indian peninsula and have expanded their distribution range worldwide, making use of human migration to colonize all the continents. *M. m. domesticus* and *R. rattus* were first brought to West Africa by European explorers and settlers, during colonial trading, most likely from the 15th century. Large and likely standing populations of rats and mice are reported in coastal colonial cities from the middle of the 19th century. Both invaders remained restricted to coastal areas until the development of inland commercial transport networks, mainly from the 1930s [21, 22]. Then, they began to expand eastwards from coastal areas progressively reaching inland cities and villages connected by human traffic and commercial transportation. Their distribution currently covers much of North and Central Senegal for *M. m. domesticus* and South and South-Eastern Senegal for *R. rattus*. Recent longitudinal surveys have documented how the ongoing expansion of populations of both

species further inland has resulted in the extirpation of native species (mostly *Mastomys* species, the dominant communities in human habitats) from commensal habitats [22, 23], these latter species being now found almost only in villages at the invasion front and in non-invaded areas.

We focused on the inflammatory and constitutive humoral immunity pathways, to test the hypotheses that invasive populations display stronger constitutive humoral immunity and weaker systemic inflammation at the front of their expansion range than in areas in which they are well established for a long period of time. We used the hemagglutination–hemolysis assay to characterise constitutive humoral immunity mediated by natural antibody (NAb)-induced complement activation. NAbs and complement are interrelated components of constitutive humoral innate immunity, providing the first line of non-cellular protection against antigens [24]. NAbs also serve as recognition molecules capable of opsonising invading micro-organisms and initialising the complement enzyme cascade, which ends in cell lysis [25]. They are unique among immunoglobulin molecules because their presence does not require prior exposure to exogenous antigens. They are therefore of particular value in the context of bioinvasions, in which invaders may encounter new parasites from the native communities. We used haptoglobin (Hp) concentration to assess the inflammatory state of the rodents. Hp is an acute-phase protein with strong anti-inflammatory and anti-oxidant properties released during inflammation [26]. It circulates at low concentrations in the blood of a range of animal species and its concentration is dependent on health status [27]. In birds, Hp has been shown to be a distinctive trait of individuals and a relevant predictor of future inflammatory responses [28]. Inflammation involves cellular, energetically costly components [16], and its downregulation appears therefore advantageous in situations in which energetic costs must be minimised.

All assays were performed at both long-established and recently invaded sites, for both invasive species, and for *Mastomys* species found in sympatry with the invaders at the invasion front, and alone at sites not yet invaded. This design provided us with an opportunity to analyse the links between immunity and invasion success in several different ways. First, analyses of the patterns for mice and rats would allow to assess the generality of the results obtained in terms of changes in immune responses along invasion gradients. Second, comparisons of immune patterns between native and invasive species provided information about potential associations between immunity and invasion success at a macroevolutionary scale. Under the EICA hypothesis, we predicted that immunological investment would be lower in invasive than in native species, especially for costly immune pathways. Finally, a comparison of native rodents in the absence of and in sympatry with invasive species should improve our understanding of the role of parasitism in biological invasions. Indeed, as native are rapidly

extirpated once rats or mice are introduced [22, 29], an increase in immune responses in mixed populations along the invasion front would suggest an increase in the risk of parasitism, potentially due to spill-back or spill-over mechanisms [7].

2. Materials and methods

(a) Rodent sampling and blood collection

Field sampling was conducted independently, along an invasion route, for each invasive species (Figure 1). It was carried out in March-April 2013 for the ‘mouse’ invasion route and from November 2013 to February 2014 for the ‘rat’ invasion route. The sampling sites belonged to one of three invasion status categories, defined on the basis of historical records and longitudinal surveys [22, 23, 30]: (i) sites of long-established invasion, in which invasive populations have been recorded for centuries; (ii) sites at the invasion front (= sites recently invaded) in which invasive populations have been established for less than 30 years; and (iii) non-invaded sites in which invasive species have never yet been recorded or trapped. For each category, we sampled three to four sites (Figure 1). We used standardised trapping procedures described in detail elsewhere [22]. At each sites, we set at least 120 traps within houses on one to three nights, with the aim to capture 20 adult rodents per species. Rodents were sacrificed by cervical dislocation, weighted to the nearest 0.5 g, sexed and dissected. Identification was based on morphometrics (head-body, tail, hind foot and ear lengths) and genetics (ZFY2 gene-based RFLP for identification to the subspecies level for *M. musculus*; cytochrome b gene-based RFLP for species characterisation in the genus *Mastomys*). As suggested by Granjon and Duplantier [30], rodents were considered to be adults on the basis of body weight and/or reproductive status. Blood samples were collected by cardiac puncture after the animals were euthanatized. They were kept on ice for 24 hours and then centrifuged. The floating serum fraction was removed, frozen in liquid nitrogen, and then stored in a freezer (-20°C) in Dakar (Senegal). Samples were transferred in dry ice from Dakar to Montpellier (France) in accordance with the regulations enforced in Senegal and France.

(b) Environmental data

Because environmental variations may drive differences in immune responses between rodent populations independently of the invasion status categories, we described relevant climatic and commensal habitat parameters for all sampling sites and included them in further statistical analyses. We focused on these factors and did not include vegetation information because house

mice and black rats are strictly commensal in Senegal, and because both invasive species expand their range through human trade and transport rather than by individual dispersal in the wild [22].

Climatic data were retrieved from local weather stations were collected from the period 1997-2012 (data available on <http://www.ncdc.noaa.gov/cdo-web/datasets> for temperatures, and <http://richardis.univ-paris1.fr/precip/rainser1.html> with GPCP-1DD as the source of data for rainfall). We included rainfall data in mm (for each year: cumulated annual rainfall, Cumulated rainfall during the rainy season, minimum and maximum monthly rainfall during the rainy season) and temperature data in degrees Celsius (for each year: monthly mean, monthly mean minimum, monthly mean maximum, minimum of monthly mean minimum and maximum of monthly mean maximum). Commensal habitat characteristics were recorded during trapping sessions. In particular, we recorded for each sampled room the material used (sand, banco, cement, sheet metal) of each part of the building (floor, wall, ceiling), the type of room (dwelling house, shop, storehouse, kitchen) and for each site the inhabited area surface estimated using Google Earth Pro 7.1.

(c) Hemagglutination-hemolysis (HA-HL) assay

The goal of this assay was to evaluate components of humoral immunity through the ability of plasma to agglutinate and lyse foreign cells through natural antibodies and complement system. These latter are two interrelated innate humoral components providing the first-line of constitutive protection against foreign microorganisms. This assay was highly relevant in this study because the HA-HL assay is simple, highly repeatable and non-specific, ideal for comparative immunological studies dealing with numerous samples of different non-model species caught in natural populations and sacrificed at the time of capture [24].

We characterised the serum agglutination of heterologous red blood cells (RBC) due to natural antibodies (HA assay) and RBC hemolysis due to antibody-mediated complement activation (HL assay), with a slightly modified version of the method described by Matson et al. [24]. Briefly, we used chicken RBCs as target cells, and serum samples from a rabbit immunised against chicken RBCs as positive controls. We studied seven dilutions and ten serum samples on each plate, due to the small volumes of rodent serum samples. The plates were read blindly, and scores were attributed for each sample as the number of columns showing each phenomenon (hemagglutination and hemolysis). It was possible to assign a half-point score in cases of ambiguity. High scores of hemagglutination reflected high concentrations of NAbs in the blood. Levels of hemolysis reflected both the NAbs and complement activities.

(d) Haptoglobin (Hp) assay

Haptoglobin (Hp) was quantified with a commercially available colorimetric immunoassay kit (“PHASE” Haptoglobin Assay, TP-801, Tridelta), according to the manufacturer’s instructions. Absorbance at 650 nm was determined with a spectrophotometer, both before and after the addition of the final reagent triggering the colorimetric reaction. We used the pre-scan absorbance to correct for differences in plasma colour and cloudiness, including hemolysis [28]. Serum Hp concentration (mg/ml) was estimated by comparing the difference in absorbance (final – pre-scan) to a calibration curve.

(e) Statistical analyses

In order to assess whether environmental features differed between the three categories of sampled sites, we carried out a two-stage Principal Component Analysis (PCA) with sites as observations, independently for climatic features (using 16-years mean values and their respective standard deviations) and commensal habitat characteristics (proportion data). As many indicators appeared highly correlated ($r > 0.75$), we kept only one variable in each set of highly correlated variables, based on both contributions to the axis construction and quality of representation. We then performed a final PCA with remaining variables. We tested statistically whether data were structured according to invasion status categories using a Between/Within-groups Analysis (BWA). Monte-Carlo tests of permutations (999 permutations) were applied to analyse the statistical significance of the groups graphically observed on the PCA.

Variations in Hp concentration (log-transformed), HA and HL values were analysed independently, using linear models, in R software v.3.1.0 [31]. The ‘mouse’ and ‘rat’ invasion routes were investigated separately. The starting models included a factor combining the species and site status on the invasion route, hereafter referred to as ‘specific invasion status’ and classified into four categories : A) invasive species alone in sites of long-established invasion; B) invasive species at recently invaded sites; C) native species at recently invaded sites and D) native species at non-invaded sites. Combining the two factors ‘species’ and ‘site category’ into a single one (called “specific invasion status” hereafter) enabled to avoid confounding effects between host species and invasion on immune responses. Individual factors (sex, body mass and age class) may greatly affect immune system parameters. We therefore included these factors and their 2-ways interactions with specific invasion status as fixed effects. We also added the descriptors of environmental variations as potential predictors in the full models. Therefore, coordinates of each site on the two first PCA axes for both climatic and commensal habitat data were included. Finally, we had to include several factors specific to the

different experimental protocols used: a ‘plate’ factor in the HA model (due to the involvement of two different experimenters), hemagglutination scores in the HL model [as hemolysis directly depends on the presence of antibody-antigen complex revealed by hemagglutination, 27] and the initial level of serum hemolysis for both the HA and HL models (as hemolysis would be expected to interfere with the interpretation of HA and HL results). The Akaike information criterion with correction for samples of finite size (AICc) was used for model selection. Models with all possible combinations of the terms included in the starting model were generated with the MuMIn package (dredge function, MuMIn v.1.10.5). Models with a $\Delta\text{AICc} < 2$ with respect to the model with the lowest AICc were selected and the most parsimonious of these models was chosen. The significance of explanatory variables and their interactions was determined by deletion testing and log-likelihood ratio tests. The assumptions of each final model were checked graphically, by an analysis of their residuals. Post-hoc tests for multiple comparisons were carried out with Tukey’s test (95% family-wise confidence level).

3. Results

We analysed serum samples from 646 individuals belonging to four rodent species captured at 23 sites (Table 1, Figure 1). The dominant species in the native rodent communities were *Ma. erythroleucus* along the ‘mouse’ invasion route and *Ma. erythroleucus* or *Ma. natalensis* along the ‘rat’ invasion route. *Ma. natalensis* was found specifically at the invasion front of *R. rattus*, coinciding geographically with the limited distribution area of this native species in Senegal [23]. *Ma. erythroleucus* was occasionally captured in sites of long-established invasion ($n = 15$) and in non-invaded sites beyond the invasion front in western Senegal ($n = 3$) along the ‘rat’ invasion route. These individuals were too few in number for more detailed analysis. No significant difference was detected in HA ($F_{1,49} = 0.18, p = 0.71$), HL ($F_{1,49} = 2.14, p = 0.28$) or Hp ($F_{1,53} = 1.27, p = 0.38$) levels between *Mastomys* species at sites recently invaded by *R. rattus*. *Ma. natalensis* and *Ma. erythroleucus* were therefore considered as a single taxon, native *Mastomys sp.*, in further statistical analyses on the ‘rat’ invasion route.

(a) Environmental variables

We found significant climatic differences between the categories of sites along ‘mouse’ and ‘rat’ (Monte-Carlo tests, $p < 0.05$) invasion routes. Along the ‘mouse’ invasion route, climate seemed cooler and drier in sites of long-established invasion compared to the other sites. Along

the ‘rat’ invasion route, sites of long-established invasion seemed to experience cooler and wetter climate than recently and non-invaded ones. These results are well represented on the second axis of mouse and rat PCAs (Figure S1a, Figure S2a, supplementary materials). The Between/Within analysis on commensal habitat characteristics revealed a significant segregation between invaded and non-invaded sites along the ‘mouse’ invasion route (Monte-Carlo test, $p < 0.05$; Figure 1b, supplementary materials), suggesting more traditional buildings in non-invaded sites. Along the ‘rat’ invasion route, no significant difference in commensal habitat characteristics was detected (Monte-Carlo test, $p > 0.05$) with regard to site invasion status (Figure S2b, supplementary materials). However, as not initially dedicated to investigate the effects of environmental characteristics on immune responses, our experimental design did not allow us to interpret adequately the underlying signification of both PCA components on each invasion route.

(b) Variation of HA/HL estimates

‘Mouse’ invasion route - The most parsimonious model explaining variation in hemagglutination (HA) included the climate (component 1: $F_{1,290} = 5.83$, $p < 0.0001$; component 2: $F_{1,290} = 16.81$, $p < 0.0001$), plate factor ($F_{1,290} = 11.27$, $p = 0.0163$), specific invasion status ($F_{3,290} = 12.48$, $p < 0.0001$, Figure 2a) and its interaction with sex ($F_{3,290} = 4.75$, $p = 0.0029$) (Table 2a). Sex accounted for differences in HA levels only at non-invaded sites, with higher values recorded for males than females. Mice from sites of long-established invasion had the lowest HA values. No significant difference in mean HA was detected in *Ma. erythroleucus* between recently invaded and non-invaded sites (post-hoc Tukey’s test, $p = 0.9999$), nor between *Ma. erythroleucus* and *M. m. domesticus* at the invasion front (post-hoc Tukey’s test, $p = 0.9999$).

The most parsimonious model explaining variation in hemolysis (HL) included the initial degree of serum hemolysis ($F_{1,293} = 99.82$, $p < 0.0001$), HA score ($F_{1,293} = 50.72$, $p < 0.0001$), sex ($F_{1,293} = 9.87$, $p = 0.0018$) and specific invasion status ($F_{3,293} = 26.56$, $p < 0.0001$, Figure 2b) (Table 2a). High values of HL were recorded for high values of HA and initial serum hemolysis, and for males compared to females. Mice from sites of long-established invasion had lower HL values compared with other invasion statuses. On invasion front, *M. m. domesticus* had lower values of HL than *Ma. erythroleucus* from recently invaded (post-hoc Tukey’s test, $p < 0.0001$) and non-invaded sites (post-hoc Tukey’s test, $p = 0.0006$). No significant difference in mean HL between recently invaded and non-invaded sites was detected in *Ma. erythroleucus* (post-hoc Tukey’s test, $p = 0.8723$).

'Rat' invasion route - The most parsimonious model explaining variation in hemagglutination (HA) included the initial degree of serum hemolysis ($F_{1,299} = 12.74, p = 0.0004$), age ($F_{1,299} = 9.40, p = 0.0024$), body mass ($F_{1,299} = 4.93, p = 0.0270$) and climate ($F_{1,299} = 12.91, p = 0.0004$) (Table 2b). Heavier and adult rodents had higher HA levels than lighter and juveniles, respectively. Serum hemolysis was negatively correlated with HA. No significant difference was found according to specific invasion status ($F_{3,299} = 1.41, p = 0.2399$).

The most parsimonious model explaining variations in hemolysis (HL) included the initial degree of serum hemolysis ($F_{1,300} = 57.76, p < 0.0001$), HA score ($F_{1,300} = 355.92, p < 0.0001$) and commensal habitat characteristics (component 1: $F_{1,300} = 21.82, p < 0.0001$) (Table 2b). HL values were positively correlated with both HA scores and with initial serum hemolysis. Specific invasion status had no significant effect on HL values ($F_{3,297} = 0.82, p = 0.4862$).

(c) Variation in Hp estimates

'Mouse' invasion route - The most parsimonious model explaining variation in haptoglobin (Hp) concentration included climate (component 1: $F_{1,183} = 13.31, p = 0.0003$; component 2: $F_{1,183} = 22.74, p < 0.0001$) and specific invasion status ($F_{3,183} = 5.22, p = 0.0017$) (Table 2a; Figure 2c). Mice sampled from the invasion front had Hp levels twice those of mice from sites of long-established invasion (post-hoc Tukey's test, $p = 0.0039$). No significant difference in mean Hp concentration was found between *Ma. erythroleucus* from recently invaded and non-invaded sites (post-hoc Tukey's test, $p = 0.9307$). Furthermore, Hp levels were similar in *Ma. erythroleucus* and *M. m. domesticus* sampled in recently invaded sites (post-hoc Tukey's test, $p = 0.4349$).

'Rat' invasion route - The most parsimonious model best explaining variation in Hp included climate ($F_{3,308} = 12.62, p = 0.0004$) only. However, the specific invasion status was included in most of the models within $\Delta AICc < 2$ with *R. rattus* from sites of long-established invasion having lower Hp concentrations than rodents trapped in recently invaded sites (*R. rattus*: post-hoc Tukey's test, $p = 0.0362$; *Mastomys* sp.: post-hoc Tukey's test, $p = 0.0058$). At the invasion front, Hp levels were similar in invasive and native species (post-hoc Tukey's test, $p = 0.74$). No significant difference was detected in mean Hp between *Mastomys* sp. from recently invaded and non-invaded sites (post-hoc Tukey's test, $p = 0.2163$).

4. Discussion

Most studies investigating the role of immunity in the context of biological invasion have focused on comparisons between sympatric invasive and native species or between phylogenetically related species with contrasting levels of invasion success [15, 32]. These interspecific designs may not be entirely appropriate for testing the refined EICA hypothesis, because differences in immune investment may be due to intrinsic species characteristics. Comparing several populations along the invasion route of invasive species, from areas in which invaders are well established to newly colonised areas, appears to be a relevant approach for testing EICA predictions, as it allows to overcome specific differences and to take into account the invasion history of the species.

Designed in this perspective, our study leads to data that did not fully match with EICA expectations. Humoral investment was found to increase along the invasion route, but for *M. m. domesticus* only. No such change was observed for *R. rattus*. Moreover, contrary to the EICA hypotheses, the inflammatory response was found to be stronger in populations at the invasion front than in populations from sites of long-established invasion, whatever the invasive species considered. Together with some previous ecoimmunological studies, our study suggested an absence of clear patterns that would support the EICA expectations with regard to immunity. We discuss below several possibilities to interpret our results.

(a) Biological variations of immune responses

We carefully considered experimental and individual factors in our statistical models as they could have biased our results. The initial levels of serum hemolysis and HA scores were found to significantly influence HA/HL results whatever the invasion route considered. Higher values lead to higher HA/HL scores, regardless to the species and the invasion status of sites. These results were expected as complement lysis is activated by the formation of antigen-Nab complexes [24]. Furthermore, the initial serum hemolysis is part of the HL score and may represent the total final hemolysis in extreme cases where Nabs-mediated lysis did not occur in a serum. These results highlighted the crucial importance to incorporate such ‘experimental’ factors in the models.

We also found a significant influence of age, body mass and sex on some immune responses that were higher in adults, heavier individuals and males, respectively. Age and body mass influenced significantly NAb concentrations for both native and invasive rodents on the ‘rat’ invasion route. These findings were congruent with other works [e.g., 33] and corroborated the common trend of an increased immune capacity with host growth and condition. In the

opposite, our results were not consistent with the common finding that females are more immunocompetent than males [34], but not surprising as other factors (including ecological, social and behavioral ones), probably interacting in a complex way, may contribute to the sexual differences observed [35]. This may raise interesting questions on the relationships between male/female behavioural and physiological strategies and host immunology in the context of an invasion process.

(b) Increase of inflammatory and/or humoral responses in invaders on the wave-front

Our work emphasized differences of immune responses between long- and recently established invasive populations, for at least one of the two pathways investigated. Environmental variations could drive the patterns observed by selecting for different phenotypes [reviewed in 36]. From there, the immune changes observed in *M. m. domesticus* and *R. rattus* along their invasion route may be considered as responses to these ecological changes. In this context, although our experimental design did not allow us to characterize how they impact concretely the immune responses, the potential effect of climate and commensal habitat structure on rodent immunity have been assessed as they were part of the most important factors likely to influence rodent immune responses, for instance through resource availability or community composition. Nevertheless, they could not explain alone the patterns observed. Indeed, climatic data differed between sites of long- and recently-established invasion but no change was observed in HA and HL levels for *R. Rattus*, and climate was not relevant to explain variations of HL in *M. m. domesticus*. Likewise, habitat structure did not differ between sites of long- and recently-established invasion along the ‘mouse’ invasion route, although immune responses significantly changed.

The risk of exposure to parasites therefore remains one of the most likely environmental pressures underlying the immune changes observed. In this perspective, our results challenged the initial assumptions underlying the EICA refined hypothesis about the existence of trade-offs between immune pathways mediated by energetic costs. Alternatively, they raised questions about the extent to which these presumed costs of immune defences (higher for inflammation, lower for humoral responses) [5] can be generalized to all biological models and ecological conditions without any caution. Indeed, immune strategies have been shown to differ significantly between species, or even between races of domesticated species [37].

Components of both humoral and cellular immunity may be useful during expansion range, because they constitute first lines of defence against general challenges and new pathogens [38]. Specifically, NABs and complement provide the first line of humoral protection

against invading microbes [24]. Various functions have been proposed for NABs, including a role in the direct control of new bacterial and viral disease challenges, enhancing antigen presentation and initiating the specific responses of B and T cells [24]. Inflammatory responses also enhance defences against many infections and increase the efficiency of pathogen and parasite clearance. They lead to the sequestration of nutrients that many pathogens require for growth. They are therefore effective at controlling diverse pathogens rapidly, and are thus highly beneficial to the host [5, 12], by providing protection against new antigens in particular. The ability to mount strong inflammatory responses may be essential for survival and proliferation during invasion. This may account for higher fitness of invading mice and rats mounting stronger responses of this costly form of defence, rather than attenuating it, at the invasion front compared with their origin areas. The high levels of inflammation observed may thus be interpreted as a response to the greater risk of infection on the invasion front for invaders. They may prevent ‘naïve host syndrome’, a severe adverse effect of parasites on hosts with which they have no co-evolutionary history [39].

We argue that invaders displaying efficient and appropriate immune responses to the parasites/pathogens they face in newly invaded environments may have a better fitness whatever the costs and negative impacts of these immune responses in terms of energetic resources and immunopathologies, especially if these invaders are able to afford or buffer the costs related to immune reactions. Moreover, the estimation of these costs may be specifically dependent on the immune response examined for a given pathway, and/or the condition/energetics parameters chosen. Indeed, although the secretion of Hp is enhanced in inflammatory states, Hp has strong anti-inflammatory and anti-oxidative properties. During infection, Hp is best characterized as a protein that protects hosts against “all the dangers of the acute phase response” [27]. Within 24h of infection, circulating Hp concentration increases considerably, to replenish hemoglobin stores and damp down inflammatory responses [19]. High Hp concentrations may therefore be of benefit to invaders due to a lessening of the negative impact of immunity. However, despite being a good indicator of the inflammatory reaction, Hp may be less useful for estimating inflammation-related costs and trade-offs [40]. It is, therefore, not suitable to exclude the possibility of trade-offs between inflammation and humoral responses involving immune effectors other than those investigated here. Invaders are likely to face new pathogens, and non-specific immunity may therefore be of greater benefit than specific responses during the colonization process. It might be worthwhile looking for trade-offs between specific and non-specific immune pathways. However, it may be difficult to address this question, given that the innate and adaptive branches of immunity are closely

interconnected in the immune system [39]; their strict separation would thus be challenging. We must also keep in mind that the concentration of Nabs only reflects one part of the host immune capacities to fight infections and may not be generalisable to other humoral responses.

(c) Stronger patterns of immune changes in mouse compared to rat invasive species

Environmental differences between invasion routes might be an obvious reason to explain why only inflammation increased in rats between long- and recently established sites, whereas both humoral and inflammation reached higher levels in mice. However, neither climate nor habitat structure variations were likely to drive solely these different patterns in mice and rats. Indeed, climatic changes were observed between long- and recently established sites along both invasion routes, and habitat structure did not change between long- and recently established sites along both invasion routes.

A potential alternative relies on the idea that making generalities would be difficult in the context of bioinvasions, which are the result of stochastic processes. For instance, parasite communities can strongly differ among invaded ranges, triggering unpredictable changes in host immunity. Again, evaluating the risks of infection at the invasion front seemed crucial to understand fully the immune changes observed in invaders, and their potential role in invasion success.

Besides, *R. rattus* and *M. m. domesticus* may have evolved different strategies for establishment in new sites. Direct competition is often put forward as an explanation for the replacement of native species by exotic rodents [41]. Stronger and socially dominant individuals that overcome weaker individuals (fights, access to resources) may force them to leave the local territory [18]. *Rattus rattus* has been shown to be aggressive to intruders, physically eliminating experimentally introduced conspecific individuals from an insular population [42]. They are much larger than *Mastomys* species [30] and would therefore be at an advantage in direct competition [42]. Immune changes may therefore be less important for the invasion success of *R. rattus* than for *M. m. domesticus*, which are known to perform poorly in direct competition with several native rodents [43]. Invasion success mediated by immune changes in house mice would account for observations that this species is less parasitised than rats, for zoonoses for instance [44, 45]. The competitive advantage of *M. m. domesticus* may therefore reside in a better ability to adapt, control and regulate immune responses.

Further studies based on other colonisation routes or on temporal surveys of previously studied routes are therefore required to confirm that range expansion is linked to immune changes in house mice and black rats in Senegal. Such studies should also shed light on whether the

patterns observed are the result of genetic or epigenetic evolutionary changes, or phenotypic plasticity. Both mechanisms influence individual immune responses [46].

(d) No changes of immune response in native species

Native *Mastomys* species exhibited similar immune responses in non-invaded and recently invaded sites, along both the ‘mouse’ and ‘rat’ invasion routes. This pattern could result from the matching between environmental conditions (especially parasite/pathogen pressure, resource availability, etc.) and the development of adequate immune responses by native populations that have co-evolved with their natural environment. However, we found significant environmental differences between non-invaded sites and invasion front for both invasion routes. It is also likely that novel epidemiological conditions are established during invasion as the introduction of invaders directly affects host community composition and may also modify the infection risk of native species [7]. This latter would be unlikely if invaders experience enemy release or when introduced exotic parasites are unable to spread to native rodents. Host specificity and a lack of vectors are among the potential mechanisms accounting for the scarcity of parasite transmission from the invaders to local rodents. Again, the investigation of potential changes in parasite/pathogen pressure following rat/mouse invasions is required to interpret the constancy of immune responses in native species.

Alternatively, if we consider infectious risks to have increased in invaded sites through parasite spill-over or spill-back [7, 11], then the absence of immune changes in native species could reflect their inability to adapt their immune phenotypes. The resulting maladaptation, through strong effects of exotic or overamplified local parasites and/or immunopathologic effects, could have severe consequences for fitness. This scenario may account for the rapid elimination of native species observed after the introduction of mice or rats in Senegal.

In summary, we report major immune changes related to mouse and rat invasions. Our data provide no support for the predictions of the refined EICA that humoral immunity should be favoured over inflammation, which is likely to be more costly, during biological invasion. We have to consider our conclusions with some precautions mainly due to absence of host metabolism- and parasite/pathogen-related data. Nevertheless, our results seem to provide strong evidence that immune changes occur due to higher risk of infection at the invasion front and a greater ability of invasive species, such as *M. m. domesticus* in particular, to adjust their immune phenotypes during invasion.

Ethics Statement: Trapping campaigns within villages were carried out with the prior permission of the appropriate institutional and traditional authorities. Rodents were treated in accordance with relevant requirements of Senegalese legislation and euthanatized in accordance with current ethical guidelines for animal care [47].

Acknowledgments. We thank Laurent Granjon and Jean-Marc Duplantier for their precious help and advice during this work. Jean-Claude Berges and Natacha Volto are thanked for their help with climatic variables. We are particularly indebted to all the people in Senegal who allowed us to carry out rodent trapping in their homes.

Funding statement. This work was supported by the ANR ENEMI project (ANR-11-JSV7-0006). CAD acknowledges support from the *Service de Coopération et d'Action Culturelle* (French Embassy, Senegal) and the *Agence Universitaire de la Francophonie* through Ph.D. scholarships.

Author Contributions. CD performed the HAHL analyses and wrote the first draft of the paper. EGF participated in the interpretation and statistical analyses of HAHL data. SC, LH, SD performed the Hp analyses and SC carried out the statistical analyses. OF participated in the multivariate analyses of environmental data. CB, AD and NC designed the sampling. NC designed the immunological experiments and formulated the hypotheses tested. AD and KB managed the extensive field work. KB, MK, YN, MD, AS, CB, NC and CD performed the field sampling. SP and EA were responsible for sample collection and the database.

Conflict of interest. We have no competing interests.

DATA ARCHIVING STATEMENT

Data for this study are available at: to be completed after manuscript is accepted for publication.

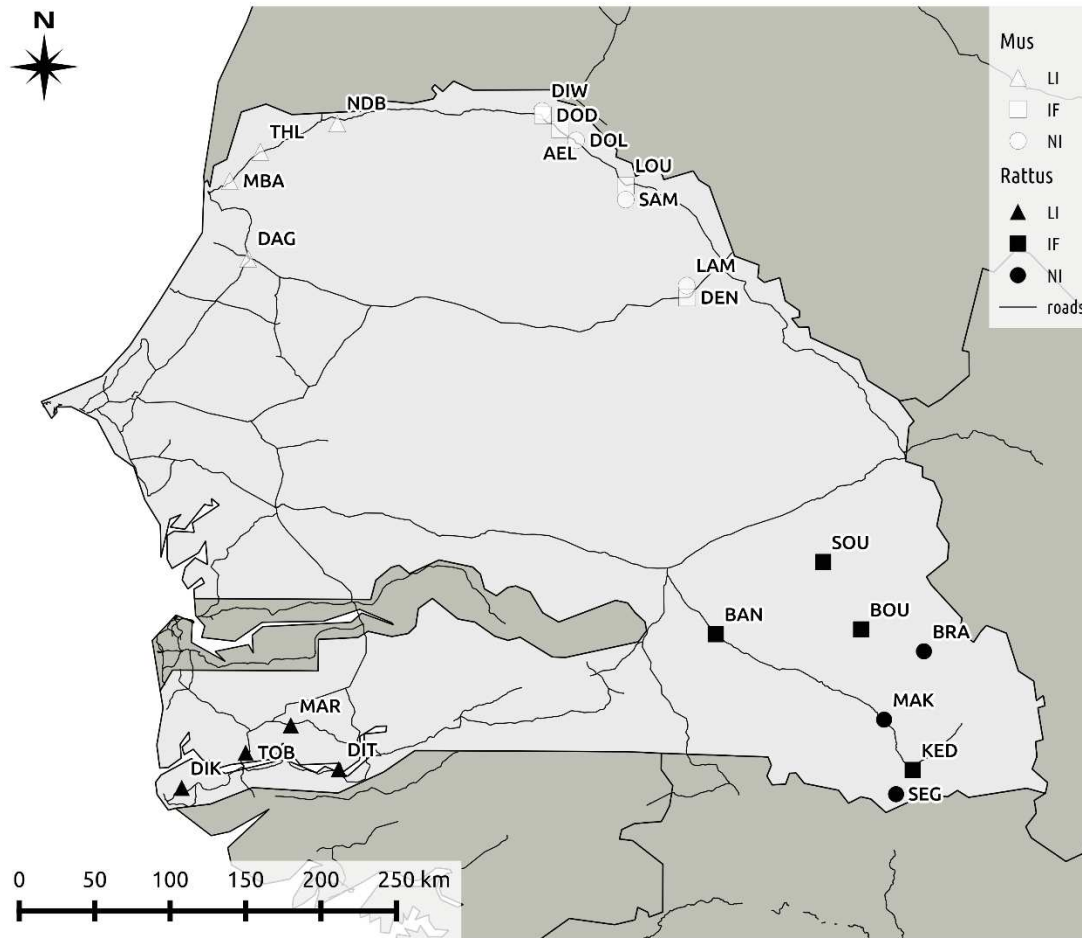


Figure 1. Map showing the location of the sites at which rodents were trapped. The codes used for the sampling sites are as in Table 1. The symbols are shown in white for *M. m. domesticus* invasion route and in black for *R. rattus* invasion route. Triangles, squares and circles correspond respectively to sites of long-established invasion (> 100 years), recently invaded sites (< 35 years) and non-invaded sites.

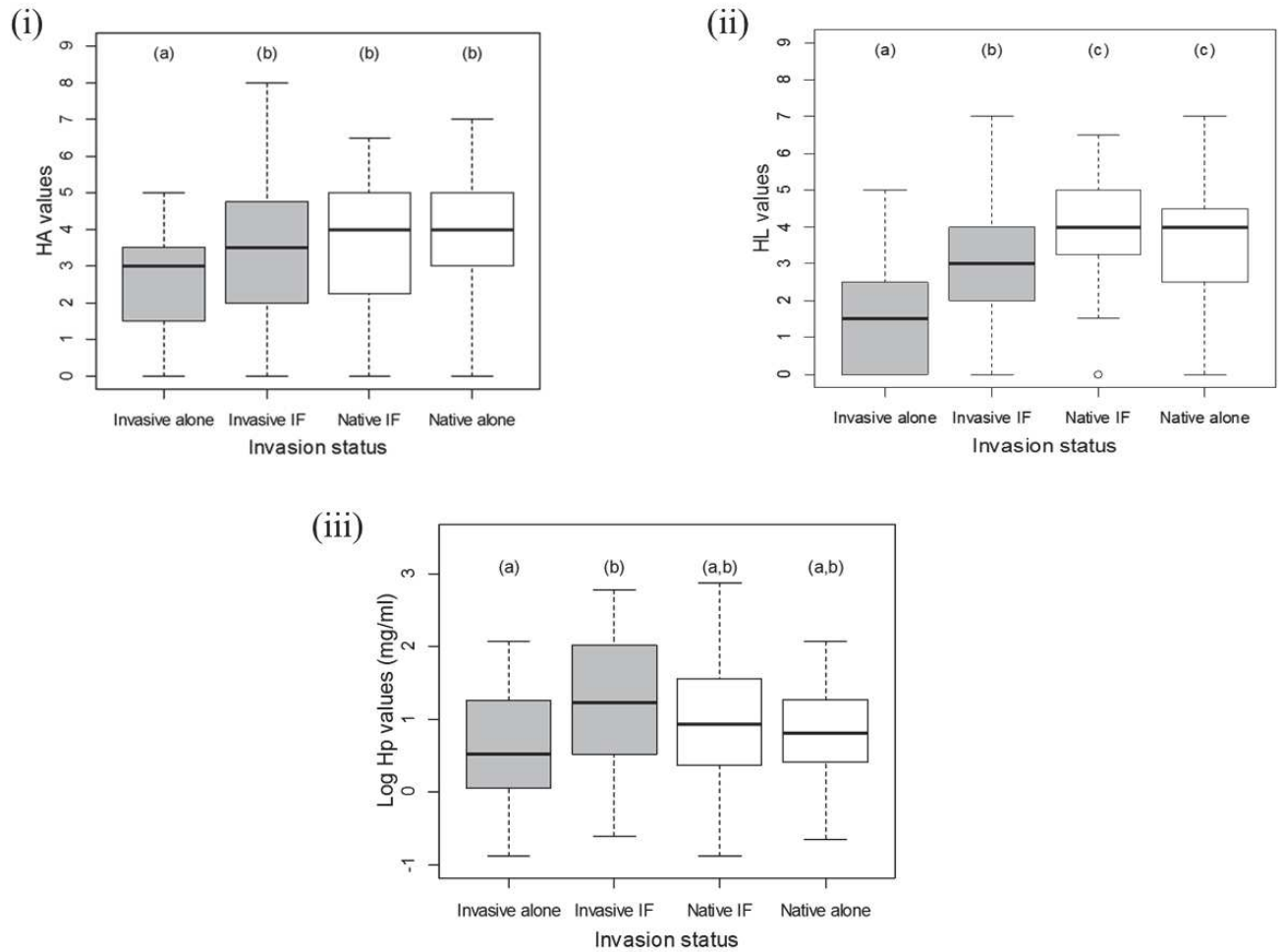


Figure 2. Effects of specific invasion status on the variation in (i) hemagglutination (HA), (ii) hemolysis (HL) and (iii) haptoglobin (Hp) levels in the serum of invasive *M. m. domesticus* (boxplots in grey) and native *Ma. erythroleucis* (boxplots in white). Legend: Invasive alone = *M. m. domesticus* in sites of long-established invasion; Invasive IF = *M. m. domesticus* on invasion front (IF); Native IF = *Ma. erythroleucis* on invasion front (IF); Native alone = *Ma. erythroleucis* in non-invaded sites. Different letters above boxplots denote significant differences between specific invasion statuses.

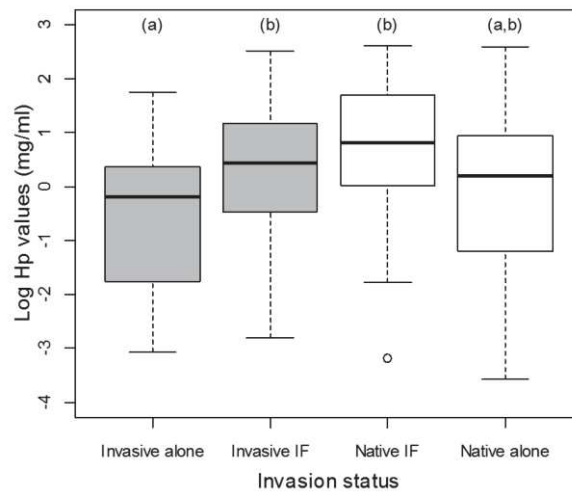


Figure 3. Effects of specific invasion status on the variation of serum haptoglobin concentration (Hp) in invasive *R. rattus* (boxplots in grey) and native *Mastomys* sp. (boxplots in white). Legend: Invasive alone = *R. rattus* at sites of long-established invasion; Invasive IF = *R. rattus* on invasion front (IF); Native IF = *Ma. erythroleucus* (n = 34) and *Ma. natalensis* (n = 22) on invasion front (IF); Native alone = *Ma. natalensis* in non-invaded sites. Different letters above boxplots denote significant differences between specific invasion statuses.

Table 1: Sample size for each assay, by invasion status (LI = sites of long-established invasion; IF = invasion front; NI = non-invaded sites), sampled site (code in parentheses) and host species for a) the ‘mouse’ invasion route and b) the ‘rat’ invasion route. ‘M’ and ‘F’ indicate males and females, respectively. ‘-’ indicates that no rodent was trapped or analysed (because of low sample size).

a)

Invasion status	Site	Hemagglutination-Hemolysis				Haptoglobin			
		<i>M. m. domesticus</i>		<i>Ma. erythroleucus</i>		<i>M. m. domesticus</i>		<i>Ma. erythroleucus</i>	
		M	F	M	F	M	F	M	F
LI	Dagathie (DAG)	10	9	-	-	6	6	-	-
	Mbakhana (MBA)	13	10	-	-	8	4	-	-
	Thilene (THL)	8	12	-	-	3	10	-	-
	Ndombo (NDB)	10	11	-	-	7	8	-	-
IF	Dodel (DOD)	9	14	11	8	3	7	9	3
	Aere Lao (AEL)	10	11	12	7	8	9	7	4
	Dendoudi (DEN)	12	5	16	7	6	4	12	4
	Lougue (LOU)	10	12	15	7	3	7	11	3
NI	Doumga Lao (DOL)	-	-	10	10	-	-	7	7
	Lambango (LAM)	-	-	9	11	-	-	7	9
	Saré Maoundé (SAM)	-	-	5	4	-	-	3	2
	Diomandou Walo (DIW)	-	-	9	4	-	-	7	4

b)

Invasion status	Site	Hemagglutination-Hemolysis						Haptoglobin					
		<i>R. rattus</i>		<i>Ma. erythroleucus</i>		<i>Ma. natalensis</i>		<i>R. rattus</i>		<i>Ma. erythroleucus</i>		<i>Ma. natalensis</i>	
		M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
LI	Diakene Wolof (DIK)	9	15	-	-	-	-	9	15	-	-	-	-
	Diattacounda (DIT)	13	14	-	-	-	-	13	14	-	-	-	-
	Marsassoum (MAR)	13	13	-	-	-	-	13	13	-	-	-	-
	Tobor (TOB)	6	14	-	-	-	-	6	14	-	-	-	-
IF	Badi Nieriko (BAN)	8	13	5	6	-	-	10	13	6	6	-	-
	Bountougoufara (BOU)	9	22	7	5	-	-	9	22	8	5	-	-
	Kedougou (KED)	9	13	-	-	9	13	9	13	-	-	9	13
	Soutouta (SOU)	11	11	5	4	-	-	12	11	5	4	-	-
NI	Bransan (BRA)	-	-	-	-	10	13	-	-	-	-	10	13
	Mako (MAK)	-	-	-	-	11	12	-	-	-	-	13	13
	Segou (SEG)	-	-	-	-	7	13	-	-	-	-	8	13

Table 2: Results of the linear mixed-effect models for HA, HL and Hp variations along the a) *M. m. domesticus* and b) *R. rattus* invasion routes. ‘i*j’ indicates that the factor i, the factor j, and their interaction (noted i:j) were included in the model. Significant effects are highlighted in bold. AICc: Akaike’s information criterion with correction for finite sample size. Δ indicates the difference between the model chosen and the model with the lowest AICc.

a)

Assay	AICc (Δ)	Factors in the model selected	F-value	p-value
Hemagglutination (HA)	1187.4 (1.07)	Plate	11.27	0.0163
		Climate (component 1)	5.83	< 0.0001
		Climate (component 2)	16.81	< 0.0001
		Invasion status	12.48	< 0.0001
		Sex	0.0005	0.9931
		Invasion status:Sex	4.75	0.0029
Hemolysis (HL)	1014.8 (1.71)	Serum hemolysis	99.82	< 0.0001
		HA	50.72	< 0.0001
		Sex	9.87	0.0018
		Invasion status	26.56	< 0.0001
Haptoglobin (Hp)	464.7 (0)	Climate (component 1)	13.31	0.0003
		Climate (component 2)	22.74	< 0.0001
		Invasion status	5.22	0.0017

b)

Assay	AICc (Δ)	Factors in the model chosen	F-value	p-value
Hemagglutination (HA)	1210.3 (0.84)	Serum hemolysis	12.74	0.0004
		Age	9.40	0.0024
		Body mass	4.93	0.0270
		Climate (component 1)	12.91	0.0004
Hemolysis (HL)	765.6 (1.33)	Serum hemolysis	57.76	< 0.0001
		HA	355.92	< 0.0001
		Commensal habitat	21.82	< 0.0001
Haptoglobin (Hp)	2170.0 (1.64)	Climate (component 1)	12.62	0.0004

SUPPLEMENTARY MATERIALS

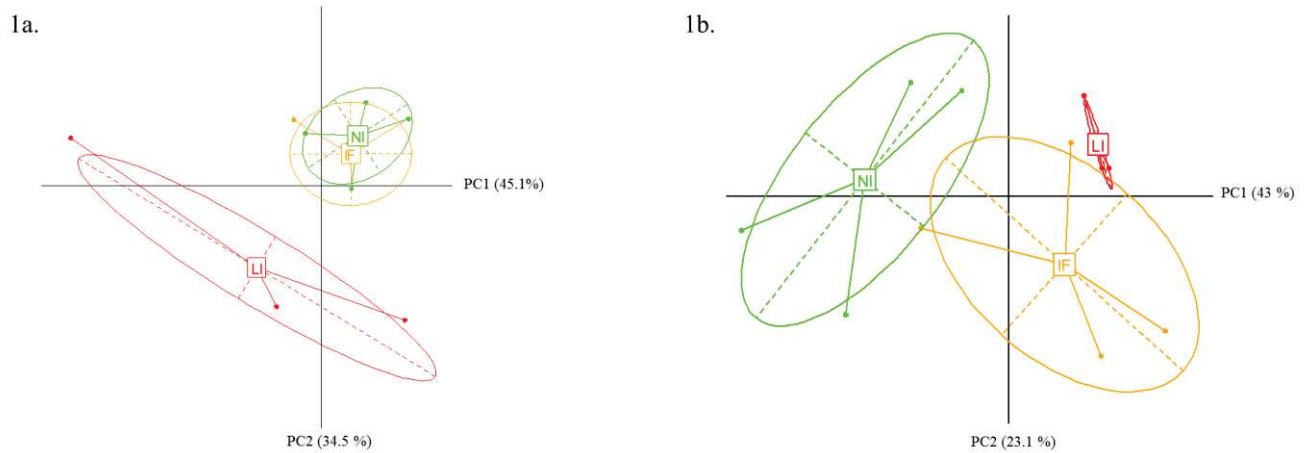


Figure S1: Principal component analysis of the climatic (a) and commensal habitat (b) characteristics of the localities from the house mouse invasion route according to their invasion status. LI: localities of long-established invasion; IF: localities of invasion front; NI: non-invaded localities. Between-within analysis showed significant classes for both factors (Monte-Carlo test, $p < 0.05$).

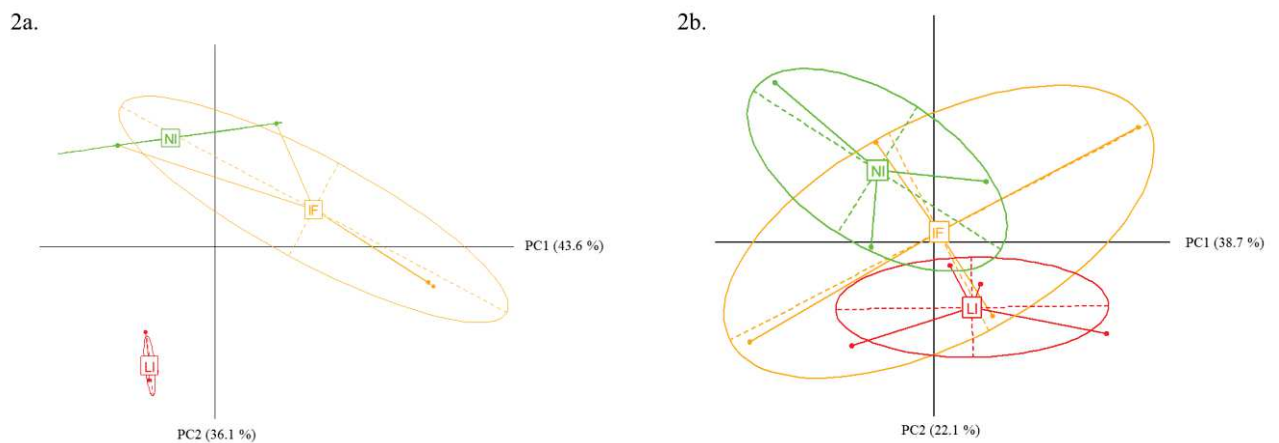


Figure S2: Principal component analysis of the climatic (a) and commensal habitat (b) characteristics of the localities from the black rat invasion route according to their invasion status. LI: localities of long-established invasion; IF: localities of invasion front; NI: non-invaded localities. Between-within analysis showed significant classes only for climate (Monte-Carlo test, $p < 0.05$), but not for habitat (Monte-Carlo test, $p > 0.05$).

BIBLIOGRAPHY

- [1] Kolar C.S., Lodge D.M. 2001 Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol Evol.* **16**(4), 199-204. (doi: 10.1016/S0169-5347(01)02101-2)
- [2] Manning K., Pelling R., Higham T., Schwenniger J.L., Fuller D.Q. 2011 4500-Year old domesticated pearl millet (*Pennisetum glaucum*) from the Tilemsi Valley, Mali: new insights into an alternative cereal domestication pathway. *J Archaeol Sci* **38**(2), 312-322. (doi:10.1016/j.jas.2010.09.007)
- [3] Facon B., Genton B.J., Shykoff J., Jarne P., Estoup A., David P. 2006 A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends Ecol Evol.* **21**(3), 130-135. (doi:10.1016/j.tree.2005.10.012)
- [4] Llewellyn D., Thompson M.B., Brown G.P., Phillips B.L., Shine R. 2012 Reduced investment in immune function in invasion-front populations of the cane toad (*Rhinella marina*) in Australia. *Biol Inv* **14**(5), 999-1008. (doi:10.1007/s10530-011-0135-3)
- [5] Lee K.A. & Klasing K.C. (2004). A role for immunology in invasion biology. *Trends Ecol Evol* **19**, 523-529. (doi:10.1016/j.tree.2004.07.012)
- [6] Torchin M.E., Lafferty K.D., Dobson A.P., McKenzie V.J., Kuris A.M. 2003 Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**(6923). (doi:628-630. doi:10.1038/nature01346)
- [7] Prenter J., MacNeil C., Dick J.T.A., Dunn A.M. 2004 Roles of parasites in animal invasions. *Trends Ecol Evol* **19**(7), 385-390. (doi:10.1016/j.tree.2004.05.002)
- [8] Dunn, A.M. 2009 Parasites and Biological Invasions. In *Advances in Parasitology, Vol 68: Natural History of Host-Parasite Interactions* (ed. J.P. Webster), pp. 161-184
- [9] Dunn A.M., Perkins S.E. 2012 Invasions and infections. *Funct Ecol* **26**(6), 1234-1237. (doi:10.1111/1365-2435.12022)
- [10] Mitchell C.E., Power A.G. 2003 Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**, 625-626
- [11] Kelly D.W., Paterson R.A., Townsend C.R., Poulin R., Tompkins D.M. 2009 Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? *Ecology* **90**(8), 2047-2056. (doi:10.1890/08-1085.1)
- [12] Blossey B., Notzold R. 1995 Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants - a hypothesis. *J Ecol* **83**(5), 887-889. (doi:10.2307/2261425)
- [13] Roberts L.S., Janovy J. 2010 Foundations of Parasitology. Boston, Mcgraw Hill.
- [14] Sorci G., Faivre B. 2009 Inflammation and oxidative stress in vertebrate host-parasite systems. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci* **364**(1513), 71-83. (doi:10.1098/rstb.2008.0151)

- [15] Martin L.B., Alam J.L., Imboma T., Liebl A.L. 2010 Variation in inflammation as a correlate of range expansion in Kenyan house sparrows. *Oecologia* **164**(2), 339-347. (doi:10.1007/s00442-010-1654-9)
- [16] Klasing K.C. 2004 The costs of immunity. *Curr Zool (formerly Acta Zool Sin)* **50**(6), 961 – 969
- [17] Pedersen A.B., Babayan S.A. 2011 Wild immunology. *Mol Ecol* **20**(5), 872-880. (doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04938.x)
- [18] White T.A., Perkins S.E. 2012 The ecoimmunology of invasive species. *Funct Ecol* **26**(6), 1313-1323. (doi:10.1111/1365-2435.12012)
- [19] Martin L.B., Coon C.A.C., Liebl A.L., Schrey A.W. 2014 Surveillance for microbes and range expansion in house sparrows. *P R Soc B* **281**(1774). (doi:2013269010.1098/rspb.2013.2690)
- [20] Brown G.P., Phillips B.L., Dubey S., Shine R. 2015 Invader immunology: invasion history alters immune system function in cane toads (*Rhinella marina*) in tropical Australia. *Ecol lett* **18**(1), 57-65. (doi:10.1111/ele.12390)
- [21] Konecny A., Estoup A., Duplantier J.M., Bryja J., Ba K., Galan M., Tatard C., Cosson J.F. 2013 Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa. *Mol Ecol* **22**(2), 286-300. (doi:10.1111/mec.12112)
- [22] Dalecky, A., Bâ, K., Piry, S., Lippens, C., Diagne, C.A., Kane, M., Sow, A., Diallo, M., Niang, Y. & Konečný, A., Sarr N., Artige E., Charbonnel N., Granjon L., Duplantier J-M., Brouat C. 2015 Range expansion of the invasive house mouse *Mus musculus domesticus* in Senegal, West Africa: a synthesis of trapping data over three decades, 1983–2014. *Mammal Review* **45**, 176-190. (doi : 10.1111/mam.12043)
- [23] Duplantier J.M., Granjon L., Bâ K. 1997 Répartition biogéographique des petits rongeurs au Sénégal. *J Afr Zool* **111**, 17-26
- [24] Matson K.D., Ricklefs R.E., Klasing K.C. 2005 A hemolysis-hemagglutination assay for characterizing constitutive innate humoral immunity in wild and domestic birds. *Dev Comp Immunol* **29**(3), 275-286. (doi:10.1016/j.dci.2004.07.006)
- [25] Carroll M.C., Prodeus A.P. 1998 Linkages of innate and adaptive immunity. *Curr Opin Immunol* **10**, 36-40. (doi:10.1016/s0952-7915(98)80028-9)
- [26] Huntoon K.M., Wang Y., Eppolito C.A., Barbour K.W., Berger F.G., Shrikant P.A., Baumann H. 2008 The acute phase protein haptoglobin regulates host immunity. *J Leukoc Biol* **84**, 170-181. (doi:10.1189/jlb.0208100)

- [27] Dobryczycka W. 1997 Biological functions of haptoglobin-new pieces to an old puzzle. *Eur J Clin Chem Clin Biochem* **35**(9), 647-654
- [28] Matson K.D., Horrocks N.P.C., Versteegh M.A., Tieleman B.I. 2012 Baseline haptoglobin concentrations are repeatable and predictive of certain aspects of a subsequent experimentally-induced inflammatory response. *Comp Biochem Physiol, Part A Mol Integr Physiol* **162**, 7-15. (doi:10.1016/j.cbpa.2012.01.010)
- [29] Garba M., Dobigny G. 2014 Reproduction in urban commensal rodents: the case of *Mastomys natalensis* from Niamey, Niger. *Mammalia* **78**(2), 185-189. (doi:10.1515/mammalia-2013-0042)
- [30] Granjon L., Duplantier J.M. 2009 *Les rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne*. Marseille, Publications scientifiques du Muséum, 215 p.
- [31] R_Development_Core_Team. 2012 R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. In URL <http://www.R-project.org/> (ed. ISBN). Vienna, Austria.
- [32] Lee K.A., Martin L.B., Hasselquist D., Ricklefs R.E., Wikelski M. 2006 Contrasting adaptive immune defenses and blood parasite prevalence in closely related Passer sparrows. *Oecologia* **150**(3), 383-392. (doi:10.1007/s00442-006-0537-6)
- [33] Rossi S, Doucelin A, Le Potier M-F, Eraud C & Gilot-Fromont E. 2013 Innate immunity correlates with host fitness in wild boar (*Sus scrofa*) exposed to classical swine fever. *PLoS One* **8**(11). (doi: 10.1371/journal.pone.0079706)
- [34] Zuk, M., Stoehr, A.M. 2010 Sex differences in susceptibility to infection: an evolutionary perspective. In *Sex hormones and immunity to infection* (pp. 1-17), Springer.
- [35] Klein, S.L., Hairston, J.E., Courtney DeVries, A., Nelson, R.J. 1997 Social environment and steroid hormones affect species and sex differences in immune function among voles. *Hormones and Behavior* **32**(1), 30-39. (doi: 10.1006/hbeh.1997.1402)
- [36] Colautti, R.I. & Lau, J.A. 2015 Contemporary evolution during invasion: evidence for differentiation, natural selection, and local adaptation. *Molecular Ecology* **24**, 1999-2017. (doi: 10.1111/mec.13162)
- [37] Mendes L., Piersma T., Hasselquist D., Matson K.D., Ricklefs R.E. 2006 Variation in the innate and acquired arms of the immune system among five shorebird species. *J Exp Biol* **209**, 284-291. (doi:10.1242/jeb.02015)
- [38] Janeway C.A., Travers P., Walport M., Schlomchik M.J. 2004 *Immunobiology*. New York, Garland Science.

- [39] Mastitsky S.E., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Molloy D.P. 2010 Parasites of exotic species in invaded areas: does lower diversity mean lower epizootic impact? *Div Distrib* **16**, 798-803. (doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00693.x)
- [40] Matson K.D., Cohen A.A., Klasing K.C., Ricklefs R.E., Scheuerlein A. 2006 No simple answers for ecological immunology: relationships among immune indices at the individual level break down at the species level in waterfowl. *P R Soc B* **273**, 815-822. (doi:10.1098/rspb.2005.3376)
- [41] Drake D.R., Hunt T.L. 2009 Invasive rodents on islands: integrating historical and contemporary ecology. *Biol Inv* **11**, 1483-1487. (doi :10.1007/s10530-008-9392-1)
- [42] Smith H.M., Banks P.B. 2014 Disease and competition, not just predation, as drivers of impacts of the black rat (*Rattus rattus*) on island mammals. *Global Ecol Biogeogr* **23**(2), 1485-1488. (doi:10.1111/geb.12220)
- [43] Gomez M.D., Provencal M.C., Polop J. 2008 Effect of interspecific competition on *Mus musculus* in an urban area. *J Pest Scienc*, 235-224. (doi:10.1007/s10340-008-0212-2)
- [44] Blackwell J.M. 1981 The role of the house mouse in disease and zoonoses. *Symp Zool Soc Lond* **47**, 591-616.
- [45] Meerburg B.G., Singleton G.R., Kijlstra A. 2009 Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Crit Rev Microbiol* **35**(3), 221-270. (doi:10.1080/10408410902989837)
- [46] Ardia D.R., Parmentier H.K., Vogel L.A. 2011 The role of constraints and limitation in driving individual variation in immune response. *Funct Ecol* **25**(1), 61-73. (doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01759.x)
- [47] Sikes R.S., Gannon W.L. and the animal care and use committee of the American Society of Mammalogists. 2011 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J Mammal* **92**(1), 235-253. (doi: 10.1644/10-MAMM-F-355.1)

DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES

I- Synthèse des objectifs et résultats des recherches menées

Les objectifs de ma thèse visaient à mieux comprendre le rôle potentiel (i) du parasitisme et (ii) des variations des réponses immunitaires des hôtes dans le succès d'invasion de deux espèces commensales de rongeurs, la souris domestique et le rat noir, au Sénégal. Plus spécifiquement, mes recherches avaient pour but de tester, le long d'un gradient d'invasion pour chaque espèce exotique étudiée, certaines prédictions couramment rapportées dans la littérature. Ainsi, une partie de mes travaux a consisté à explorer si les patrons de structure (prévalence, abondance, richesse) de deux communautés parasites (helminthes gastro-intestinaux et bactéries pathogènes) correspondent aux attendus suivants : (i) perte de parasites sur le front d'invasion par les populations de rongeurs envahissants (hypothèse parasite release ; Torchin *et al.*, 2003) ; (ii) augmentation du parasitisme dans les populations de rongeurs natifs sur le front d'invasion, suite à l'introduction de parasites exotiques (hypothèse spill over ; Prenter *et al.*, 2004) ou à l'amplification de parasites locaux (hypothèse spill back ; Kelly *et al.*, 2009) par les rongeurs hôtes exotiques. Mes recherches ont été également dédiées à la vérification des prédictions de (Lee & Klasing, 2004) sur l'immunocompétence des espèces envahissantes (hypothèse *EICA* affinée) au cours du processus d'invasion, à savoir un investissement plus faible dans la réponse inflammatoire (énergétiquement coûteuse) au profit de réponses humorales plus fortes (beaucoup moins coûteuses) chez les populations exotiques du front d'invasion. Ces modulations immunitaires donneraient un avantage aux hôtes exotiques en entraînant une réallocation potentielle des ressources vers des traits (reproduction, croissance) favorables à l'accomplissement du processus d'expansion (White & Perkins, 2012).

Les résultats des analyses d'écologie des communautés d'helminthes gastro-intestinaux (**article I**) et de bactéries zoonotiques (**article II**) attestent d'un relâchement effectif de la pression parasitaire, conformément à l'hypothèse *parasite release*, chez le rat noir (helminthes, bactéries) et la souris domestique (helminthes uniquement) au cours de l'invasion. En revanche, sur les deux routes d'invasion étudiées, aucun des attendus relatifs aux hypothèses de *spill-over* ou de *spill-back* n'a été détecté, quelle que soit la communauté de parasites examinée. Cependant, nos résultats suggèrent des changements dans les communautés parasitaires des populations natives en relation avec l'invasion du rat noir et de la souris domestique. En effet, les prévalences et/ou abondances de certains parasites des rongeurs natifs varient significativement entre le front d'invasion et les localités non envahies.

Les résultats de l'analyse des réponses immunitaires dans les différentes populations de rongeurs (**article III**) ne confortent pas l'idée d'un compromis entre réponses humorale et

inflammatoire chez les populations envahissantes du front d'invasion tel que suggéré par l'hypothèse *EICA* affinée. L'investissement dans l'immunité augmente sur les gradients d'invasion de la souris domestique (réponses humorales et inflammation) et du rat noir (inflammation uniquement). En revanche, aucun changement n'a été détecté dans les réponses immunitaires des rongeurs natifs suite à l'établissement des rongeurs exotiques.

Les tendances observées, aussi bien pour les communautés de parasites que pour les composantes immunitaires étudiées le long des deux routes d'invasion, attestent de patrons globalement plus complexes qu'attendu sous les hypothèses de départ, mettant en lumière l'existence de relations subtiles entre caractéristiques des communautés d'hôtes et de parasites, investissement immunitaire, conditions environnementales et invasions biologiques (voir discussions des **articles I, II et III**).

II- Ecologie des communautés de parasites et invasions de rongeurs au Sénégal

II.1 Des patrons complexes

L'approche d'écologie des communautés utilisée au cours de ma thèse pour décrire les communautés de parasites des rongeurs natifs et exotiques a mis en exergue la non-uniformité des patrons observés durant les invasions étudiées, en fonction des communautés d'hôtes et de parasites considérées. En effet, si une réduction significative de la pression parasitaire a été démontrée sur le front d'invasion des deux espèces exotiques, ce signal n'a cependant été visible pour les deux communautés de parasites qu'au sein des populations du rat noir. Parallèlement, les variations de prévalence/abondance de parasites au sein des rongeurs natifs entre zones récemment et non envahies ont uniquement été constatées sur les communautés d'helminthes. Ces observations témoignent en partie du caractère complexe des relations hôtes-parasites dans un contexte d'invasion biologique, en relation probable avec la stochasticité des phénomènes démographiques et environnementaux associés aux différentes histoires d'invasion. La diminution éventuelle de la pression parasitaire d'origine subie par les espèces hôtes exotiques au cours de l'invasion - telle qu'observée dans notre étude - représente une parfaite illustration de cette situation. Typiquement, s'il est possible de prédire dans une certaine mesure quels parasites sont susceptibles d'être perdus au cours d'un processus d'invasion (par exemple, des parasites trop virulents ou à cycles de vie complexes), la diminution de la pression parasitaire liée à un événement d'invasion peut aussi résulter de processus complètement aléatoires. Les modifications subies par une communauté de parasites au cours d'un processus d'invasion ne seront donc pas forcément similaires d'une histoire d'invasion à une autre. Dans ce contexte, on peut se demander si l'échantillonnage réalisé (entre

3 et 6 populations de rongeurs hôtes pour chaque stade du gradient d'invasion, avec environ une vingtaine d'individus de chaque espèce par population) est suffisant pour limiter l'interférence des biais potentiels liés au caractère stochastique des invasions.

De manière connexe, le fait que mes résultats ne valident pas les prédictions des hypothèses *spill-over* ou *spill-back* sur les routes d'invasion étudiées ne signifient pas indubitablement que ces deux mécanismes n'opèrent pas avec les communautés de parasites examinées (voir discussions des **articles I et II**). Si les parasites impliqués dans du *spill-back* ou du *spill-over* sont très virulents sur l'espèce native, on pourrait s'attendre à ne pas les détecter en populations naturelles, autrement qu'indirectement sur des taux de mortalité des hôtes par exemple. C'est le cas du virus Pox transmis par l'écureuil gris *S. carolinensis* à l'écureuil roux *Sciurus vulgaris* et responsable de l'exclusion de ce dernier en Grande-Bretagne au cours du 20^e siècle (McInnes *et al.*, 2013). La confirmation des patrons observés sur les communautés de parasites étudiées dans ce travail nécessiterait donc (i) d'étudier les communautés de parasites sur d'autres gradients d'invasion de la souris domestique et du rat noir et (ii) de suivre temporellement les différents réplicas (populations de rongeurs de chaque espèce hôte) analysés sur chacune des routes d'invasion étudiées, en combinant les études d'écologie des communautés avec des suivis de densité des populations de rongeurs.

II.2 Une approche 'multicommunautés d'hôtes'

L'arrivée d'une nouvelle espèce dans le milieu local est susceptible d'altérer fortement les interactions hôtes-parasites, à l'interface de communautés composées de plusieurs espèces natives et exotiques (Telfer & Bown, 2012). Les perturbations écosystémiques associées à ces variations dans la biodiversité peuvent avoir des impacts sur la transmission des parasites locaux (Johnson *et al.*, 2013a). Les récentes recherches sur le sujet ont suggéré un lien conflictuel entre biodiversité et circulation des parasites. Dans un contexte d'invasion biologique, les changements de diversité des communautés d'hôtes associés à l'établissement d'une espèce exotique peuvent provoquer une augmentation (hypothèse d'amplification) ou une diminution (hypothèse de dilution) du risque de transmission d'un parasite local, en fonction de la compétence de l'espèce introduite à transmettre le parasite. Ces phénomènes d'amplification / dilution font l'objet d'un intérêt grandissant de la communauté scientifique, mais n'ont été étudiés principalement que dans le contexte de maladies à vecteurs aux USA (Keesing *et al.*, 2010). Ils mériteraient d'être appréhendés dans des contextes d'invasion en cours où la diversité

et la densité des populations d'hôtes varient significativement dans le temps et dans l'espace le long des routes de colonisation.

II.3 Une approche 'multicommunautés de parasites'

La plupart des organismes hôtes, la plupart du temps, sont infectés par plusieurs espèces de parasites appartenant probablement à différentes communautés de macroparasites et/ou de microparasites (Pedersen & Fenton, 2007). Les rongeurs ne font pas exception à la règle (Morand *et al.*, 2006 ; Meerburg *et al.*, 2009). Dans ce contexte, les travaux se focalisant sur un seul parasite ou groupe de parasites peuvent aboutir à des conclusions incomplètes ou incorrectes sur les interactions hôtes-parasites (Vaumourin *et al.*, 2014) notamment durant le processus d'invasion. Typiquement, le ou les parasites ayant un effet significatif sur le processus d'invasion pourraient être celui ou ceux non estimés durant une étude ciblant un taxon parasite particulier. L'étude de deux communautés distinctes de parasites (helminthes gastro-intestinaux et bactéries pathogènes) au cours de ma thèse, bien que ne représentant pas de manière exhaustive le spectre parasitaire des rongeurs étudiés, permet d'envisager dans un contexte beaucoup plus réaliste le rôle des parasites dans les invasions biologiques. Cependant, d'autres communautés de parasites, telles que les virus, les protozoaires ou les ectoparasites (tiques et puces) infectent très probablement les rongeurs étudiés. Ces communautés n'ont pas été étudiées au cours de ma thèse mais mériteraient d'être analysées pour évaluer un éventuel lien avec le succès d'invasion de *R. rattus* et de *M. m. domesticus* au Sénégal. Par exemple, il a été montré que l'invasion des îles Christmas par le rat noir *R. rattus* est associée à la transmission d'un protozoaire (*Trypanosoma lewisi*) aux populations natives de *Rattus macleari* qui ont été totalement exclues (Wyatt *et al.*, 2008).

II.4 Une approche 'infracommunauté de parasites'

Au sein d'un hôte, les parasites, indifféremment micro- et macroparasites, peuvent interagir de manière directe (via la compétition pour les ressources) ou indirecte (via des modulations du système immunitaire de l'hôte) (Graham, 2008). Ces interactions peuvent avoir des conséquences positives (ex. immunorégulation des réponses immunitaires) et/ou négatives (compétition directe pour la niche à occuper) sur au moins l'un des partenaires (Pedersen & Fenton, 2007). Elles peuvent également avoir des répercussions substantielles sur la physiologie et la fitness des individus hôtes (Lass *et al.*, 2013). Ce sont toutes ces interactions parasites-parasites et hôtes-parasites qui ont conduit Rynkiewicz *et al.* (2015) à caractériser l'organisme

hôte comme un véritable écosystème. Cependant, très peu d'études se sont intéressées à l'étude de ces interactions en populations naturelles (Telfer *et al.*, 2010). Or, celles-ci peuvent influencer de manière prépondérante les interactions hôtes-parasites, notamment dans un contexte d'invasions biologiques où les parasites sont au cœur de processus fondamentaux pouvant influencer le succès et l'impact des espèces exotiques. Par extension au concept de 'pathobiome' développé par (Vayssier-Taussat *et al.*, 2014), il serait intéressant d'envisager les différentes interactions possibles entre les parasites, et leurs effets potentiels sur les organismes hôtes. Les conséquences associées à ces éventuelles interactions peuvent fondamentalement impacter la structuration des communautés parasites, et leurs effets potentiels sur les organismes hôtes, le long d'un gradient d'invasion. Par exemple, la perte d'un parasite au cours de l'expansion d'une espèce hôte peut aboutir à une augmentation de l'abondance et/ou de l'impact d'un ou de plusieurs autres taxons parasites avec lesquels le parasite perdu était en compétition (Lello *et al.*, 2004). Egalement, l'occurrence des transferts de parasites entre hôtes natifs et exotiques telle que supposée par les hypothèses de *spill-over* et de *spill-back* peut être tributaire de ces interactions. En effet, la présence d'un parasite au sein de l'hôte peut faciliter l'infection par de nouveaux parasites, du fait par exemple, de la régulation de certaines voies immunitaires.

Plus spécifiquement, on pourrait s'intéresser aux associations existant entre les espèces des différentes communautés de parasites infectant (à l'échelle de l'individu) les rongeurs commensaux présents sur les deux routes d'invasion étudiées. Ces associations potentielles pourraient refléter des interactions effectives entre parasites qu'il faudrait évidemment tester. Ainsi, la recherche d'associations particulières (agrégation ou exclusion au sein des hôtes) entre certains taxons d'helminthes et de bactéries récoltés durant ce travail, et les effets potentiels de ces associations sur les rongeurs hôtes au cours de l'invasion, pourrait constituer une perspective intéressante. A ce sujet, des interactions ont déjà été démontrées entre des taxons d'helminthes gastro-intestinaux et certains microorganismes pathogènes, y compris les bactéries (Pedersen & Fenton, 2007 ; Graham, 2008 ; Hawley & Altizer, 2011). Typiquement, il a été essentiellement mis en évidence que les réponses immunitaires dirigées contre les helminthes induisent une cascade de réactions immunitaires aboutissant à une réduction des réponses immunitaires dirigées contre les bactéries pathogènes (Thakar *et al.*, 2012 et références citées). Cependant, des résultats empiriques supplémentaires sont nécessaires pour confirmer la généralité de ce patron et clarifier les mécanismes immunitaires impliqués concrètement dans ces co-infections helminthes-bactéries (Thakar *et al.*, 2012).

III- Relations entre immunité et parasitisme durant l'invasion

Le parasitisme et l'immunité sont intrinsèquement liés au sein d'un hôte. Comprendre leur influence relative dans les 'routes d'adaptation' des populations envahissantes peut s'avérer complexe. Les pressions sélectives exercées par les parasites sur les hôtes envahissants, et leur variabilité le long d'une route de colonisation, sont au cœur des prédictions reliant succès d'invasion et réactions immunitaires durant le processus d'invasion (Lee & Klasing, 2004). La prise en considération du risque d'infection (*i.e.* la combinaison intégrative de la prévalence et de la virulence des parasites) apparaît donc essentielle pour appréhender adéquatement les réactions immunitaires observées. Bien que la plupart des travaux étudiant les variations immunes des hôtes au cours de l'invasion se réfèrent aux données de parasitisme relatives aux espèces hôtes étudiées pour discuter leurs résultats (Kacsoh & Schlenke, 2012 ; Martin *et al.*, 2014), très peu d'entre elles ont obtenues directement au cours de leurs études (Cornet *et al.*, *in revision*). Typiquement, certaines études se sont appuyées sur des données parasitologiques issues de travaux précédents réalisés certes sur leurs modèles (Wilson-Rich & Starks, 2010 ; Llewellyn *et al.*, 2012 ; Brown & Shine, 2014), mais avec comme limite importante le fait que ces données ont très probablement été obtenues avec des populations autres que celles étudiées. Ainsi, le risque d'infection relatif à la faune parasite locale n'est pas systématiquement étudié (mais voir O'Brien *et al.* 2011; Lettoof *et al.* 2013; Marsot *et al.* 2013), bien qu'il constitue l'élément central sous-jacent aux prédictions des hypothèses *EICA*.

Au cours de mes travaux, les données relatives à deux communautés de parasites ont été acquises (**chapitre 2, articles I et II**) de manière parallèle aux estimations des réponses immunitaires des rongeurs hôtes (**chapitre 3, article II**). La détermination des prévalences, abondances et richesses parasitaires le long de chaque gradient d'invasion peut ainsi servir à interpréter les variations immunes observées sur les routes d'invasion investiguées. La combinaison des résultats obtenus (communautés de parasites, variations immunitaires des hôtes) au cours de mon étude sur le succès d'invasion du rat noir et de la souris domestique au Sénégal indique des tendances pouvant paraître quelque peu paradoxales, et dont l'interprétation peut être sensiblement variable selon les contextes. Les relations entre immunité des hôtes exotiques, parasitisme et succès d'invasion peuvent être bien plus complexes que ne le laissent supposer les attendus des hypothèses testées. Quelques pistes de réflexion sur cette problématique complexe sont proposées et discutées dans les paragraphes suivants, individuellement pour les rongeurs envahissants et natifs.

III.1 Les patrons observés chez les rongeurs envahissants

Les populations de rongeurs exotiques des deux fronts d'invasion ont montré un investissement immunitaire accru en dépit d'une perte significative de parasites par rapport à leurs zones d'origine au Sénégal. Les résultats obtenus au cours de cette étude peuvent être interprétés de deux façons possibles et non équivalentes, selon la chronologie entre changements immunitaires et parasitaires observés.

Cas 1 - Les changements de communautés parasitaires peuvent-ils expliquer les changements d'investissement dans les voies immunitaires ?

L'augmentation des réponses immunitaires sur le front d'invasion contredit les attendus initiaux sur les variations immunitaires des hôtes exotiques au cours de l'invasion, lorsque l'on considère que les populations envahissantes du front d'invasion ont une pression parasitaire plus faible que dans les localités d'origine d'invasion plus ancienne. On pourrait envisager que les réactions immunitaires évaluées au cours de ce travail (*i.e.* anticorps naturels, complément, inflammation) ne correspondent pas aux défenses effectives mises en jeu par les hôtes contre les parasites examinés (*i.e.* helminthes gastro-intestinaux, bactéries). Cependant, les réponses immunes estimées dans mon étude constituent toutes des composantes de l'immunité innée non-spécifique utilisées par le système immunitaire comme première ligne de défense contre toute intrusion antigénique dans l'organisme hôte (Matson *et al.*, 2005 ; Ashley *et al.*, 2012). Elles sont donc systématiquement activées en cas de stimulation due à une infection quelle que soit sa nature. Il est par ailleurs possible que les parasites perdus au cours de l'invasion aient un impact particulier sur l'immunité de l'hôte, et que leur perte entraîne des conséquences sur l'immunocompétence de ce dernier (Sorci, 2013). En particulier, il a été montré que les helminthes gastro-intestinaux ont des effets immunorégulateurs importants (revue dans Elliott *et al.*, 2007). Typiquement, *H. diminuta* joue un rôle de régulateur de l'inflammation au sein de certaines espèces de rongeurs dont font partie le rat noir et la souris domestique. La perte de ce parasite par le rat noir durant son processus d'invasion pourrait donc expliquer l'augmentation des réponses inflammatoires sur le front d'invasion. Parallèlement, le nématode *A. tetraptera* perdu par la souris sur son gradient d'invasion serait naturellement contrôlé par des mécanismes immunitaires mis en jeu par la souris avec qui il aurait co-évolué (Derothe *et al.*, 1997 ; Behnke *et al.*, 2015). La perte de ce parasite peut donc perturber le système immunitaire de l'hôte et engendrer des réponses potentiellement disproportionnées chez ce dernier. Alternativement, la perte d'ennemis naturels peut concerner des parasites n'ayant aucun effet sur les traits d'histoire de vie des hôtes exotiques dans leur aire d'origine (Colautti *et al.*, 2004). Ainsi, les parasites

perdus par le rat noir et la souris domestique dans l'aire nouvelle pourraient n'avoir en réalité aucune incidence sur l'immunité de leurs hôtes; l'augmentation des réponses immunitaires sur le front d'invasion serait alors le reflet d'autres facteurs biotiques et/ou abiotiques (ex. stress environnemental) du milieu envahi. Par exemple, le développement et/ou le maintien de fortes capacités et/ou réponses immunitaires pourrait suggérer que les populations envahissantes sont exposées à un risque d'infection élevé sur le front d'expansion, même sans être nécessairement infectés (Martin *et al.*, 2014); dans ce contexte, l'efficacité de la défense pour l'organisme hôte contrebalancerait sensiblement les coûts métaboliques associés (Hegemann *et al.*, 2012). Une explication alternative pourrait aussi être en rapport avec l'évolution de la virulence de certains parasites conservés au cours de l'invasion, soit du fait de la modification de l'infra-communauté de parasites, soit par un mécanisme de sélection. Une récente étude a ainsi montré une évolution rapide des traits d'histoire de vie (plus grande taille des œufs et des stades de développement, maturité atteinte rapidement) des nématodes de la grenouille *Rhinella marina* envahissante en Australie sous l'effet de pressions sélectives inhérentes à l'expansion en cours de leur hôte (Kelehear *et al.*, 2012). Ces changements permettraient de maximiser la transmission du parasite à des faibles densités d'hôtes. En ce cas, les hôtes développant des réponses immunitaires plus fortes et plus efficaces sur le front d'invasion présenteront un avantage adaptatif certain. Dans ce contexte, il semblerait intéressant de s'intéresser aux effets et à l'évolution des parasites impliqués dans les processus d'invasion pour appréhender en retour les processus adaptatifs de leurs hôtes.

Cas 2 - Les changements d'investissement dans les voies immunitaires peuvent-ils expliquer les changements de communautés parasitaires ?

De manière alternative, les changements immunitaires subis par les hôtes envahissants lors du processus d'invasion peuvent avoir des conséquences importantes - souvent cachées ou non suspectées - sur les parasites associés (Sorci *et al.*, 2013 ; Cornet *et al.*, 2014). Autrement dit, la structure des communautés parasitaires des rongeurs envahissants le long des gradients d'invasion peuvent être le reflet des changements immunitaires, et potentiellement de ceux qui ont été observés durant ce travail. Dans ce contexte, certains scénarii peuvent être envisagés pour étayer cette hypothèse. Une pré-adaptation à l'invasion pourrait être une compétence immunitaire exacerbée des populations en expansion, leur permettant de se prémunir contre tout type d'infection. En effet, certains auteurs affirment que les individus exotiques du front d'invasion présenteraient des prédispositions génétiques pour les grandes expansions (Shine *et al.*, 2011). Ainsi, la faible pression parasitaire sur les populations envahissantes de la souris

domestique et du rat noir au cours de l'invasion pourrait s'expliquer par des réponses immunitaires innées plus fortes sur le front d'invasion. Cet argument est donc complètement contraire aux prédictions de (Lee & Klasing, 2004) sur les modulations immunitaires des hôtes envahissants au cours de l'invasion. Un autre scénario pourrait être que les populations envahissantes arrivent sur le front d'invasion avec un niveau d'immunité similaire à celui des populations anciennement établies, puis au contact des hôtes natifs et des particularités environnementales du milieu (ex. qualité et quantité des ressources, climat, habitat) autres que la pression parasitaire, subissent une stimulation de leur système immunitaire qui en retour accroît leur résistance aux pathogènes. Une situation analogue est retrouvée chez le criquet du désert *Schistocerca gregaria* qui présente des modulations immunitaires importantes en fonction des phases sociales et solitaires de son cycle de vie, modulations qui limitent leur risque d'infection (Elliot *et al.*, 2005). Une dernière hypothèse réside dans les conséquences de l'altération du régime alimentaire des hôtes exotiques une fois dans l'environnement nouveau. En effet, au cours de l'invasion, il est probable que les hôtes envahissants exploitent de nouveaux types de ressources dans l'aire récemment colonisée, induisant des changements potentiels dans leur flore microbienne intestinale (Sullam *et al.*, 2012). Or, il a été récemment reconnu que cette flore microbienne est au cœur d'interactions complexes avec de nombreuses fonctions de l'organisme hôte dont le système immunitaire (Hooper *et al.*, 2012 ; Kamada *et al.*, 2013). Certains travaux ont mis en évidence un rôle du microbiote intestinal dans la régulation de l'inflammation systémique et la réduction de l'incidence de certaines infections (Hooper *et al.*, 2012 ; Kamada *et al.*, 2013). Il a été aussi démontré récemment que la composition et la diversité de la flore microbienne intestinale des hôtes varie aussi bien dans le temps que dans l'espace (Costello *et al.*, 2009). Au cours des invasions, il est donc probable que ce microbiote varie, en réponse aux nouvelles conditions biotiques et abiotiques rencontrées par les hôtes envahissants. Ces variations de la communauté microbienne intestinale, par le jeu des interactions que ce microbiote entretient avec les effecteurs de l'immunité, pourraient aboutir à des changements significatifs dans les réactions immunitaires des populations envahissantes en expansion (Cornet *et al.*, *in revision*).

La validation ou l'infirmité des hypothèses précédemment émises réside en partie dans la détermination du moment de l'invasion (*i.e.* avant ou après l'arrivée des populations envahissantes sur le front d'expansion ?) à partir duquel surviennent les variations des réponses immunitaires estimées. Des suivis temporels des populations de rongeurs et des communautés

de parasites sur le front d'invasion pourraient là encore être mis à profit pour étudier ces hypothèses.

III.2 Les patrons observés chez les rongeurs natifs

Les populations de rongeurs natifs n'ont subi aucune variation significative dans leur investissement immunitaire en dépit de variations significatives attestées sur certains helminthes probablement natifs entre zones non envahies et récemment envahies. L'impact des invasions biologiques sur les fonctions et réponses immunitaires des hôtes natifs a rarement été décrit et étudié dans les travaux cherchant à élucider les relations entre immunité des hôtes et succès d'invasion. Or, la faculté d'une espèce native à ajuster ses niveaux de réponses immunes en fonction du risque d'infection et des perturbations imposés par l'installation d'une espèce nouvelle peut avoir un rôle clef dans sa capacité de compétition contre l'espèce envahissante à qui elle est confrontée.

Cas 1 - Les changements de communautés parasitaires peuvent-ils expliquer les changements d'investissement dans les voies immunitaires ?

L'absence de variations immunitaires chez les rongeurs natifs au cours de l'invasion du rat noir et de la souris domestique en dépit des changements de prévalences et/ou d'abondances de parasites natifs sur le front d'invasion peut être expliquée par l'absence d'effet significatif de ces parasites sur la fitness ou le système immunitaire de l'hôte. On peut aussi se demander si ces parasites qui ont probablement co-évolué avec leurs hôtes n'élicitent pas des voies immunitaires spécifiques différentes de celles testées durant cette étude. Dans un cas extrême, ces parasites pourraient être parvenus à se défaire complètement de l'action du système immunitaire de l'hôte par des stratégies d'échappement et/ou de détournement au cours de leur évolution commune (Mansfield & Olivier, 2011) ; ils pourraient donc subir des modifications d'occurrence et d'intensité en relation avec d'autres paramètres physiologiques de l'hôte et de manière indépendante de l'immunité. Des modifications physiologiques des hôtes natifs de manière subséquente à l'établissement des hôtes exotiques peuvent avoir lieu suite aux événements de compétition et à la perturbation du milieu par les envahisseurs.

Cas 2 - Les changements d'investissement dans les voies immunitaires peuvent-ils expliquer les changements de communautés parasitaires ?

Inversement, l'absence de modifications dans l'immunité, en relation probable avec une faible capacité d'adaptation du phénotype immun, peut expliquer le désavantage des populations natives sur leurs congénères exotiques. Les hôtes natifs seraient plus sensibles à l'infection par leurs parasites natifs lorsqu'ils sont confrontés aux hôtes exotiques. C'est ce signal qui a été observé dans mes résultats, avec une augmentation sur le front d'invasion des prévalences/abondances de certains parasites natifs au sein des hôtes locaux (**chapitre 2, article I**). En effet, comme explicité précédemment, l'établissement d'une nouvelle espèce (potentiellement meilleure compétitrice) partageant le même habitat va entraîner des changements inéluctables dans les traits d'histoire de vie des hôtes locaux. Ici, l'absence de modulations immunitaires est perçue comme une cause (par exemple de l'accès limité aux ressources suite à la colonisation du milieu) plutôt que comme une conséquence de la variation des patrons d'infection des rongeurs natifs sur le gradient d'invasion. Si les rongeurs natifs ne sont pas capables d'adapter leur système immunitaire en réponse à l'invasion, ils risquent d'être fortement impactés par les changements de pression parasitaire potentiellement induits par les hôtes exotiques. En effet, les hôtes exotiques peuvent introduire des parasites sur le front d'invasion et accroître le risque d'infection des hôtes natifs. Par exemple, dans mon étude, la souris domestique a été trouvée porteuse de la bactérie pathogène du genre *Orentia* dans les zones actuellement en cours d'invasion où rongeurs natifs et exotiques co-existent (**chapitre 2, article I**).

c) Quand interviennent les changements immunitaires chez les rongeurs envahissants ?

L'invasion est un phénomène dynamique caractérisé par des variations spatio-temporelles des caractéristiques propres aussi bien aux espèces non natives qu'à l'environnement et aux communautés envahies (Hastings *et al.*, 2005). Ainsi, les traits d'histoire de vie favorisant l'expansion des populations exotiques peuvent être éphémères et varier sensiblement durant l'évènement d'invasion (Phillips *et al.*, 2010a). A titre d'exemple, Gendron *et al.* (2012) ont montré via des suivis longitudinaux que la baisse de la pression parasitaire ayant probablement favorisé le succès de l'invasion du gobie européen à tâches noires (*Neogobius melanostomus*) au Canada n'était qu'une phase transitoire du processus d'expansion, puisque cet hôte a retrouvé d'importants niveaux d'abondance et de richesse parasitaires une quinzaine d'année suivant son introduction. Un autre exemple est celui de la grenouille envahissante *Rhinella marina* dans le nord de l'Australie qui s'est retrouvé réinfectée

par le ver parasite des poumons *Rhabdias pseudosphaerocephala* dont elle s'était libérée 2-3 ans auparavant sur son front d'invasion (Phillips *et al.*, 2010b). Ces changements relativement rapides de pression parasitaire sur les espèces hôtes envahissantes suggèrent – au moins en partie – des modifications dans la capacité des parasites à infecter leurs hôtes et/ou des modulations dans l'investissement immunitaire de ces hôtes. L'élucidation de la problématique des modulations immunitaires des hôtes exotiques vis-à-vis de la pression parasitaire du milieu dans un contexte d'invasion biologique nécessite indispensablement des suivis temporels sur la nature et l'intensité de l'investissement de ces hôtes dans l'immunité. Dans ce même contexte, s'il est attesté que les réponses immunitaires du rat noir et de la souris domestique diffèrent significativement au cours de leur processus d'invasion au Sénégal, le moment à partir duquel ces changements interviennent demeure inconnu. Ces variations immunitaires potentiellement en lien avec le succès d'invasion des rongeurs envahissants résultent soit d'une plasticité qui pré-adapterait ces espèces à l'invasion, soit d'adaptations post-introduction aux conditions locales nouvelles auxquelles sont confrontés le rat noir et la souris domestique sur leur front d'invasion respectif. Une récente méta-analyse (Moeller & Cassey, 2004) a montré que le niveau des réponses immunes médiées par les lymphocytes T serait un pré-réquis, plutôt qu'une conséquence, du succès d'expansion de plusieurs populations envahissantes d'oiseaux. La distinction entre ces deux phénomènes est d'importance, notamment pour appréhender les mécanismes écologiques et/ou évolutifs sous-jacents aux variations immunitaires observées durant l'invasion.

IV- Des approches corrélatives aux approches expérimentales

Les résultats obtenus au cours de cette thèse ont montré que les populations du rat noir et de la souris domestique ont subi sur leur front d'invasion (i) une réduction de la pression parasitaire d'origine et (ii) des variations dans leurs réponses immunitaires comparativement aux localités d'invasion ancienne. Quelques questions se posent à la lecture de ces résultats.

IV.1 Quels sont les effets réels de la perte de parasites ?

Au cours de mon étude, j'ai trouvé que, sur le front d'invasion, les populations du rat noir et de la souris domestique étaient significativement moins parasitées par deux espèces d'helminthes, respectivement *Hymenolepis diminuta* et *Aspiculuris tetraptera* (**chapitre 2, article II**). De manière similaire, de nombreux travaux étudiant l'hypothèse parasite au cours des invasions biologiques ont montré une diminution à l'échelle biogéographique des richesses,

prévalences et/ou abondances parasitaires entre aires d'origine et aires d'invasion (Colautti *et al.*, 2004 ; Prior & Hellmann, 2013). Cependant, ces études ne valident à ce stade qu'un seul aspect de l'hypothèse étudiée, c'est-à-dire une perte ou une réduction quantitative de la pression parasitaire dans l'aire nouvellement colonisée. Les avantages du relâchement parasitaire sur la fitness et la démographie de l'espèce exotique dans l'aire colonisée ne sont attestés que si on montre que les parasites perdus durant l'invasion ont un effet significatif sur la fitness et/ou le système immunitaire des hôtes dans l'aire d'origine (Colautti *et al.*, 2004). La caractérisation de l'impact des parasites perdus sur la dynamique des populations envahissantes est donc fondamentale pour confirmer le relâchement de la pression parasitaire comme un mécanisme favorisant le succès d'invasion des espèces exotiques (Colautti *et al.*, 2004).

Cependant, très peu d'études ont jusqu'à présent été réalisées pour tester expérimentalement l'effet des parasites perdus sur des modèles animaux. Romeo (2014) a recensé seulement deux études testant expérimentalement l'hypothèse de parasite release sur des espèces animales, l'une à l'échelle biogéographique (aire native vs aire envahie) sur les parasitoïdes de la guêpe envahissante *Neuroterus saltatorius* (Prior & Hellmann, 2013), et l'autre à l'échelle des communautés (espèce native vs espèce invasive) sur un protozoaire du tube digestif du moustique *Aedes albopictus* (Aliabadi & Juliano, 2002). Les deux études ont montré une baisse effective des niveaux respectifs de parasitisme corrélée à une augmentation de la fitness et de la capacité de compétition des hôtes. Cependant, ces études suggèrent parallèlement que d'autres facteurs non-identifiés pourraient être les principaux responsables des changements observés dans la physiologie des hôtes. A ma connaissance, aucune étude n'a encore testé expérimentalement les effets de la perte/réduction de parasites sur le succès d'invasion de modèles vertébrés.

Associer la réduction parasitaire évoquée en début de paragraphe au succès d'invasion du rat noir et de la souris domestique au Sénégal requiert donc d'analyser l'effet des parasites perdus le long de chacun des gradients étudiés. Plus spécifiquement, il faudrait vérifier si *A. tetraptera* et *H. diminuta* ont des effets significatifs sur la fitness et/ou les traits d'histoire de vie de leurs hôtes respectifs.

IV.2 Quels sont les mécanismes à la base des changements immunitaires observés ?

Déterminer les mécanismes sous-jacents aux variations phénotypiques constatées chez des espèces exotiques durant leur processus d'expansion est important pour prédire le succès d'invasion. La modification des réactions immunitaires observée chez les populations de la

souris domestique et du rat noir au cours de l'invasion pourrait être la résultante soit (i) d'une plasticité phénotypique soit (ii) d'adaptations évolutives d'origine génétique ou épigénétique des caractères immunitaires. Tous ces mécanismes sont susceptibles d'influencer les réponses immunes des individus (Ardia *et al.*, 2011). La plasticité de certains traits immuns a été suggérée par certains travaux expérimentaux (Gervasi *et al.*, 2015) basées sur des modifications des conditions environnementales (ex. qualité et disponibilité de la nourriture) ou des suivis temporels d'individus vertébrés et invertébrés (Schulenburg *et al.*, 2009). Cependant, les caractéristiques génétiques des espèces apparaissent comme les principales responsables des modifications immunitaires au sein d'une espèce (Graham *et al.*, 2011). A titre d'illustration, Versteegh *et al.* (2014) ont montré que les modulations saisonnières de plusieurs composantes de l'immunité constitutive du petit passereau *Saxicola torquata* ont une base essentiellement génétique. Cependant, ces mêmes auteurs ont aussi montré qu'une partie de ces variations pouvaient aussi avoir des origines plastiques. Récemment, des études ont également montré que les variations des traits immunitaires de l'hôte pouvaient avoir des fondements épigénétiques. Par exemple, certaines infections virales et bactériennes induiraient des modifications dans l'expression de gènes liés aux défenses immunitaires de l'hôte (revue dans Gómez-Díaz *et al.*, 2012).

Néanmoins, les changements immunitaires observés durant les invasions du rat noir et de la souris domestique peuvent être aussi le résultat de processus stochastiques indépendants des mécanismes d'adaptations génétiques ou de modifications plastiques des hôtes. Par exemple, les événements fondateurs successifs (ex. goulot d'étranglement) associés généralement aux phases initiales du processus d'expansion (Dlugosch & Parker, 2008) peuvent aboutir de manière aléatoire à des patrons de sélection naturelle en termes de phénotypes observés dans la région d'expansion. Autrement dit, des allèles favorables au processus d'invasion (comme par exemple une plus grande résistance immunitaire à la pression parasitaire) d'une espèce exotique peuvent être présents sur le front d'invasion de celle-ci par le simple fait du hasard sans avoir été sélectionnés ou parce qu'ils sont liés à des traits de vie importants dans la dispersion des individus (théorie de la sélection spatiale ou spatial sorting ; Shine *et al.*, 2011). Dans ce contexte, ce ne sont pas des variations d'origine génétique et/ou plastiques du phénotype qui seraient à l'origine des variations immunitaires observées au cours de l'invasion.

IV.3 Perspectives expérimentales

Au vu des arguments cités en amont, des approches expérimentales apparaissent nécessaires pour évaluer (i) les effets des parasites perdus et (ii) les mécanismes sous-jacents aux changements immunitaires observés le long des deux routes d'invasion. Les expérimentations de type "common garden" apparaissent comme les mieux appropriées pour déterminer quels facteurs génétiques et/ou environnementaux contribuent au succès des espèces envahissantes dans l'aire d'établissement (Moloney *et al.*, 2009). Les individus impliqués dans ce type de manipulations expérimentales - dans notre cas les rongeurs envahissants - pourraient être collectés dans les populations naturelles puis entretenus en laboratoire dans des conditions environnementales constantes. Dans le contexte de mon étude, il est important que les individus rongeurs capturés proviennent à la fois de localités anciennement et récemment envahies.

Pour évaluer l'effet d'un parasite perdu au cours de l'expansion de populations envahissantes, et attester un impact réel de cette perte sur le succès d'invasion, il faudrait comparer sur un intervalle de temps assez important les paramètres de fitness et les traits d'histoire de vie (ex. succès reproducteur, poids des individus à la naissance et au sevrage, nombre de portées à chaque génération, réactions immunitaires) d'hôtes infectés et non infectés par le parasite en question. Les résultats de cette comparaison pourraient permettre (i) de déterminer si le parasite a un effet significatif sur la dynamique des hôtes et (ii) d'identifier la nature de cet effet (directe ou indirecte, selon que l'hôte est mal ou bien défendu, respectivement ; Colautti *et al.*, 2004) dans l'aire d'origine.

Déterminer les mécanismes explicatifs (adaptation génétique, modification épigénétique, plasticité phénotypique) des variations observées dans les réponses immunitaires du rat noir et de la souris domestique nécessite d'observer ces mêmes réponses sur les descendances respectives des rongeurs capturés. Si les différences de réponses entre populations anciennement et récemment envahies disparaissent au fil des générations quand les individus sont maintenus dans un environnement commun, les variations immunitaires constatées pourraient correspondre à des ajustements plastiques du système immunitaire aux conditions du milieu. Par contre, si les différences de réponses entre populations anciennement et récemment envahies sont maintenues au fil des générations malgré un environnement commun, on pourrait alors en déduire que les variations immunitaires constatées sont associées à des changements évolutifs en réponse à l'histoire de l'invasion. Néanmoins, avec ce protocole, il apparaît extrêmement délicat, voire même impossible d'attribuer une origine génétique ou épigénétique à ces changements évolutifs.

En parallèle à ma thèse, des approches expérimentales en conditions contrôlées de laboratoire sont actuellement développées par des membres du CBGP sur la souris domestique. L'objectif est de (i) de tester les effets potentiels d'*A. tetraptera* sur la fitness et les traits d'histoire de vie de la souris et (ii) de déterminer la nature des variations immunitaires entre populations anciennement envahies et celles du front d'invasion.

Brown *et al.* (2015) ont utilisé cette approche expérimentale en "common garden" pour démontrer que les réponses immunitaires innées plus fortes sur le front d'invasion du crapaud géant *R. marina* étaient le résultat de changements génétiques rapides dans les défenses immunitaire de l'hôte. Cependant, les résultats obtenus en environnement contrôlé constant peuvent traduire une réalité bien différente de celle des populations naturelles, du fait de conditions environnementales beaucoup moins contraignantes (Brown *et al.*, 2015). En particulier, les effets d'un parasite peuvent être fondamentalement différents en présence d'autres parasites avec qui il entretiendrait des relations de facilitation ou de compétition au sein de l'hôte (Pedersen & Fenton, 2007). Parallèlement, les réponses immunitaires d'un organisme sont affectées par un ensemble de facteurs biotiques et abiotiques agissant souvent de manière concertée. Distinguer les facteurs environnementaux et génétiques impactant le succès d'invasion des espèces exotiques apparaît donc comme une stimulante perspective de recherche impliquant une connexion active entre analyses en populations naturelles et expérimentations en laboratoire, et une utilisation intégrative des récents outils moléculaires développés en écologie des populations, génomique et épigénétique (Moloney *et al.*, 2009 ; Cornet *et al.*, *en révision*).

BIBLIOGRAPHIE

- Adamo, S. A. 2004. How should behavioural ecologists interpret measurements of immunity? *Animal behaviour* **68**:1443-1449.
- Aldhous, P. 2004. Fish farms still ravage the sea. Sustainable aquaculture takes one step forward, two steps back. *Nature online* **17**: 040216-040210.
- Aliabadi, B. W. and S. A. Juliano. 2002. Escape from gregarine parasites affects the competitive interactions of an invasive mosquito. *Biological invasions* **4**:283-297.
- Allen, C. R., K. T. Nemec, D. A. Wardwell, J. D. Hoffman, M. Brust, K. L. Decker, D. Fogell, J. Hogue, A. Lotz, and T. Miller. 2013. Predictors of regional establishment success and spread of introduced non-indigenous vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* **22**:889-899.
- Alpert, P., E. Bone, and C. Holzapfel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics* **3**:52-66.
- Ardia, D. R., H. K. Parmentier, and L. A. Vogel. 2011. The role of constraints and limitation in driving individual variation in immune response. *Functional Ecology* **25**:61-73.
- Ashley, N. T., Z. M. Weil, and R. J. Nelson. 2012. Inflammation: Mechanisms, costs, and natural variation. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **43**:385-406.
- Audoin-Rouzeau, F. and J.-D. Vigne. 1997. Le rat noir (*Rattus rattus*) en Europe antique et médiévale: les voies du commerce et l'expansion de la peste. *Anthropozoologica*: 399-404.
- Audoin-Rouzeau F. and Vigne JD. 1994. La colonisation de l'europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paléobiologie* **13**:125-145.
- Barliwa, J. L. Chapman (2003) "Biodiversity and Fishery Sustainability in the Lake Victoria Basin: ¿ An Unexpected Marriage?". *BioScience* **53**:703-715.
- Behnke, J., A. Stewart, A. Bajer, M. Grzybek, P. Harris, A. Lowe, A. Ribas, L. Smales, and K. Vandegrift. 2015. Bank voles (*Myodes glareolus*) and house mice (*Mus musculus musculus*; *M. m. domesticus*) in Europe are each parasitized by their own distinct species of *Aspiculuris* (Nematoda, Oxyurida). *Parasitology* **142**:1493-1505.
- Blackburn, T. M. and R. P. Duncan. 2001. Determinants of establishment success in introduced birds. *Nature* **414**:195-197.
- Blackburn, T. M., J. L. Lockwood, and P. Cassey. 2015. The influence of numbers on invasion success. *Molecular Ecology* **24**:1942-1953.
- Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarošík, J. R. Wilson, and D. M. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **26**:333-339.
- Blossey, B. and R. Notzold. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants - a hypothesis. *Journal of Ecology* **83**:887-889.
- Blumenthal, D., C. E. Mitchell, P. Pyšek, and V. Jarošík. 2009. Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**:7899-7904.
- Bock, D. G., C. Caseys, R. D. Cousens, M. A. Hahn, S. M. Heredia, S. Hübner, K. G. Turner, K. D. Whitney, and L. H. Rieseberg. 2015. What we still don't know about invasion genetics. *Molecular Ecology* **24**:2277-2297.
- Bonhomme F. and Searle J.B. 2012. House mouse phylogeography in Macholan M., Baird S.J.E., Munclinger P., and Pialek J., editors. Evolution of the house mouse. Cambridge University Press.
- Boudouresque, C. F. 2012. Les invasions et transferts biologiques, avec une attention spéciale au milieu marin. GIS Posidonie publisher.

- Bradley, B. A., D. S. Wilcove, and M. Oppenheimer. 2010. Climate change increases risk of plant invasion in the Eastern United States. *Biological Invasions* **12**:1855-1872.
- Brouat, C., C. Tatard, J.-F. Cosson, G. Dobigny, E. Fichet-Calvet, L. Granjon, E. Lecompte, A. Loiseau, K. Mouline, S. Piry, and J.-M. Duplantier. 2009. Phylogeography of the Guinea multimammate mouse (*Mastomys erythroleucus*): a case study for Sahelian species in West Africa. *Journal of Biogeography* **36**:2237-2250.
- Brown, G. P., B. L. Phillips, S. Dubey, and R. Shine. 2015. Invader immunology: invasion history alters immune system function in cane toads (*Rhinella marina*) in tropical Australia. *Ecology Letters*.
- Brown, G. P. and R. Shine. 2014. Immune Response Varies with Rate of Dispersal in Invasive Cane Toads (*Rhinella marina*). *PloS one* **9**:e99734.
- Buckle, A. and R. Smith. 2015. Rodent pests and their control. CAB Int., Wallingford, 405 pp
- Buehler, D. M., T. Piersma, K. Matson, and B. I. Tieleman. 2008. Seasonal redistribution of immune function in a migrant shorebird: annual-cycle effects override adjustments to thermal regime. *The American Naturalist* **172**:783-796.
- Callaway, R. M. and W. M. Ridenour. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**:436-443.
- Catford, J. A., R. Jansson, and C. Nilsson. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* **15**:22-40.
- Cazanove. 1929. La peste au Senegal (1924-1929). *Bulletin de la Societe de Pathologie Exotique* **27**:20-33.
- Coates, P. 2007. American perceptions of immigrant and invasive species: strangers on the land. Univ of California Press.
- Colautti, R. I., S. A. Bailey, C. D. van Overdijk, K. Amundsen, and H. J. MacIsaac. 2006. Characterised and projected costs of nonindigenous species in Canada. *Biological Invasions* **8**:45-59.
- Colautti, R. I. and J. A. Lau. 2015. Contemporary evolution during invasion: evidence for differentiation, natural selection, and local adaptation. *Molecular Ecology* **24**:1999-2017.
- Colautti, R. I., A. Ricciardi, I. A. Grigorovich, and H. J. MacIsaac. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* **7**:721-733.
- Copp, G. H., P. Bianco, N. Bogutskaya, T. Erős, I. Falka, M. Ferreira, M. Fox, J. Freyhof, R. Gozlan, and J. Grabowska. 2005. To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology* **21**:242-262.
- Cornet, S., C. Bichet, S. Larcombe, B. Faivre, and G. Sorci. 2014. Impact of host nutritional status on infection dynamics and parasite virulence in a bird-malaria system. *Journal of Animal Ecology* **83**:256-265.
- Cornet, S., C. Brouat, and N. Charbonnel. *in revision*. EcoImmunology and bioinvasion: revisiting the EICA hypotheses. *Evolutionary Applications*.
- Cornet, S., G. Sorci, and Y. Moret. 2010. Biological invasion and parasitism: invaders do not suffer from physiological alterations of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis*. *Parasitology* **137**:137-147.
- Costello, E. K., C. L. Lauber, M. Hamady, N. Fierer, J. I. Gordon, and R. Knight. 2009. Bacterial community variation in human body habitats across space and time. *Science* **326**:1694-1697.
- Cotter, S. C., J. E. Littlefair, P. J. Grantham, and R. M. Kilner. 2013. A direct physiological trade-off between personal and social immunity. *Journal of Animal Ecology* **82**:846-853.

- Cotter, S. C., S. J. Simpson, D. Raubenheimer, and K. Wilson. 2011. Macronutrient balance mediates trade-offs between immune function and life history traits. *Functional Ecology* **25**:186-198.
- Courchamp, F., L. Berec, and J. Gascoigne. 2008. Allee effects in ecology and conservation. *Environmental Conservation* **36**:80-85.
- Courchamp, F., J. L. Chapuis, and M. Pascal. 2003. Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. *Biological Reviews* **78**:347-383.
- Cucchi, T., J. C. Auffray, and J.-D. Vigne. 2012. On the origin of the house mouse synanthropy and dispersal in the Near East and Europe: zooarchaeological review and perspectives. Pages 65-93 in M. Macholán, S. J. E. Baird, P. Munclinger, and J. Piálek, editors. *Evolution of the House Mouse*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cucchi, T., J.-D. Vigne, J. C. Auffray, J. H. Brown, and J. F. Bruno. 2005. First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences. *Biological Journal of the Linnean Society* **84**:429-445.
- Dalecky, A., K. Bâ, S. Piry, C. Lippens, C. A. Diagne, M. Kane, A. Sow, M. Diallo, Y. Niang, and A. Konečný. 2015. Range expansion of the invasive house mouse *Mus musculus domesticus* in Senegal, West Africa: a synthesis of trapping data over three decades, 1983-2014. *Mammal Review* **45**:176-190.
- Dare, O. and M. Forbes. 2013. Do invasive bullfrogs in Victoria, British Columbia, Canada, show evidence of parasite release? *Journal of Helminthology* **87**:195-202.
- Davis, M. A., M. K. Chew, R. J. Hobbs, A. E. Lugo, J. J. Ewel, G. J. Vermeij, J. H. Brown, M. L. Rosenzweig, M. R. Gardener, and S. P. Carroll. 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* **474**:153-154.
- de Bruyn, P. J. N., A. D. S. Bastos, C. Eadie, C. A. Tosh, and M. n. N. Bester. 2008. Mass Mortality of Adult Male Subantarctic Fur Seals: Are Alien Mice the Culprits? *PloS one* **3**:e3757.
- Derothe, J., C. Loubes, A. Orth, F. Renaud, and C. Moulia. 1997. Comparison between patterns of pinworm infection (*Aspicularis tetraptera*) in wild and laboratory strains of mice, *Mus musculus*. *International journal for parasitology* **27**:645-651.
- Dlugosch, K. M., S. R. Anderson, J. Braasch, F. A. Cang, and H. D. Gillette. 2015. The devil is in the details: genetic variation in introduced populations and its contributions to invasion. *Molecular Ecology* **24**:2095-2111.
- Dlugosch, K. M. and I. M. Parker. 2008. Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* **17**:431-449.
- Drake, D. R. and T. L. Hunt. 2009. Invasive rodents on islands: integrating historical and contemporary ecology. *Biological invasions* **11**:1483-1487.
- Dunn, A. M. 2009. Parasites and Biological Invasions. Pages 161-184 in J. P. Webster, editor. *Advances in Parasitology*, Vol 68: Natural History of Host-Parasite Interactions.
- Dunn, A. M. and M. J. Hatcher. 2015. Parasites and biological invasions: parallels, interactions, and control. *TRENDS in Parasitology* **31**:189-199.
- Dunn, A. M., M. E. Torchin, M. J. Hatcher, P. M. Kotanen, D. M. Blumenthal, J. E. Byers, C. A. C. Coon, V. M. Frankel, R. D. Holt, R. A. Hufbauer, A. R. Kanarek, K. A. Schierenbeck, L. M. Wolfe, and S. E. Perkins. 2012. Indirect effects of parasites in invasions. *Functional Ecology* **26**:1262-1274.
- Duplantier, J.-M., L. Granjon, F. Adam, and K. Bâ. 1991. Répartition actuelle du rat noir (*Rattus rattus*) au Sénégal: facteurs historiques et écologiques. Pages 339-346 in *Le Rongeur et l'Espace*. Editions Raymond Chabaud.

- Eales, J., R. Thorpe, and A. Malhotra. 2010. Colonization history and genetic diversity: adaptive potential in early stage invasions. *Molecular Ecology* **19**:2858-2869.
- Ehrenfeld, J. G. 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* **41**:59-80.
- Eilenberg, J., A. Hajek, and C. Lomer. 2001. Suggestions for unifying the terminology in biological control. *BioControl* **46**:387-400.
- Elliot, S. L., C. M. Horton, S. Blanford, and M. B. Thomas. 2005. Impacts of fever on locust life-history traits: costs or benefits? *Biology Letters* **1**:181-184.
- Elliott, D. E., R. W. Summers, and J. V. Weinstock. 2007. Helminths as governors of immune-mediated inflammation. *International journal for parasitology* **37**:457-464.
- Elton, C. S. 1958. The ecology of invasions by plants and animals. Methuen, London **18**.
- Estoup, A. and T. Guillemaud. 2010. Reconstructing routes of invasion using genetic data: why, how and so what? *Molecular Ecology* **19**:4113-4130.
- Facon, B., B. J. Genton, J. Shykoff, P. Jarne, A. Estoup, and P. David. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution* **21**:130-135.
- Facon, B., J.-P. Pointier, P. Jarne, V. Sarda, and P. David. 2008. High Genetic Variance in Life-History Strategies within Invasive Populations by Way of Multiple Introductions. *Current Biology* **18**:363-367.
- Fassbinder-Orth, C. A., V. A. Barak, and C. R. Brown. 2013. Immune Responses of a Native and an Invasive Bird to Buggy Creek Virus (Togaviridae: *Alphavirus*) and Its Arthropod Vector, the Swallow Bug (*Oeciacus vicarius*). *PloS one* **8**:e58045.
- Forsman, A. 2014. Effects of genotypic and phenotypic variation on establishment are important for conservation, invasion, and infection biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**:302-307.
- Gaertner, M., A. Den Breeyen, C. Hui, and D. M. Richardson. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography* **33**:319-338.
- Gaertner, M., P. M. Holmes, and D. M. Richardson. 2012. Biological invasions, resilience and restoration. *Restoration Ecology: The New Frontier, Second edition*:265-280.
- Galbreath, J. G. S., J. E. Smith, J. J. Becnel, R. K. Butlin, and A. M. Dunn. 2010. Reduction in post-invasion genetic diversity in *Crangonyx pseudogracilis* (Amphipoda: Crustacea): a genetic bottleneck or the work of hitchhiking vertically transmitted microparasites? *Biological invasions* **12**:191-209.
- Gendron, A. D., D. J. Marcogliese, and M. Thomas. 2012. Invasive species are less parasitized than native competitors, but for how long? The case of the round goby in the Great Lakes-St. Lawrence Basin. *Biological invasions* **14**:367-384.
- Genovesi, P. 2011. Are we turning the tide? Eradications in times of crisis: how the global community is responding to biological invasions. *Island invasives: eradication and management* (Veitch, C.R. et al., eds), pp. 5-8, IUCN.
- Gervasi, S. S., D. J. Civitello, H. J. Kilvitis, and L. B. Martin. 2015. The context of host competence: a role for plasticity in host-parasite dynamics. *TRENDS in Parasitology* **31**:419-425.
- Gillespie, R. G., B. G. Baldwin, J. M. Waters, C. I. Fraser, R. Nikula, and G. K. Roderick. 2012. Long-distance dispersal: a framework for hypothesis testing. *Trends in Ecology & Evolution* **27**:47-56.
- Gómez-Díaz, E., J. A. Morris-Pocock, J. González-Solís, and K. D. McCoy. 2012. Trans-oceanic host dispersal explains high seabird tick diversity on Cape Verde islands. *Biology Letters* **8**:616-619.

- Gomez, M. D., M. S. Provencal, and J. J. Polop. 2008. Effect of interspecific competition on *Mus musculus* in an urban area. *Journal of Plant Sciences* **81**:235–240.
- Goodenough, A. 2010. Are the ecological impacts of alien species misrepresented? A review of the “native good, alien bad” philosophy. *Community Ecology* **11**:13-21.
- Graham, A. L. 2008. Ecological rules governing helminth-microparasite coinfection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:566-570.
- Graham, A. L., D. M. Shuker, L. C. Pollitt, S. K. J. R. Auld, A. J. Wilson, and T. J. Little. 2011. Fitness consequences of immune responses: strengthening the empirical framework for ecoimmunology. *Functional Ecology* **25**:5-17.
- Granjon, L., J.-M. Duplantier, J. Catalan, and J. Britton-Davidian. 1997. Systematics of the genus *Mastomys* (Thomas, 1915) (Rodentia: Muridae). *Belgian Journal of Zoology* **127**:S7-S18.
- Granjon, L. and J. M. Duplantier. 2009. Les rongeurs de l'Afrique sahélo-soudanienne. IRD Editions / Publications scientifiques du Muséum, Marseille, France.
- Handley, L. J. L., A. Estoup, D. M. Evans, C. E. Thomas, E. Lombaert, B. Facon, A. Aebi, and H. E. Roy. 2011. Ecological genetics of invasive alien species. *BioControl* **56**:409-428.
- Harris, D. B. 2009. Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biological Invasions* **11**:1611–1630.
- Hartigan, A., I. Fiala, I. Dykova, M. Jirku, B. Okimoto, K. Rose, D. N. Phalen, and J. Slapeta. 2011. A Suspected Parasite Spill-Back of Two Novel *Myxidium* spp. (Myxosporea) Causing Disease in Australian Endemic Frogs Found in the Invasive Cane Toad. *PLoS one* **6**(10).
- Hastings, A., K. Cuddington, K. F. Davies, C. J. dugaw, S. Elmendorf, A. Freestone, S. Harrison, M. Holland, J. Lambrinos, U. Malvadkhar, K. Moore, C. Taylor, and D. Thomson. 2005. The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters* **8**:91-101.
- Hawley, D. M. and S. M. Altizer. 2011. Disease ecology meets ecological immunology: understanding the links between organismal immunity and infection dynamics in natural populations. *Functional Ecology* **25**:48-60.
- Hayes, K. R. and S. C. Barry. 2008. Are there any consistent predictors of invasion success? *Biological invasions* **10**:483-506.
- Hegemann, A., K. D. Matson, C. Both, and B. I. Tieleman. 2012. Immune function in a free-living bird varies over the annual cycle, but seasonal patterns differ between years. *Oecologia* **170**:605-618.
- Heger, T., A. T. Pahl, Z. Botta-Dukát, F. Gherardi, C. Hoppe, I. Hoste, K. Jax, L. Lindström, P. Boets, and S. Haider. 2013. Conceptual frameworks and methods for advancing invasion ecology. *Ambio* **42**:527-540.
- Heimpel, G. E. and M. K. Asplen. 2011. A ‘Goldilocks’ hypothesis for dispersal of biological control agents. *BioControl* **56**:441-450.
- Hodges, K. E. 2008. Defining the problem: terminology and progress in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* **6**:35-42.
- Holway, D. A., L. Lach, A. V. Suarez, N. D. Tsutsui, and T. J. Case. 2002. The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*:181-233.
- Hooper, L. V., D. R. Littman, and A. J. Macpherson. 2012. Interactions between the microbiota and the immune system. *Science* **336**:1268-1273.
- Hovick, S. M. and K. D. Whitney. 2014. Hybridisation is associated with increased fecundity and size in invasive taxa: meta-analytic support for the hybridisation-invasion hypothesis. *Ecology Letters* **17**:1464-1477.

- Hudson, P. and J. Greenman. 1998. Competition mediated by parasites: biological and theoretical progress. *TRENDS in Ecology and Evolution* **13**:387-390.
- Inderjit, M. Cadotte and R. Colautti (2005). The ecology of biological invasions: past, present and future. *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects* (ed. Inderjit), pp. 19–44. Birkhauser-Verlag AG, Basel.
- Jarrad, F. C., S. Barrett, J. Murray, R. Stoklosa, P. Whittle, and K. Mengersen. 2011. Ecological aspects of biosecurity surveillance design for the detection of multiple invasive animal species. *Biological invasions* **13**:803-818.
- Jeschke, J., L. G. Aparicio, S. Haider, T. Heger, C. Lortie, P. Pyšek, and D. Strayer. 2012. Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota* **14**:1-20.
- John, A. 2014. Rodent outbreaks and rice pre-harvest losses in Southeast Asia. *Food Security* **6**:249-260.
- Johnson, P. T. J., R. B. Hartson, D. J. Larson, and D. R. Sutherland. 2008. Diversity and disease: community structure drives parasite transmission and host fitness. *Ecology Letters* **11**:1017–1026.
- Johnson, P. T. J., D. L. Preston, J. T. Hoverman, and B. E. LaFonte. 2013a. Host and parasite diversity jointly control disease risk in complex communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110**:16916-16921.
- Johnson, P. T. J., D. L. Preston, J. T. Hoverman, and K. L. D. Richgels. 2013b. Biodiversity decreases disease through predictable changes in host community competence. *Nature* **494**:230-233.
- Jones, E. P., H. M. Eager, S. I. Gabriel, F. Johannesdottir, and J. B. Searle. 2013. Genetic tracking of mice and other bioproxies to infer human history. *Trends in Genetics* **29**:298 - 308
- Kacsoh, B. Z. and T. A. Schlenke. 2012. High Hemocyte Load Is Associated with Increased Resistance against Parasitoids in *Drosophila suzukii*, a Relative of *D. melanogaster*. *PLoS one* **7**:e34721.
- Kamada, N., S.-U. Seo, G. Y. Chen, and G. Núñez. 2013. Role of the gut microbiota in immunity and inflammatory disease. *Nature Reviews Immunology* **13**:321-335.
- Keesing, F., L. K. Belden, P. Daszak, A. Dobson, C. D. Harvell, R. D. Holt, P. Hudson, A. Jolles, K. E. Jones, C. E. Mitchell, S. S. Myers, T. Bogich, and R. S. Ostfeld. 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* **468**:647-652.
- Kelehear, C., G. P. Brown, and R. Shine. 2012. Rapid evolution of parasite life history traits on an expanding range-edge. *Ecology Letters* **15**:329-337.
- Kelehear, C., G. P. Brown, and R. Shine. 2013. Invasive parasites in multiple invasive hosts: the arrival of a new host revives a stalled prior parasite invasion. *Oikos* **122**:1317-1324.
- Kelly, D. W., R. A. Paterson, C. R. Townsend, R. Poulin, and D. M. Tompkins. 2009. Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? *Ecology* **90**:2047-2056.
- Klasing, K. C. 2004. The costs of immunity. *Acta Zoologica Sinica* **50**:961-969.
- Knowler, D. and E. Barbier. 2005. Importing exotic plants and the risk of invasion: are market-based instruments adequate? *Ecological Economics* **52**:341-354.
- Kolar, C. S. and D. M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* **16**:199-204.
- Konecny, A., A. Estoup, J. M. Duplantier, J. Bryja, K. Bâ, M. Galan, C. Tatard, and J.-F. Cosson. 2013. Invasion genetics of the introduced black rat (*Rattus rattus*) in Senegal, West Africa. *Molecular Ecology* **22**:286-300.

- Lacerda, A. C. F., R. M. Takemoto, R. Poulin, and G. C. Pavanelli. 2013. Parasites of the fish *Cichla piquiti* (Cichlidae) in native and invaded Brazilian basins: release not from the enemy, but from its effects. *Parasitology Research* **112**:279-288.
- Lass, S., P. J. Hudson, J. Thakar, J. Saric, E. Harvill, R. Albert, and S. E. Perkins. 2013. Generating super-shedders: co-infection increases bacterial load and egg production of a gastrointestinal helminth. *Journal of the Royal Society Interface* **10**:20120588.
- Lecompte, E., C. Brouat, J. M. Duplantier, M. Galan, L. Granjon, A. Loiseau, K. Mouline, and J. F. Cosson. 2005. Molecular identification of four cryptic species of *Mastomys* (Rodentia, Murinae). *Biochemical Systematics and Ecology* **33**:681-689.
- Lee, K. A. and K. C. Klasing. 2004. A role for immunology in invasion biology. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:523-529.
- Lee, K. A., L. B. Martin, D. Hasselquist, R. E. Ricklefs, and M. Wikelski. 2006. Contrasting adaptive immune defenses and blood parasite prevalence in closely related *Passer* sparrows. *Oecologia* **150**:383-392.
- Leirs, H. 2003. Management of rodents in crops: the Pied Piper and his orchestra. Pages 183–190 in G. R. Singleton, L. A. Hinds, C. J. Krebs, and D. M. Spratt, editors. Rats, mice and people: rodent biology and management. ACIAR, Canberra, Australia.
- Leirs, H., N. C. Stenseth, J. D. Nichols, J. E. Hines, R. Verhagen, and W. Verheyen. 1997. Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* **389**:176-180.
- Lello, J., B. Boag, A. Fenton, I. R. Stevenson, and P. J. Hudson. 2004. Competition and mutualism among the gut helminths of a mammalian host. *Nature* **428**:840-844.
- Levine, J. M., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* **7**:975-989.
- Lippens, C., A. Estoup, K. Hima, C. Tatar, A. Loiseau, A. Dalecky, K. Ba, M. Kane, M. Diallo, A. Sow, S. Piry, R. Leblois, and B. C. In revision. Invasion genetics of *Mus musculus domesticus* in Senegal: a legacy of colonial history ?
- Llewellyn, D., M. B. Thompson, G. P. Brown, B. L. Phillips, and R. Shine. 2012. Reduced investment in immune function in invasion-front populations of the cane toad (*Rhinella marina*) in Australia. *Biological Invasions* **14**:999–1008.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. Blackburn. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **20**:223-228.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, and T. M. Blackburn. 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions* **15**:904-910.
- Lymbery, A., M. Hassan, D. Morgan, S. Beatty, and R. Doupé. 2010. Parasites of native and exotic freshwater fishes in south-western Australia. *Journal of Fish Biology* **76**:1770-1785.
- Lymbery, A. J., M. Morine, H. G. Kanani, S. J. Beatty, and D. L. Morgan. 2014. Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* **3**:171-177.
- MacArthur, R. H. and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- Malacrida, A., L. Gomulski, M. Bonizzoni, S. Bertin, G. Gasperi, and C. Guglielmino. 2007. Globalization and fruitfly invasion and expansion: the medfly paradigm. *Genetica* **131**:1-9.
- Manchester, S. J. and J. M. Bullock. 2000. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* **37**:845-864.

- Mansfield, J. M., and M. Olivier. 2002. Immune evasion by parasites, p. 379–392. In S. H. E. Kaufmann, A. Sher, and R. Ahmed (ed.), *Immunology of infectious diseases*. ASM Press, Washington, D.C.
- Marr, S. R., W. J. Mautz, and A. H. Hara. 2008. Parasite loss and introduced species: a comparison of the parasites of the Puerto Rican tree frog, (*Eleutherodactylus coqui*), in its native and introduced ranges. *Biological Invasions* **10**:1289–1298.
- Martin, L. B., J. L. Alam, T. Imboma, and A. L. Liebl. 2010a. Variation in inflammation as a correlate of range expansion in Kenyan house sparrows. *Oecologia* **164**:339–347.
- Martin, L. B., C. A. C. Coon, A. L. Liebl, and A. W. Schrey. 2014. Surveillance for microbes and range expansion in house sparrows. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **281**:8.
- Martin, L. B., D. M. Hawley, and D. R. Ardia. 2011. An introduction to ecological immunology. *Functional Ecology* **25**:1-4.
- Martin, L. B., W. A. Hopkins, L. D. Mydlarz, and J. R. Rohr. 2010b. The effects of anthropogenic global changes on immune functions and disease resistance. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1195**:129–148.
- Martin, L. B., Z. M. Weil, and R. J. Nelson. 2008. Seasonal changes in vertebrate immune activity: mediation by physiological trade-offs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **363**:321-339.
- Marzal, A., R. E. Ricklefs, G. Valkiūnas, T. Albayrak, E. Arriero, C. Bonneaud, G. A. Czirják, J. Ewen, O. Hellgren, D. Hořáková, T. A. Iezhova, H. Jensen, A. Križanauskienė, M. R. Lima, F. de Lope, E. Magnussen, L. B. Martin, A. P. Møller, V. Palinauskas, P. L. Pap, J. Pérez-Tris, R. N. M. Sehgal, M. Soler, E. Szöllösi, H. Westerdahl, P. Zetindjiev, and S. Bensch. 2011. Diversity, Loss, and Gain of Malaria Parasites in a Globally Invasive Bird. *PloS one* **6**:e21905.
- Mastitsky, S. E., A. Y. Karatayev, L. E. Burlakova, and D. P. Molloy. 2010. Parasites of exotic species in invaded areas: does lower diversity mean lower epizootic impact? *Diversity and Distributions* **16**:798–803.
- Matson, K. D., R. E. Ricklefs, and K. C. Klasing. 2005. A hemolysis–hemagglutination assay for characterizing constitutive innate humoral immunity in wild and domestic birds. *Developmental & Comparative Immunology* **29**:275-286.
- Mazza, G., E. Tricarico, P. Genovesi, and F. Gherardi. 2014. Biological invaders are threats to human health: an overview. *Ethology Ecology & Evolution* **26**:112-129.
- McFarlane, R., A. Sleigh, and T. McMichael. 2012. Synanthropy of Wild Mammals as a Determinant of Emerging Infectious Diseases in the Asian-Australasian Region. *EcoHealth* **9**:24-35.
- McGeoch, M. A., S. H. Butchart, D. Spear, E. Marais, E. J. Kleynhans, A. Symes, J. Chanson, and M. Hoffmann. 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions* **16**:95-108.
- McInnes, C., L. Coulter, M. Dagleish, C. Fiegna, J. Gilray, K. Willoughby, M. Cole, E. Milne, A. Meredith, and D. Everest. 2013. First cases of squirrelpox in red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in Scotland. *Veterinary Record Case Reports* **1**:e528rep.
- Meerburg, B. G., G. R. Singleton, and A. Kijlstra. 2009. Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology* **35**:221-270.
- Mendes, L., T. Piersma, D. Hasselquist, K. D. Matson, and R. E. Ricklefs. 2006. Variation in the innate and acquired arms of the immune system among five shorebird species. *Journal of Experimental Biology* **209**:284-291.
- Milbau, A., J. C. Stout, B. J. Graae, and I. Nijs. 2009. A hierarchical framework for integrating invasibility experiments incorporating different factors and spatial scales. *Biological Invasions* **11**:941-950.

- Mitchell, C. E. and A. G. Power. 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**:625-626.
- Miura, O. 2007. Molecular genetic approaches to elucidate the ecological and evolutionary issues associated with biological invasions. *Ecological Research* **22**:876-883.
- Moeller, A. P. and P. Cassey. 2004. On the relationship between T-cell mediated immunity in bird species and the establishment success of introduced populations. *Journal of Animal Ecology* **73**:1035-1042.
- Moloney, K. A., C. Holzapfel, K. Tielbörger, F. Jeltsch, and F. M. Schurr. 2009. Rethinking the common garden in invasion research. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **11**:311-320.
- Monzón-Argüello, C., C. Garcia de Leaniz, G. Gajardo, and S. Consuegra. 2014. Eco-immunology of fish invasions: the role of MHC variation. *Immunogenetics* **66**:393-402.
- Morand, S., F. Bordes, H. W. Chen, J. Claude, J. F. Cosson, M. Galan, G. Á. Czirják, A. D. Greenwood, A. Latinne, and J. Michaux. 2015. Global parasite and *Rattus* rodent invasions: The consequences for rodent-borne diseases. *INTEGRATIVE ZOOLOGY* **10**:409-423.
- Morand, S., B. R. Krasnov, and R. Poulin. 2006. *Micromammals and macroparasites*. Springer.
- Muirhead, J. R., D. K. Gray, D. W. Kelly, S. M. Ellis, D. D. Heath, and H. J. Macisaac. 2008. Identifying the source of species invasions: sampling intensity vs. genetic diversity. *Molecular Ecology* **17**:1020–1035.
- Mulungu, L. S., V. Ngowo, M. Mdangi, A. S. Katakweba, P. Tesha, F. Mrosso, M. Mchomvu, P. Msheyo, and B. S. Kilonzo. 2012. Population dynamics and breeding patterns of multimammate mouse, *Mastomys natalensis* (Smith 1834), in irrigated rice fields in Eastern Tanzania.
- Mulungu, L. S., Ngowo, V., Mdangi, M., Katakweba, A. S., Tesha, P., Mrosso, F. P., M. Mchomvu, P. Msheyo, and B. S. Kilonzo. 2013. Population dynamics and breeding patterns of multimammate mouse, *Mastomys natalensis* (Smith 1834), in irrigated rice fields in eastern Tanzania. *Pest management science*, **69**:371-377.
- Musser, D. E. and M. D. Carleton. 2005. *Rattus rattus*. Pages 1484-1487 in D. E. Wilson and D. M. Reeder, editors. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Novak SJ, Mack RN (2005) Genetic bottlenecks in alien plant species: influences of mating systems and introduction dynamics. In *Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography* (eds Sax DF, Stachowicz JJ, Gaines SD), pp. 201–228. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Nunez, M. A. and A. Pauchard. 2010. Biological invasions in developing and developed countries: does one model fit all? *Biological Invasions* **12**:707-714.
- Orivel, J., J. Grangier, J. Foucaud, J. Le Breton, F. X. ANDRÈS, H. Jourdan, J. H. Delabie, D. Fournier, P. Cerdan, and B. Facon. 2009. Ecologically heterogeneous populations of the invasive ant *Wasmannia auropunctata* within its native and introduced ranges. *Ecological Entomology* **34**:504-512.
- Oumar, I., C. Mariac, J.-L. Pham, and Y. Vigouroux. 2008. Phylogeny and origin of pearl millet (*Pennisetum glaucum* [L.] R. Br) as revealed by microsatellite loci. *Theoretical and Applied Genetics* **117**:489-497.
- Pagès, M., E. Bazin, M. Galan, Y. Chaval, J. Claude, J. Michaux, S. Piry, S. Morand, and J.-F. Cosson. 2013. Cytonuclear discordance among Southeast Asian black rats (*Rattus rattus* complex). *Molecular Ecology* **22**:1019-1034.
- Parker, J. D., M. E. Torchin, R. A. Huffbauer, N. P. Lemoine, C. Alba, D. M. Blumenthal, O. Bossdorf, J. E. Byers, A. M. Dunn, and R. W. Heckman. 2013. Do invasive species perform better in their new ranges? *Ecology* **94**:985-994.

- Pedersen, A. B. and A. Fenton. 2007. Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:133-139.
- Peischl, J., T. Ryerson, J. Brioude, K. Aikin, A. Andrews, E. Atlas, D. Blake, B. Daube, J. Gouw, and E. Dlugokencky. 2013. Quantifying sources of methane using light alkanes in the Los Angeles basin, California. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* **118**:4974-4990.
- Pejchar, L. and H. A. Mooney. 2009. Invasive species, ecosystem services and human well-being. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:497-504.
- Phillips, B. L., G. P. Brown, and R. Shine. 2010a. Life-history evolution in range-shifting populations. *Ecology* **91**:1617-1627.
- Phillips, B. L., C. Kelehear, L. G. Pizzato, G. P. Brown, D. Barton, and R. Shine. 2010b. Parasites and pathogens lag behind their host during periods of host range advance. *Ecology* **91**:872-881.
- Pimentel, D. 2011. Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. CRC Press.
- Pimentel, D., L. Lach, R. Zuniga, and D. Morrison. 2000. Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. *BioScience* **50**:53-65.
- Pimentel, D., S. McNair, J. Janecka, J. Wightman, C. Simmonds, C. O'Connell, E. Wong, L. Russel, J. Zern, T. Aquino, and T. Tsomondo. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture Ecosystems & Environment* **84**:1-20.
- Porco, D., T. Decaëns, L. Deharveng, S. W. James, D. Skarżyński, C. Erséus, K. R. Butt, B. Richard, and P. D. Hebert. 2013. Biological invasions in soil: DNA barcoding as a monitoring tool in a multiple taxa survey targeting European earthworms and springtails in North America. *Biological Invasions* **15**:899-910.
- Prater, M. R. and E. H. DeLucia. 2006. Non-native grasses alter evapotranspiration and energy balance in Great Basin sagebrush communities. *Agricultural and Forest Meteorology* **139**:154-163.
- Prenter, J., C. MacNeil, J. T. A. Dick, and A. M. Dunn. 2004. Roles of parasites in animal invasions. *TRENDS in Ecology and Evolution* **19**:385-390.
- Prior, K. M. and J. J. Hellmann. 2013. Does enemy loss cause release? A biogeographical comparison of parasitoid effects on an introduced insect. *Ecology* **94**:1015-1024.
- Purse, B., H. Brown, L. Harrup, P. Mertens, and D. Rogers. 2014. Invasion of bluetongue and other orbivirus infections into Europe: the role of biological and climatic processes. *Revue Scientifique et Technique-Office International Des Epizooties* **27**.
- Quéméré, E., M. Galan, J. F. Cosson, F. Klein, S. Aulagnier, E. Gilot-Fromont, J. Merlet, M. Bonhomme, A. Hewison, and N. Charbonnel. 2015. Immunogenetic heterogeneity in a widespread ungulate: the European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Molecular Ecology* **24**:3873-3887.
- Rachowicz, L. J., J. HERO, R. A. Alford, J. W. Taylor, J. A. Morgan, V. T. Vredenburg, J. P. Collins, and C. J. Briggs. 2005. The novel and endemic pathogen hypotheses: competing explanations for the origin of emerging infectious diseases of wildlife. *Conservation Biology* **19**:1441-1448.
- Razzauti, M., M. Galan, M. Bernard, S. Maman, C. Klopp, N. Charbonnel, M. Vayssier-Taussat, M. Eloit, and J.-F. Cosson. 2015. A Comparison between Transcriptome Sequencing and 16S Metagenomics for Detection of Bacterial Pathogens in Wildlife. *PLoS Negl Trop Dis* **9**:e0003929.
- Reusken, C., R. van der Plaats, M. Opsteegh, A. de Bruin, and A. Swart. 2011. *Coxiella burnetii* (Q fever) in *Rattus norvegicus* and *Rattus rattus* at livestock farms and urban locations

- in the Netherlands; could *Rattus* spp. represent reservoirs for (re) introduction? *Preventive Veterinary Medicine* **101**:124-130.
- Richardson, D. M. and P. Pyšek. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography* **30**:409-431.
- Richardson, D. M. and A. Ricciardi. 2013. Misleading criticisms of invasion science: a field guide. *Diversity and Distributions* **19**:1461-1467.
- Rius, M. and J. A. Darling. 2014. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends in Ecology & Evolution* **29**: 233-242.
- Roche, D. G., B. Leung, E. F. M. Franco, and M. E. Torchin. 2010. Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes. *International journal for parasitology* **40**:1525-1530.
- Rochebrune, A. T. 1883. Faune de la Sénégambie - 2ème partie: Mammifères. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux* **37**:49-204.
- Rode, N. O., E. J. P. Lievens, A. Segard, E. Flaven, R. Jabbour-Zahab, and T. Lenormand. 2013. Cryptic microsporidian parasites differentially affect invasive and native *Artemia* spp. *International journal for parasitology* **43**:795-803.
- Roques, A., M.-A. Auger-Rozenberg, and S. Boivin. 2006. A lack of native congeners may limit colonization of introduced conifers by indigenous insects in Europe. *Canadian Journal of Forest Research* **36**:299-313.
- Rosevear, D. R., editor. 1969. Rodents of West Africa. British Museum of Natural History, London.
- Ross, J. L., E. S. Ivanova, P. M. Severns, and M. J. Wilson. 2010. The role of parasite release in invasion of the USA by European slugs. *Biological Invasions* **12**:603-610.
- Roura-Pascual, N., C. Hui, T. Ikeda, G. Leday, D. M. Richardson, S. Carpintero, X. Espadaler, C. Gómez, B. Guénard, and S. Hartley. 2011. Relative roles of climatic suitability and anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global invader. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**:220-225.
- Roy, H., L.-J. L. Handley, K. Schönrogge, R. Poland, and B. Purse. 2011. Can the enemy release hypothesis explain the success of invasive alien predators and parasitoids? *BioControl* **56**:451-468.
- Rynkiewicz, E. C., A. B. Pedersen, and A. Fenton. 2015. An ecosystem approach to understanding and managing within-host parasite community dynamics. *TRENDS in Parasitology* **31**:212-221.
- Sadd, B. M. and P. Schmid-Hempel. 2009. Principles of ecological immunology. *Evolutionary Applications* **2**:113-121.
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, J. S. Holt, D. M. Lodge, J. Molofsky, K. A. With, S. Baughman, R. J. Cabin, J. E. Cohen, N. C. Ellstrand, D. E. McCauley, P. O'Neil, I. M. Parker, J. N. Thompson, and S. G. Weller. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **32**:305-332.
- Sax, D. F. and J. H. Brown. 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography* **9**:363-371.
- Sax, D. F. and S. D. Gaines. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution* **18**:561-566.
- Sax, D. F., J. J. Stachowicz, J. H. Brown, J. F. Bruno, M. N. Dawson, S. D. Gaines, R. K. Grosberg, H. Hastings, R. D. Holt, M. M. Mayfield, M. I. O'Connor, and W. R. Rice. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **22**:465-471.
- Sax, D. F., J. J. Stachowicz, and S. D. Gaines. 2005. Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography. Sinauer Associates Incorporated.

- Schmid-Hempel, P. 2003. Variation in immune defence as a question of evolutionary ecology. *Proceedings of the Royal Society of London B*. **270**:357-366.
- Schulenburg, H., J. Kurtz, Y. Moret, and M. T. Siva-Jothy. 2009. Introduction. Ecological immunology. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* **364**:3-14.
- Searle, J. B. 2008. The genetics of mammalian invasions: a review. *Wildlife Research* **35**:185-192.
- Shackleton, R. T., D. C. Le Maitre, N. M. Pasiecznik, and D. M. Richardson. 2014. Prosopis: a global assessment of the biogeography, benefits, impacts and management of one of the world's worst woody invasive plant taxa. *AoB plants* **6**:plu027.
- Shapiro, A. M. 2002. The Californian urban butterfly fauna is dependent on alien plants. *Diversity and Distributions* **8**:31-40.
- Shea, K. and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:170-176.
- Sheldon, B. C. and S. Verhulst. 1996. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *TRENDS in Ecology and Evolution* **11**:317-321.
- Shine, R., G. P. Brown, and B. L. Phillips. 2011. An evolutionary process that assembles phenotypes through space rather than through time. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**:5708-5711.
- Shwartz, A., D. Strubbe, C. D. Butler, E. Matthysen, and S. Kark. 2009. The effect of enemy-release and climate conditions on invasive birds: a regional test using the rose-ringed parakeet (*Psittacula krameri*) as a case study. *Diversity and Distributions* **15**:310-318.
- Simberloff, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters* **9**:912-919.
- Simberloff, D., J.-L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. García-Berthou, and M. Pascal. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* **28**:58-66.
- Simon, K. S. and C. R. Townsend. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* **48**:982-994.
- Singleton, G. R., S. Belmain, P. R. Brown, K. P. APLIN, and N. M. Htwe. 2010. Impacts of rodent outbreaks on food security in Asia. *Wildlife Research* **37**.
- Smith, H. M. and P. B. Banks. 2014. Disease and competition, not just predation, as drivers of impacts of the black rat (*Rattus rattus*) on island mammals. *Global Ecology and Biogeography* **23**:1485-1488.
- Smith, K. F. and S. M. Carpenter. 2006. Potential spread of introduced black rat (*Rattus rattus*) parasites to endemic deer mice (*Peromyscus maniculatus*) on the California Channel Islands. *Diversity and Distributions* **12**:742-748.
- Sorci, G. 2013. Immunity, resistance and tolerance in bird-parasite interactions. *Parasite Immunology* **35**:350-361.
- Sorci, G., S. Cornet, and B. Faivre. 2013. Immunity and the emergence of virulent pathogens. *Infection, Genetics and Evolution* **16**:441-446.
- Sorci, G. and B. Faivre. 2009. Inflammation and oxidative stress in vertebrate host-parasite systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **364**:71-83.
- Strauss, A., A. White, and M. Boots. 2012. Invading with biological weapons: the importance of disease-mediated invasions. *Functional Ecology* **26**:1249-1261.
- Sullam, K. E., S. D. Essinger, C. A. Lozupone, M. P. O'CONNOR, G. L. Rosen, R. Knight, S. S. Kilham, and J. A. Russell. 2012. Environmental and ecological factors that shape the gut bacterial communities of fish: a meta-analysis. *Molecular Ecology* **21**:3363-3378.

- Sweeney, M. and S. McCouch. 2007. The complex history of the domestication of rice. *Annals of Botany* **100**:951-957.
- Taraschewski, H. 2006. Hosts and parasites as aliens. *Journal of Helminthology* **80**:99-128.
- Telfer, S. and K. Bown. 2012. The effects of invasion on parasite dynamics and communities. *Functional Ecology* **26**:1288-1299.
- Telfer, S., X. Lambin, R. Birtles, P. Beldomenico, S. Burthe, S. Paterson, and M. Begon. 2010. Species Interactions in a Parasite Community Drive Infection Risk in a Wildlife Population. *Science* **330**:243-246.
- Temminck, C. J. 1853. Esquisses zoologiques sur la côte de Guinée. 1° Mammifères. *E. J. Brill, Leiden*.
- Thakar, J., A. K. Pathak, L. Murphy, R. Albert, and I. M. Cattadori. 2012. Network model of immune responses reveals key effectors to single and co-infection dynamics by a respiratory bacterium and a gastrointestinal helminth. *Plos Computational Biology* **8**:e1002345.
- Thomsen, M. S., T. Wernberg, F. Tuya, and B. R. Silliman. 2010. Ecological performance and possible origin of a ubiquitous but under-studied gastropod. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **87**:501-509.
- Tompkins, D., A. White, and M. Boots. 2003. Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease. *Ecology Letters* **6**:189-196.
- Torchin, M. E., K. D. Lafferty, A. P. Dobson, V. J. McKenzie, and A. M. Kuris. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**:628-630.
- van Kleunen, M., W. Dawson, D. Schlaepfer, J. M. Jeschke, and M. Fischer. 2010. Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecology Letters* **13**:947-958.
- Van Kleunen, M. and M. Fischer. 2009. Release from foliar and floral fungal pathogen species does not explain the geographic spread of naturalized North American plants in Europe. *Journal of Ecology* **97**:385-392.
- van Wilgen, B. W. and D. M. Richardson. 2014. Challenges and trade-offs in the management of invasive alien trees. *Biological Invasions* **16**:721-734.
- Vaumourin, E., G. Vourc'h, S. Telfer, X. Lambin, D. Salih, U. Seitzer, S. Morand, N. Charbonnel, M. Vayssier-Taussat, and P. Gasqui. 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**.
- Vayssier-Taussat, M., E. Albina, C. Citti, J. F. Cosson, M. A. Jacques, M. H. Lebrun, Y. Le Loir, M. Ogliastro, M. A. Petit, P. Roumagnac, and T. Candresse. 2014. Shifting the paradigm from pathogens to pathobiome: new concepts in the light of meta-omics. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* **4**:1-7.
- Versteegh, M. A., B. Helm, E. Kleynhans, E. Gwinner, and B. Tieleman. 2014. Genetic and phenotypically flexible components of seasonal variation in immune function. *The Journal of experimental biology* **217**:1510-1518.
- Vilcinskas, A., K. Mukherjee, and H. Vogel. 2013. Expansion of the antimicrobial peptide repertoire in the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **280**:20122113.
- White, T. A. and S. E. Perkins. 2012. The ecoimmunology of invasive species. *Functional Ecology* **26**:1313-1323.
- White, T. A., S. E. Perkins, G. Heckel, and J. B. Searle. 2013. Adaptive evolution during an ongoing range expansion: the invasive bank vole (*Myodes glareolus*) in Ireland. *Molecular Ecology* **22**:2971-2985.
- Wilson-Rich, N. and P. T. Starks. 2010. The Polistes war: weak immune function in the invasive *P. dominulus* relative to the native *P. fuscatus*. *Insectes Sociaux* **47**:47-52.

- Wilson, D. E. and D. M. Reeder. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Johns Hopkins University Press, Washington.
- Wilson, J. R. U., E. E. Dormontt, P. J. Prentis, A. J. Lowe, and D. M. Richardson. 2009. Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology & Evolution* **24**:136-144.
- Wyatt, K. B., P. F. Campos, M. T. P. Gilbert, S. O. Kolokotronis, W. H. Hynes, R. DeSalle, P. Daszak, R. D. E. MacPhee, and A. D. Greenwood. 2008. Historical Mammal Extinction on Christmas Island (Indian Ocean) Correlates with Introduced Infectious Disease. *PLoS ONE* **3**:e3602.

ANNEXES

ANNEXE 1

Protocole librairie illumina sur amplicons (truseq DNA nano)
Jean-François Martin, INRA, Centre de Biologie pour la Gestion des Populations

> Ce protocole dérive de celui utilisé par l'UMR AGAP (Morgane Ardisson) pour leur séquençage illumina d'ARNm. Il a été modifié et optimisé pour produire des librairies en vue de séquençage d'amplicons (>120 bases) sur illumina

> **Prérequis** : La préparation des banques se fait à partir de 20 ng d'amplicons (en mélange équimolaire le plus souvent) dans 50 µL d'H₂O pure. L'ADN doit être dosé au nanodrop et il est préférable d'avoir au préalable effectué une purification sur gel (kit Millipore Gel extraction).

	<p>Temps de la construction de librairie : 5 heures au total peu dépendant du nombre d'échantillons</p> <p>La première partie du protocole se déroule en salle L1.3, Poste NGS Pré PCR Toute la construction de librairie se fait dans une plaque, même pour peu d'échantillons.</p>
Travailler en pré-NGS	<p>1- End Repair (environ 1h20)</p>
<p>> Décongeler ERP, RSB et sortir du réfrigérateur les billes de purification</p> <p>> Remettre le « End repair mix » à -20°C</p> <p>> Préparer l'Ethanol 80% (10mL d'ethanol absolu mélangé à 2.859 mL d'H₂O (=3x953µL d'H₂O)).</p> <p>>Sortir à Température Ambiante : ATL</p>	<p><i>Consommables Illumina :</i> End repair mix 2 (ERP (-20°C)) Resuspension Buffer (RSB) (-20°C) Sample purification Beads (4°C)</p> <p><i>Consommables labo:</i> Ethanol 80% frais/neuf</p> <ul style="list-style-type: none"> - Préparer 50µL d'amplicon(s) à 0,4ng/µL d'H₂O soit 20ng au total. - Ajouter 40µL de End repair mix 2, mélanger par pipetage - Sceller la plaque (film alu) - Incuber la plaque 30min à 30°C sans couvercle chauffant Programme : 30C30M - Enlever le film adhésif <p>Purification billes magnétiques:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Vortexer les billes de purification - En ajouter 90µL dans les puits contenant 90µL d'ADN et mélanger par pipetage 10 fois - Incuber la plaque 15min à température ambiante - Placer la plaque sur le support magnétique 5min - Enlever et jeter 180µL de surnageant - Sans enlever la plaque du support, ajouter 200µL d'éthanol 80% sans perturber les billes - Attendre 30s et enlever le surnageant - Répéter le lavage à l'éthanol 80%, Bien enlever tout l'éthanol - Laisser la plaque sécher 5 min et enlever la plaque du support magnétique - Ajouter 17.5µL de resuspension buffer (RSB) mélanger par pipetage jusqu'à reprise - Laisser 2min à température ambiante - Placer la plaque sur le support magnétique 5min - Transférer 15µL du surnageant dans un nouveau puit sur la plaque. <p>STOP possible à -20°C 7 jours maximum</p>

<p>>Remettre le ATL au congélateur et décongeler (10min avant la fin des 30min37°C): DNA adaptateurs index, SLB.</p> <p>> Remettre « Ligation Mix 2 » à -20°C immédiatement</p> <p>> Remettre SLB, CTL et les index à -20°C</p> <p>>Sortir à TA : PCR primer cocktail Enhanced PCR mix</p>	<p>5- Adenylate 3'ends (environ 35min)</p> <p><i>Consommables Illumina :</i> <i>A Tailing Mix (ATL (-20°C))</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - Ajouter 12.5µL de A-tailing mix - mélanger par pipetage 10 fois (30µL) - Sceller la plaque (film alu) - Incuber la plaque 30min à 37°C sans couvercle chauffant Programme : 37C30M - Procéder immédiatement à la ligation des adaptateurs <p>6- Ligation des adaptateurs (environ 1h45)</p> <p><i>Consommables Illumina :</i> <i>Ligation mix 2 (LIG)</i> <i>Adapteurs index 1-24</i> <i>Stop ligation buffer (SLB)</i></p> <p><i>Consommables labo :</i> <i>Ethanol 80% frais du jour</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - Sortir le Ligation mix 2 dans un portoir réfrigéré. - Enlever le film adhésif - Ajouter 2.5µL de adapter index - Ajouter 2.5µL de « Ligation mix 2» dans les puits (sortir au dernier moment) - mélanger par pipetage 10 fois (20µL) - Sceller la plaque (film alu) - Incuber la plaque 10min à 30°C sans couvercle chauffant Programme 30C30M à arrêter à 10min - Enlever le film adhésif - Ajouter 5µL de « Stop ligation Buffer », mélanger par pipetage 10 fois <p>Purification billes magnétiques:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Vortexer les billes et ajouter 32.5µL dans les puits - Mélanger par pipetage 10 fois - Incuber la plaque 15min à température ambiante - Placer la plaque sur le support magnétique 5min - Enlever et jeter 65µL de surnageant - Sans enlever la plaque du support, ajouter 200µL d'éthanol 80% sans perturber les billes - Attendre 30s et enlever le surnageant - Répéter le lavage à l'éthanol 80%, Bien enlever tout l'éthanol - Laisser la plaque sécher 5 min et enlever la plaque du support magnétique - Ajouter 52.5µL de resuspension buffer mélanger par pipetage jusqu'à reprise - Laisser 2min à température ambiante - Placer la plaque sur le support magnétique 5min - Transférer 50µL du surnageant dans un nouveau puit de la plaque <p>2^{ème} Purification billes magnétiques:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Vortexer les billes et en ajouter 50µL dans les puits - Mélanger par pipetage 10 fois - Incuber la plaque 15min à température ambiante - Placer la plaque sur le support magnétique 5min - Enlever et jeter 95µL de surnageant - Sans enlever la plaque du support, ajouter 200µL d'éthanol 80% sans perturber les billes
--	--

<p>>Remettre à -20°C : PCR primer cocktail PCR master mix</p>	<ul style="list-style-type: none"> - Attendre 30s et enlever le surnageant - Répéter le lavage à l'éthanol 80%, Bien enlever tout l'éthanol - Laisser la plaque sécher 5 min et enlever la plaque du support magnétique - Ajouter 22.5µL de resuspension buffer et mélanger par pipetage jusqu'à reprise - Laisser 2min à température ambiante - Placer la plaque sur le support magnétique 5min - Transférer 20µL du surnageant dans un nouveau puit sur la plaque <p>STOP possible à -20°C 7jours maximum</p> <p>8- Enrichissement des ADNc (environ 1h20)</p> <p><i>Consommables Illumina :</i> Enhanced PCR mix (EPM) PCR primer cocktail (PPC) Resuspension buffer (RSB)</p> <p><i>Consommables labo :</i> Ethanol 80% frais</p> <p>Dans 20µL d'ADN</p> <ul style="list-style-type: none"> - Ajouter 5µL de PCR primer cocktail - Ajouter 20µL de Enhanced PCR mix - mélanger par pipetage 10 fois (40µL) - sceller avec un film autocollant renforcé - Placer la plaque dans le thermocycleur Programme PCR ENR12 <p style="margin-left: 40px;">98°C 30s 98°C 10s 60°C 30s <u>12 cycles</u> 72°C 1min 72°C 5min 4°C hold</p>
<p style="text-align: center;">Travailler en post-NGS</p>	<p>Aliquoter les billes de purification, le RSB et l'éthanol 80% pour le post PCR</p>
<p>(> si qualification sur bioanalyzer sortir le kit Agilent DNA 1000)</p>	<p>Purification billes magnétiques:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Vortexer les billes et ajouter 50µL dans les puits - Mélanger par pipetage 10 fois - Incuber la plaque 15min à température ambiante - Placer la plaque sur le support magnétique 5min - Enlever et jeter 95µL de surnageant - Sans enlever la plaque du support, ajouter 200µL d'éthanol 80% sans perturber les billes - Attendre 30s et enlever le surnageant - Répéter le lavage à l'éthanol 80%, Bien enlever tout l'éthanol - Laisser la plaque sécher 5 min et enlever la plaque du support magnétique - Ajouter 32.5µL de resuspension buffer et mélanger par pipetage 10 fois - Laisser 2min à température ambiante - Placer la plaque sur le support magnétique 5min - Transférer 30µL du surnageant dans des tubes de 1.5mL lobind Ependorff <p>9- Validation des librairies (environ 1 heure) Voir protocole d'utilisation du kit agilent DNA 1000</p>

ANNEXE 2

REVIEW

Range expansion of the invasive house mouse *Mus musculus domesticus* in Senegal, West Africa: a synthesis of trapping data over three decades, 1983–2014

Ambroise DALECKY* *Ird, LPED (UMR AMU/IRD), Marseille, France, and Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France. E-mail: ambroise.dalecky@ird.fr*
Khalilou BÂ *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/CIRAD/Montpellier SupAgro), Campus de Bel-Air, BP1386, CP18524, Dakar, Senegal. E-mail: khalilou.ba@ird.fr*

Sylvain PIRY *Inra, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France. E-mail: piry@supagro.inra.fr*

Cédric LIPPENS *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France. E-mail: lippens.cedric@gmail.com*

Christophe A. DIAGNE *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/CIRAD/Montpellier SupAgro), Campus de Bel-Air, BP1386, CP18524, Dakar, Senegal, and Department of Animal Biology, Cheick Anta Diop University, Dakar, Senegal. E-mail: chrisdiagne89@hotmail.fr*

Mamadou KANE *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/CIRAD/Montpellier SupAgro), Campus de Bel-Air, BP1386, CP18524, Dakar, Senegal. E-mail: mamadou.kane@ird.fr*

Aliou SOW *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/CIRAD/Montpellier SupAgro), Campus de Bel-Air, BP1386, CP18524, Dakar, Senegal. E-mail: aliou.sow@ird.fr*

Mamoudou DIALLO *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/CIRAD/Montpellier SupAgro), Campus de Bel-Air, BP1386, CP18524, Dakar, Senegal. E-mail: mamadou.diallo@ird.fr*

Youssoupha NIANG *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus de Bel-Air, BP1386, CP18524, Dakar, Senegal. E-mail: youssoupha.niang@ird.fr*

Adam KONEČNÝ *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France, and Department of Botany and Zoology, Faculty of Science, Masaryk University, Brno, Czech Republic. E-mail: akonecny@sci.muni.cz*

Nathalie SARR *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Campus de Bel-Air, BP1386, CP18524, Dakar, Senegal. E-mail: nathalie.sarr@ird.fr*

Emmanuelle ARTIGE *Inra, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France. E-mail: artige@supagro.inra.fr*

Nathalie CHARBONNEL *Inra, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France. E-mail: Nathalie.Charbonnel@supagro.inra.fr*

Laurent GRANJON *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France. E-mail: laurent.granjon@ird.fr*

Jean-Marc DUPLANTIER *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France. E-mail: jean-marc.duplantier@ird.fr*

Carine BROUAT *Ird, CBGP (UMR INRA/IRD/Cirad/Montpellier SupAgro), Montferrier sur Lez cedex, France. E-mail: carine.brouat@ird.fr*

Keywords

biological invasion, commensalism,
community ecology, rodent, species richness

*Correspondence author.

Submitted: 13 February 2015

Returned for revision: 12 March 2015

Revision accepted: 14 April 2015

Editor: KH

doi:10.1111/mam.12043

ABSTRACT

1. The worldwide intensification of human-associated exchanges favours the multiplication of biological invasions. Among mammals, rodent species, including the house mouse *Mus musculus*, are identified as major invaders with profound impacts on native biodiversity, human health and activities. Though contemporary rodent invasions are described on several islands, there are few data describing ongoing house mouse invasions in continental areas.
2. We first outline the known picture of the distribution of the house mouse in Africa. We then describe the ongoing range expansion of the house mouse in Senegal, in order to update its distribution area, assess the location of the invasion front, describe the spatio-temporal dynamics of the invasion at the country scale and evaluate its impact on native small mammal communities.
3. We briefly review the worldwide status of the house mouse, with special focus on its situation in Africa. Focusing on Senegal, we then use historical records and a large body of spatio-temporal indoor trapping data obtained from small mammal communities over the last 30 years to analyse the invasion dynamics of the subspecies at the scale of the country.
4. The geographic range of the invasive house mouse is surprisingly poorly known in Africa. In Senegal, we document a large range expansion of the subspecies in human settlements over the whole country within the last 30 years. The invasion is still ongoing further east and south within the country, and has major consequences for small mammal communities and thus probably for risks associated with zoonotic diseases.

INTRODUCTION

The worldwide intensification of human-associated exchanges is making previous biogeographical barriers meaningless in terms of living organism dispersion, and favours the multiplication of invasion processes at various geographical scales (Searle 2008). As a result, invasions are now of major concern in biological sciences. They are identified as having a significant impact on evolutionary processes (Mooney & Cleland 2001), represent a major threat to biodiversity (Clavero & García-Berthou 2005) and are also likely to entail new sanitary and human health problems (Pyšek & Richardson 2010). Among invasive species, rodents undoubtedly represent the vertebrate group that has most often accompanied humans in their history of global dispersal. Rodents have also had numerous opportunities to settle where they were introduced, and then to become invasive. Ecological, palaeoecological and archaeological studies have documented the direct and indirect impacts of invasive rodents on native plants and animals, leading to in-depth environmental modifications in some cases, for instance on islands (see Drake & Hunt 2009 and references therein). In addition to their effects on biodiversity, invasive rodents have profound impacts on human activities (Stenseth et al. 2003) and on health (Meerburg et al. 2009). These combined effects prompted Lowe et al. (2000) to include three rodent species in their list of 100 of the world's worst inva-

sive alien species. Two of them (the black rat *Rattus rattus* and the house mouse *Mus musculus*) were also ranked among the top three main rodent pest species by Capizzi et al. (2014). Like other invasive species, rodents become difficult to eradicate once they have been introduced (Genovesi 2005). Recent bioeconomic analyses support the conclusion that preventing future invasions is the most cost-effective form of management (Broennimann & Guisan 2008). Accordingly, monitoring the spatial progress of ongoing rodent invasions is a major prerequisite that should represent a priority step in strategies aimed at controlling the effects of invasive rodents on native biodiversity, human health and human activities.

Surprisingly, there are still few data describing ongoing house mouse invasions (Nathan et al. 2015). Recent spatio-temporal surveys of rodent communities have been conducted on some invaded islands (e.g. Russell et al. 2011, Jones et al. 2012), but, to our knowledge, such studies are very scarce in continental areas (e.g. Khlyap & Warshavsky 2010, Jung et al. 2012). In this paper, we briefly review the worldwide status of the subspecies *Mus musculus domesticus*, with special focus on its situation in Africa. We then describe the ongoing range expansion of the house mouse in Senegal, in order to update its distribution area, assess the location of the invasion front, describe the spatio-temporal dynamics of the invasion at the country scale and evaluate its impact on native communities. Our work is

based on analyses of small mammal trapping data in commensal habitats recorded throughout Senegal since 1983. This dataset is probably one of the most comprehensive ever gathered on commensal rodent communities at a country scale. It enables us to draw a clear picture of the trends observed in the last 30 years during this specific biological invasion.

Scales of house mouse colonization: from worldwide to Senegal

One of the most widely distributed mammals at the worldwide scale is the house mouse *M. m. domesticus* (Musser & Carleton 2005). Originating from the Middle East, this subspecies probably became commensal in arid areas at the very beginning of the Neolithic in the Near East, by exploiting the niche offered by humans practising sedentary agriculture (Brothwell 1981, Auffray et al. 1990, Cucchi et al. 2005, 2012). It then expanded its geographic range through human trade and transport. The past invasion history of *M. m. domesticus* has received much attention in the literature. Archaeological records and molecular data suggest a range expansion over several millennia from the Levant towards the Mediterranean area, and during the first millennium BC to Western Europe (Cucchi et al. 2005, Gündüz et al. 2005, Rajabi-Maham et al. 2008, Bonhomme et al. 2011). Phylogeographical studies indicate more recent expansions (during the last few centuries) of *M. m. domesticus* towards remote areas of Africa, the Americas, Oceania (Searle et al. 2009, Bonhomme & Searle 2012, Gabriel et al. 2012) and other islands (Förster et al. 2009, Hardouin et al. 2010, Gray et al. 2014), through ships of European explorers and settlers.

The geographic range of the house mouse in Africa has been recently synthesized by Happold (2013). While referring to *Mus musculus*, this synthesis most probably concerned *M. m. domesticus*, which is the only subspecies of house mouse present in continental Africa, except in Kenya and in South Africa where *Mus musculus castaneus* and *Mus musculus musculus*, respectively, also occur (Bonhomme et al. 2011, Bonhomme & Searle 2012, Monadjem et al. 2015). *M. m. domesticus* appears to be patchily distributed on the continent: large permanent populations exist in North Africa, Senegal, Namibia, South Africa and Zimbabwe, and there are sparse records from numerous coastal cities (Happold 2013). However, this distribution has to be treated with caution, as it is based on few documented data. *M. m. domesticus* might be much more widely present in Africa. For instance, in West Africa, *M. m. domesticus* has also been found in inland localities in Mauritania (Hopf et al. 1976, Granjon & Duplantier 2009), Nigeria (Hopf et al. 1976) and Niger (Dobigny et al. 2002, Granjon & Duplantier 2009, Garba et al. 2014). Furthermore,

M. m. domesticus has not been recorded in the Democratic Republic of Congo (DRC) by Happold (2013), while Kaleme et al. (2011) studied a sample from Kinshasa, stating that 'older records suggest its presence in the east (Misonne 1963)' and that 'anecdotal reports also raise the possibility of the presence of the house mouse in the northeastern part of the DRC, specifically around Kisangani'. The species is not reported either from western Cameroon by Happold (2013), while Ihle et al. (2006) sampled a natural population in Kumba (Southwest Province). Similarly, no mention of the species in Sierra Leone and Guinea is made by Happold (2013), while Leslie and Davis (1939) captured it in Freetown (Sierra Leone), and both Fichet-Calvet et al. (2005) and Denys et al. (2009) showed it to be present in villages of the prefecture of Kindia (west of Guinea). Recent city surveys in northern Nigeria (Kano, M. Garba, unpublished data) and eastern Gabon (Franceville, J. Mangombi, unpublished data) have also yielded house mouse specimens in areas where the species was not mentioned by Happold (2013). From these few examples, it is quite clear that the geographic range of the house mouse in Africa is probably widely underestimated.

The situation in Senegal may appear to be unusual, as historical information on the presence of the house mouse in the country appears to be fairly comprehensive. The house mouse may have reached sub-Saharan West Africa from the 15th century with Portuguese sailors (Rosevear 1969). To our knowledge, archaeological information is not available for this area. Preliminary molecular data did not contradict the classical view of an introduction of *M. m. domesticus* in Senegal by Western European settlers (Bonhomme et al. 2011), probably a few centuries ago. The first historical inventories of rodent fauna in West Africa date from the late 19th century. They report large and likely standing populations of house mice in colonial coastal cities without mention of specific localities (Temminck 1853, Rochebrunne 1883). In Senegal, historical inventories from the early 20th century indicated a distribution of the house mouse restricted specifically to Dakar, surrounding localities (Lafont 1915, Léger & Baury 1923, Blazy 1924, Sorel & Armstrong 1929, Cazanove 1929, 1932) and other places located less than a few tens of kilometres from the coast along the main road and railway connecting Dakar to Saint-Louis (Lefrou 1929). In the second half of the 20th century, house mice were found to be well established in the main coastal cities of the country (e.g. Dakar, Saint-Louis) and to dominate the rodent communities of villages in coastal areas north of the Gambia River. They were absent further south and inland (Duplantier et al. 1991, 1997). Recent inland occurrences of the species were in Richard-Toll city, on the edge of Senegal River delta, ca. 100 km from the coast (Böhme & Hutterer 1978). The last published update on house mouse distribution in Senegal included a number

of localities further east in the country, up to 350–400 km from the coast, mostly along the main west-east road that runs north of the Gambia (Granjon & Duplantier 2009).

METHODS

Captures

The dataset presented here results from a historical compilation of 700 indoor trapping sessions that have taken place

during the last 30 years (March 1983 to February 2014) in ca. 376 localities throughout Senegal. It was extracted from the Sahelo-Soudanian Rodent Database (Granjon & Duplantier 2009) and complemented using our original field notes for the most ancient records (for information on the small mammal collection, see <http://www1.montpellier.inra.fr/CBGP/?q=fr/content/petits-mammiferes-0>). For this paper, we only considered trapping sessions conducted indoors in human settlements (hamlets, villages or cities; hereafter referenced as localities, see Fig. 1a) because *M. m. domesticus* is strictly commensal (i.e. confined to

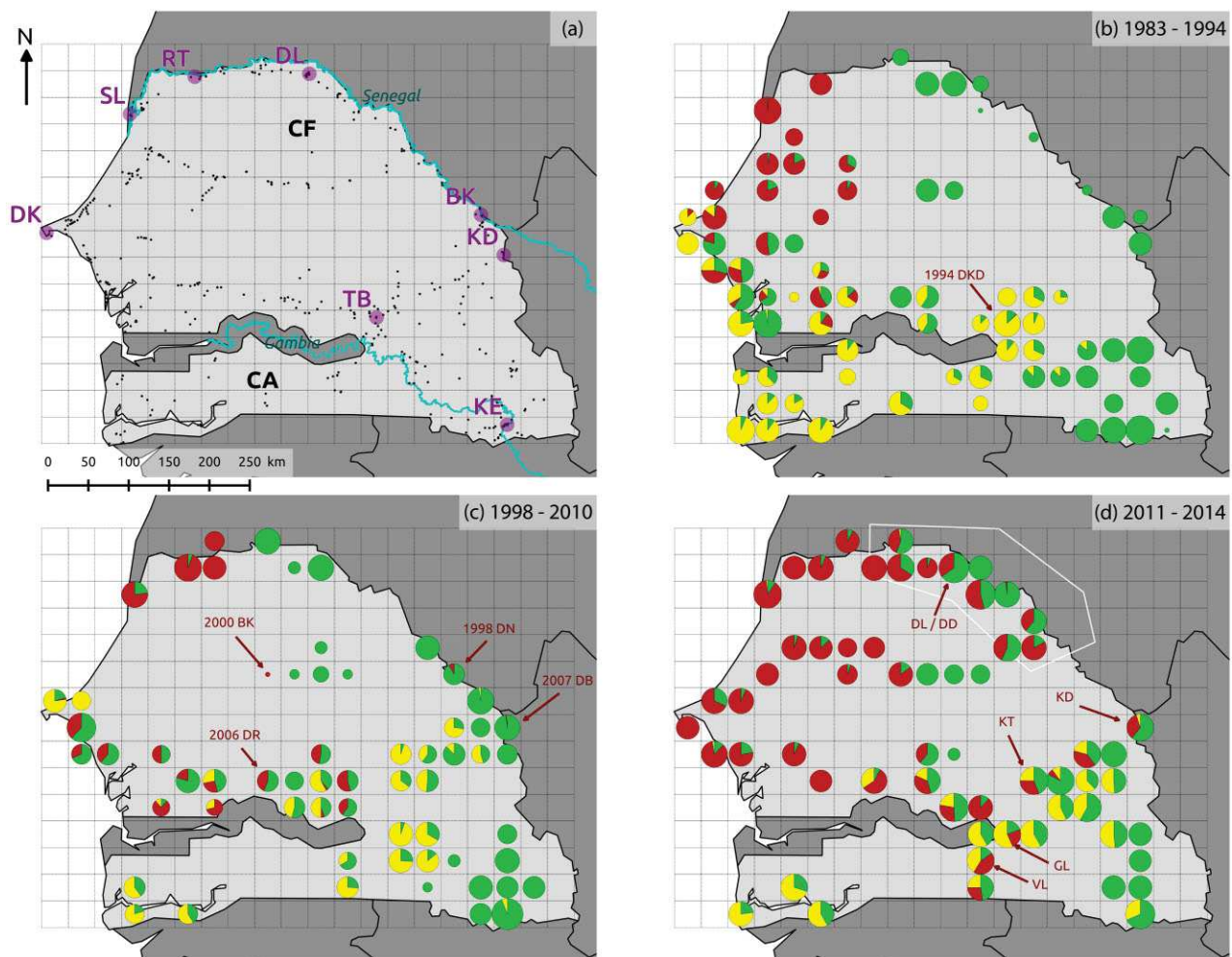


Fig. 1. Geographical maps of sampled localities (a) and of the distribution of *Mus musculus domesticus* captures throughout Senegal, West Africa, in three sampling periods: 1983–1994 (b), 1998–2010 (c) and 2011–2014 (d). In (a), geographical areas cited in the text are indicated: Senegal and Gambia Rivers, central Ferlo (CF), Casamance (CA). Localities cited in the text are also indicated: Dakar (DK), Saint-Louis (SL), Richard-Toll (RT), Dodel (DL), Bakel (BK), Kidira (KD), Tambacounda (TB), Kédougou (KE). In (b), (c) and (d), pie charts indicate the proportions of trapped individual small mammals that were identified as *M. m. domesticus* (red/dark grey), native rodents and shrews (green/medium grey) and *Rattus* spp. (yellow/light grey). The size of the pie charts is proportional to the total number of small mammal individuals trapped in a 33×33 km grid cell for a given period of time, and is expressed on a natural logarithmic scale. Arrows indicate first notable captures of *M. m. domesticus* for the following localities, as discussed in the text: Djinkore Kountou Diombo (DKD) in (b); Barkédji (BK), Dembankané (DN), Diboli (DB), Darou Wolof (DR) in (c); Dodel (DL), Diomandou-Diéry (DD), Kidira (KD), Kothiari (KT), Gouloumbou (GL) and Vélingara (VL) in (d).

human buildings) in West Africa (Rochebrunne 1883, Rosevear 1969, Granjon & Duplantier 2009, Happold 2013).

In trapping sessions, small mammals including rodents and shrews were caught in live traps. Between 1983 and 1994, we mainly used single capture wire-mesh traps (Firobind $8 \times 8 \times 25$ cm and Manufrance $9 \times 10 \times 26$ cm), but we occasionally added Sherman folding box traps ($8 \times 9 \times 23$ cm; H.B. Sherman Traps, Inc., Tallahassee, Florida, USA) or multiple capture traps (Manufrance $38 \times 13 \times 13$ cm, equipped with a gravity-closing door). Between 1998 and 2014, we typically used both locally made single capture wire-mesh live traps ($8.5 \times 8.5 \times 26.5$ cm) and Sherman folding box traps ($8 \times 9 \times 23$ cm). Throughout the thirty years of trapping, we used single capture wire-mesh traps from the companies Manufrance (Saint-Étienne, France), Firobind (Besançon, France; both companies no longer exist) and BTM (Besançon, France; www.bttmecanique.fr), along with locally hand-made copies of this model. All these single capture wire-mesh traps were similar in size and function (sliding door). Traps were set inside buildings (dwelling houses, storehouses or shops) for trapping sessions of one to five consecutive days. A variable number of rooms were sampled (median ~ 20) in each locality and trapping session; typically two traps (one wire-mesh and one Sherman) were set per room. Traps were checked and baited once a day with peanut butter, sometimes supplemented with other food items such as fresh onions.

Permission to enter and work within villages was obtained from the appropriate institutional, traditional and familial authorities. Animals were treated in a humane manner, in accordance with relevant requirements of Senegalese legislation and following Sikes et al. (2011). Small mammals were euthanatized by cervical dislocation once trapped, as recommended by Mills et al. (1995), and were then weighed, measured and dissected for research purposes beyond the scope of this paper (e.g. tissue sampling for screening of pathogens, rodent phylogeography and population genetics).

Species identification

Small mammal species nomenclature follows Wilson and Reeder (2005). Most of the rodents and shrews trapped could be identified to the species or genus level based on morphological, ecological and biogeographical knowledge of this region (Granjon & Duplantier 2009, Happold & Happold 2013). When necessary, molecular or chromosomal data were obtained to allow unambiguous species identification of rodents (following procedures described by Granjon & Dobigny 2003, Lecompte et al. 2005, Dobigny et al. 2011). For house mice, 51 males from 38 localities throughout Senegal between 2011 and 2013 (one to three mice per locality) were identified with the aid of molecular

genetics at the subspecies level using the nuclear genetic marker *Zfy2*, following Prager et al. (1998).

Distribution maps

We first drew geographical maps to illustrate the geographic range of *M. m. domesticus* throughout Senegal, and the rough evolution of the range between 1983 and 2014. We used grid cells of 33×33 km. For each cell for a given period of time, we combined all available data corresponding to several sampling sessions and localities. We estimated the proportions of trapped individuals made up of invasive rodents (*M. m. domesticus* and *Rattus* spp. – *Rattus rattus* and a few individuals of *Rattus norvegicus* caught in only two sessions), native rodents and shrews. Maps showing these proportions were created for three sampling periods, corresponding to different time ranges with rather similar sampling efforts and numbers of captures (1983–1994: 324 trapping sessions, >17000 trap nights and 3573 captures; 1998–2010: 249 trapping sessions, ≥ 17800 trap nights and 3515 captures; 2011–2014: 127 trapping sessions, 19300 trap nights and 4132 captures). For specific localities, we calculated the shortest distance to the coast (which was lower than the distance by road or path from a coastal city and the focal locality). In addition, we investigated the distribution of *M. m. domesticus* at smaller spatial scales, focusing on the proportions of trapped individuals that were invasive rodents, native rodents and shrews per locality in recent surveys at the regional scale of the medium valley of River Senegal, and per building at the scale of a recently colonized locality (Dodel).

Spatio-temporal dynamics of the house mouse invasion

For the whole country of Senegal, we analysed spatio-temporal variation in the proportion of the total number of individual small mammals trapped within a session that were identified as *M. m. domesticus* [$p(Mus)$]. We only used data from sessions in which 10 or more individual small mammals were captured. The relationships between $p(Mus)$ and longitude, latitude and date of sampling were assessed using a multiple logistic regression with the likelihood ratio method implemented in SAS v.9.4 (Anonymous 2002). From the logistic regression, we inferred the amount of change of the proportion of *M. m. domesticus* relative to the proportion of other small mammal species [i.e. the odds ratios of $p(Mus)$] in local communities associated with each predictor variable.

To assess the temporal dynamics of the *M. m. domesticus* invasion at the local scale, we used data from localities where trapping sessions had been performed both before and after a first capture of *M. m. domesticus* between 1983

and 2014, and in which more than 10 individual small mammals had been captured per trapping session. We considered that these localities had recently been invaded by *M. m. domesticus*. The relationship between $p(Mus)$ and the time elapsed between the session in which the first house mouse had been caught and the previous session with no house mouse capture was assessed using a logistic regression analysis with the likelihood ratio method implemented in SAS. We used the results of the logistic regression to extrapolate the time required for *M. m. domesticus* 1) to reach numerical dominance over the set of other small mammal species [i.e. estimated $p(Mus) \geq 0.50$] and 2) to approach exclusion of these species [i.e. estimated $p(Mus) \geq 0.90$].

Impact on native communities

We aimed to evaluate the changes caused by the invasion of *M. m. domesticus* on the community structure of small mammals. We first analysed the spatio-temporal variation of small mammal species richness with regard to $p(Mus)$. We expected the presence of invasive species to reduce species richness at local scales (Gotelli & Arnett 2000). For each trapping session in which at least 10 individual small mammals had been captured, small mammal species richness was estimated using the rarefaction method implemented in EcoSim v.7.72 (Gotelli & Entsminger 2006). The relationship between species richness and $p(Mus)$, controlling for the potential effects of latitude, longitude and date of sampling, was assessed using backward multiple regression analysis implemented in SAS. Both linear and quadratic terms for centred values of every predictor variable were used to allow for non-linear responses, for instance between species richness and geography, as expected based on earlier analyses (Bà 2002). The comparison of species richness estimates between trapping periods was done using a Mann–Whitney non-parametric test. We then compared the patterns of co-occurrence of commensal small mammal species in the absence and presence of *M. m. domesticus*. We expected the presence of invasive species to alter the co-occurrence patterns of native species (Gotelli & Arnett 2000). We only used trapping sessions in which at least 10 individual small mammals had been captured. The data were organized as matrices of occurrence of capture events in which each row referred to a species and each column to a trapping session. We first focused on sessions in which only native species were captured. We then analysed sessions in which *M. m. domesticus* was captured. We compared observed and expected patterns under the null hypothesis of random assembly (Gotelli 2000). To do so, we used the standardized C-score (SCS; Stone & Roberts 1990) as a quantitative index of co-occurrence, with significant negative and positive SCS indicating aggregation and segregation, respec-

tively. We compared the observed SCS to values obtained from 10000 iterations using null models with random matrices constrained for row and column totals to match the original matrix ('fixed-fixed' algorithm). We estimated pairwise co-occurrence scores using Pairs 1.1 (Ulrich 2008) and applied the confidence limit criterion (Gotelli & Ulrich 2010) to determine whether a particular pair of species was statistically aggregated, segregated or randomly associated. Results are presented for four native taxa (*Mastomys erythroleucus*, *Arvicanthis* spp., *Praomys daltoni*, *Crocidura* spp.) that were frequently trapped (in $\geq 25\%$ of the trapping sessions for each taxon) and that share a part of their geographic range with *M. m. domesticus* in Senegal to make the comparison meaningful.

RESULTS

Genetic analyses confirmed that the 51 house mice examined belonged to the subspecies *M. m. domesticus*, as was expected on the basis of previous research (12 house mice from two localities of Senegal were molecularly identified as *M. m. domesticus*: Bonhomme et al. 2011). We thus considered that *M. m. domesticus* was the only subspecies that occurred in Senegal, at least for the period covered in this study.

Distribution maps

Small mammals were detected in 95% of the 700 indoor trapping sessions. Trapping yielded a total of 11220 captured individuals, including three exotic species: *M. m. domesticus* (2684 individuals), *Rattus rattus* (2245) and *Rattus norvegicus* (3), and 14 native taxa: *Mastomys erythroleucus* (2285 individuals), *Mastomys natalensis* (2074), *Crocidura* spp. (786), *Arvicanthis* spp. (705; *Arvicanthis niloticus* in central and northern Senegal, *Arvicanthis ansorgei* in southern Senegal), *Praomys daltoni* (352), *Mastomys huberti* (29), *Taterillus* spp. (17; *Taterillus gracilis* and *Taterillus pygargus* in sympatry), *Cricetomys gambianus* (16), *Atelerix albiventris* (7), *Heliosciurus gambianus* (5), *Mus* (*Nannomys*) spp. (4), *Gerbillus* cf. *nigeriae* (4), *Gerbilliscus gambianus* (2) and *Steatomys* spp. (2).

The distribution of *M. m. domesticus* in Senegal was spatially and temporally heterogeneous over the 30 years surveyed (Fig. 1). During 1983–1994 (324 trapping sessions, >17000 trap nights and 3573 captures), *M. m. domesticus* was mostly restricted to localities close to coastal areas (Fig. 1b). Indeed, all but one *M. m. domesticus* record (99.1%, $n = 106$ sessions with captures of house mice) and individual (99.8%, $n = 555$ house mouse individuals) were concentrated less than 120 km from the coast. Importantly, at the end of this time period, a first non-ambiguous capture of *M. m. domesticus* was reported at a large distance

from the coast (ca. 350 km in 1994 in Djinkore Kountou Diombo near Tambacounda). In coastal areas of the northern half of the country, *M. m. domesticus* was the most abundantly captured species in most of the localities sampled. *M. m. domesticus* was not detected in coastal Casamance, south of the Gambia River, where *Rattus rattus* was the most frequently trapped rodent species. House mice were also absent from most inland localities, where the typical community of indoor trapped small mammals was numerically dominated by very few species, or even consisted of a single species. *Mastomys erythroleucus* and *Arvicanthis niloticus* dominated in northern Senegal, *Mastomys natalensis* in south-eastern Senegal, and *Rattus rattus* was occasionally supplemented by a set of native rodents (*Mastomys erythroleucus*, *Praomys daltoni*, *Arvicanthis* spp.) and shrews (mostly *Crocidura* spp.) elsewhere (e.g. lower to upper Casamance, villages along the road Tambacounda-Kidira). *Rattus rattus* and *Mastomys natalensis* were found to live in sympatry in a unique locality: the city of Kédougou, south-eastern Senegal (see Fig. 1a).

During 1998–2010 (249 trapping sessions, ≥ 17800 trap nights and 3515 captures), *M. m. domesticus* expanded inland (Fig. 1c). In addition to in the coastal areas previously reported, the house mouse was repeatedly captured at large distances from the coast in several parts of the country: along the Upper Senegal River (ca. 420 km from the coast in 1998 in Dembankané near Bakel; ca. 500 km from the coast in 2007 in Diboli near Kidira at the border with Mali, a village where the species was not detected in 1983/1985/2005); in the central Ferlo arid area (ca. 190 km from the coast in 2000 in Barkédji); and in south-central Senegal (e.g. ca. 200 km from the coast in 2006 in Darou Wolof, Koumpentoum Department, west of Tambacounda, a village where the species was not detected in 1989). During this period, *M. m. domesticus* thus appeared to be present in a few isolated inland populations surrounded by villages that were still occupied by native species only.

The period 2011–2014 (127 trapping sessions, 19300 trap nights and 4132 captures) gave a clear picture of the current status of *M. m. domesticus* in Senegal (Fig. 1d). The species was captured in most parts of the country, except in lower Casamance, south-eastern Senegal and isolated localities in the central Ferlo. It occurred in 2013 in localities where it had not been detected before, despite previous trapping sessions, such as villages along the asphalted road in the medium part of the valley of River Senegal (Dodel and Diomandou-Diéry, not detected in 1990 and in 1990/2007/2008/2009/2010/2011, respectively, ca. 230 km from the coast), cities along the road axis between Tambacounda and Kidira (e.g. Kidira, not detected in 1998/1999/2007, ca. 500 km from the coast; Kothiari, not detected in 1984, ca. 350 km from the coast), major villages and cities along the

main road axis between Tambacounda and Upper Casamance (Gouloumbou and Vélingara, not detected in 1994 and in 1984/1988, respectively, ca. 300 km from the coast).

Grid representation illustrates the inland progress of *M. m. domesticus* over the country during the last 30 years (Fig. 1). However, this does not provide detailed patterns of house mouse distribution at smaller scales. Representations of captures of house mice realized at the regional and local scales revealed that recently invaded localities were still surrounded by non-invaded ones at the time of sampling (e.g. the medium valley of the River Senegal; see Fig. 2a). They also indicated that in recently colonized localities where *M. m. domesticus* and native species still coexist, house mice were mostly trapped along the paved road and near markets and shops (Fig. 2b).

Spatio-temporal dynamics of the house mouse invasion

We used 357 trapping sessions to analyse the spatio-temporal dynamics of the house mouse invasion at the country scale. We found that the proportion of house mice, $p(Mus)$, varied significantly with longitude, latitude and time (likelihood ratio: $\chi^2_{(3)} = 396.21$, $P < 0.001$; Table 1). The odds ratio of $p(Mus)$ increased westward by a factor of 2.25 (95% CI = 1.92; 2.67) every one degree of longitude (ca. 108 km), northward by a factor of 2.27 (95% CI = 1.93; 2.68) every one degree of latitude (ca. 111 km) and by a factor of 1.09 (95% CI = 1.06; 1.12) every year. The significant decrease in $p(Mus)$ from north to south remained significant when trapping sessions conducted in localities south of latitude 13.59°N (the southern limit of the historical edge of the house mouse range during the second half of the 20th century; Duplantier et al. 1991, 1997) were excluded (results not shown).

We used seven localities to analyse the temporal dynamics of the house mouse invasion at a local scale. In one case, we needed to group trapping sessions that occurred within a period of two months to reach the threshold of 10 individuals captured. We found that in recently invaded localities, $p(Mus)$ was positively correlated with the time elapsed between the last session in which no *M. m. domesticus* were trapped and the first one in which house mice were captured (estimate \pm SE = 0.052 ± 0.022 , $\chi^2_{(1)} = 5.7$, $P = 0.017$; model likelihood ratio: $\chi^2_{(1)} = 6.26$, $P = 0.012$). Every year, the odds ratio of $p(Mus)$ increased by a factor of 1.05 (95% CI = 1.01; 1.10) at this local scale. Based on these results, the predicted estimate of $p(Mus)$ was 0.50 (95% CI = 0.35; 0.65) 33 years after the first detection of the house mouse. Similarly, the predicted estimate of $p(Mus)$ was 0.90 (95% CI = 0.46; 0.99) 76 years after its first detection.

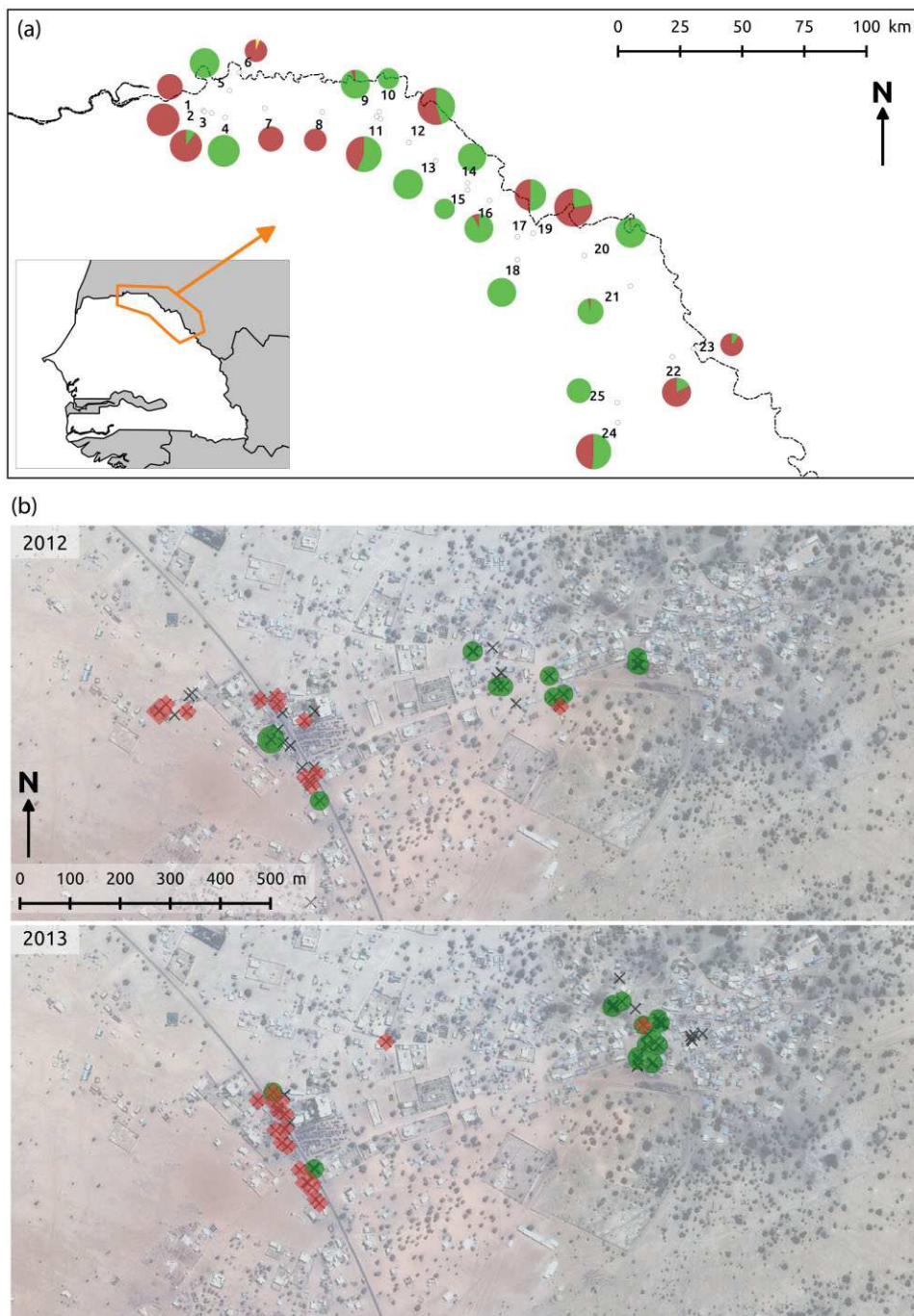


Fig. 2. Distribution of invasive *Mus musculus domesticus* (in red/dark grey), native small mammals (in green/medium grey) and invasive *Rattus* spp. (a single *Rattus norvegicus* individual in Podor, in yellow/light grey) (a) in the medium valley of River Senegal in 2011–2014 at a regional scale, and (b) in 2012 and 2013 at a locality scale (Dodel, a recently invaded village). In (a), the size of each pie chart is proportional to the total number of small mammal individuals trapped in a locality, and is expressed on a natural logarithmic scale. Localities are as follows: 1: Thillé-Boubacar, 2: Thillé-Boubacar/Kadiogne-réfugiés, 3: Croisement Boubé, 4: Thiewlé, 5: Niandane, 6: Podor, 7: Taredji, 8: Ndioum, 9: Diomandou Diéry, 10: Diomandou Walo, 11: Dodel, 12: Aere Lao, 13: Doumnga Lao, 14: Golléré, 15: Diammi Gallo, 16: Mboumba, 17: Lougué, 18: Saré Maoundé, 19: Galoya, 20: Agnam Thiodaye, 21: Boki Diawé, 22: Thiambé, 23: Matam, 24: Dendoudi and 25: Lambago. In (b), crosses refer to all sampled houses, and the size of each symbol (red squares for *M. m. domesticus* and green circles for native small mammals) is proportional to the number of small mammal individuals trapped in a room, expressed on an untransformed scale.

Source of the satellite image: ©2015 CNES/Astrium, ©2015 Google Earth Pro (imagery date: July 2013).

Table 1. Spatio-temporal variation, over the whole country of Senegal, in the proportion of small mammals trapped within a session consisting of *Mus musculus domesticus* [$p(Mus)$]. Maximum likelihood estimates for the relationship between $p(Mus)$ and longitude, latitude and sampling date were assessed using multiple logistic regression analysis

Parameter	Estimate \pm SE	Wald $\chi^2_{(1)}$	<i>P</i>
Intercept	-34.216 \pm 2.578	176.22	<0.001
Longitude	-0.812 \pm 0.085	92.08	<0.001
Latitude	0.818 \pm 0.083	96.39	<0.001
Sampling date	0.085 \pm 0.013	45.79	<0.001

SE, standard error.

Table 2. Small mammal species richness estimated using the rarefaction method based on a subsample of 10 individuals, as explained by the proportion of small mammals trapped within a session consisting of *Mus musculus domesticus* [$p(Mus)$], latitude, longitude and sampling date. Multiple regression statistics with linear and quadratic terms for centred values of predictor variables were used to allow for non-linear responses

Effect	$b_{yi} \pm$ SE	b'_{yi}	<i>t</i>	<i>P</i>
Intercept	3.114 \pm 0.083	–	37.41	<0.001
$[p(Mus)]^2$	-5.438 \pm 0.552	-1.115	-9.85	<0.001
$p(Mus)$	2.069 \pm 0.275	0.836	7.53	<0.001
(Latitude) ²	-0.169 \pm 0.023	-0.315	-7.21	<0.001
Sampling date	0.018 \pm 0.004	0.206	4.95	<0.001

b_{yi} , partial regression coefficient, b'_{yi} , standard partial regression coefficient.

Table 3. Effect of *Mus musculus domesticus* on the community structure of native small mammals. Four commensal native taxa were considered: *Mastomys erythroleucus*, *Arvicanthis* spp., *Praomys daltoni* and *Crocidura* spp. The standardized C-score (SCS) measured the extent to which pairwise species co-occur: significant negative SCS indicates aggregation, whereas SCS that does not deviate significantly from the null distribution suggests random associations. Significant *P* values are in bold. We considered two types of communities: (a) those for which only native species had been captured ($n = 131$ sessions), (b) those in which *M. m. domesticus* was captured ($n = 123$ sessions)

(a) Among the non-invaded communities						
Species 1	Number of occurrences	Species 2	Number of occurrences	Number of joint occurrences	SCS	<i>P</i>
<i>M. erythroleucus</i>	91	<i>Arvicanthis</i> spp.	53	42	-2.68	0.007
<i>M. erythroleucus</i>	91	<i>P. daltoni</i>	35	28	-2.06	0.039
<i>M. erythroleucus</i>	91	<i>Crocidura</i> spp.	22	15	-0.25	0.799
<i>Arvicanthis</i> spp.	53	<i>P. daltoni</i>	35	18	-1.62	0.104
<i>Arvicanthis</i> spp.	53	<i>Crocidura</i> spp.	22	15	-2.71	0.007
<i>P. daltoni</i>	35	<i>Crocidura</i> spp.	22	10	-2.01	0.044
(b) Among the communities invaded by <i>M. m. domesticus</i>						
Species 1	Number of occurrences	Species 2	Number of occurrences	Number of joint occurrences	SCS	<i>P</i>
<i>M. erythroleucus</i>	53	<i>Arvicanthis</i> spp.	43	30	-1.13	0.260
<i>M. erythroleucus</i>	53	<i>P. daltoni</i>	23	21	-2.43	0.015
<i>M. erythroleucus</i>	53	<i>Crocidura</i> spp.	48	29	0.52	0.605
<i>Arvicanthis</i> spp.	43	<i>P. daltoni</i>	23	16	-1.04	0.299
<i>Arvicanthis</i> spp.	43	<i>Crocidura</i> spp.	48	25	0.23	0.818
<i>P. daltoni</i>	23	<i>Crocidura</i> spp.	48	19	-1.94	0.052

Impact on native communities

Local species richness of commensal small mammals ranged between 1 and 5 species for 10 sampled individuals, with a mean \pm SE of 2.03 \pm 0.05 species per trapping session and locality. Although only slightly variable, the estimated species richness of small mammals decreased significantly with $p(Mus)$, as predicted. It also varied quadratically with latitude and to a lesser extent increased with time ($F_{4,352} = 70.45$, adjusted $R^2 = 0.438$, $P < 0.001$; Table 2). The significant quadratic term for latitude indicates a mid-latitude peak of species richness located in central Senegal around 14°N, north of the Gambia. The temporal effect suggests that species richness estimated among the captured small mammal individuals increased during the study period. Indeed, species richness estimated over the 1998–2014 period (mean \pm SE = 2.12 \pm 0.06, $n = 231$ sessions) was slightly but significantly higher than the richness estimated over the 1983–1994 period (mean \pm SE = 1.86 \pm 0.08, $n = 126$ sessions; Mann–Whitney test, $P = 0.011$). The seven localities that were used for estimating the dynamics of the invasion at the local scale had highly heterogeneous species richness levels (mean \pm SE = 2.18 \pm 0.24, range = 1.42–3.47) in trapping sessions occurring before the first detection of *M. m. domesticus*.

In the absence of *M. m. domesticus*, four pairs of native species were significantly aggregated, and the other two were randomly associated (Table 3a). By contrast, when *M. m. domesticus* was captured, only one pair of native

species was found to be significantly aggregated (*Mastomys erythroleucus* and *Praomys daltoni*), while the other five were randomly associated (Table 3b).

DISCUSSION

Small mammals were caught in the majority of trapping sessions and localities. Capture efficiency may vary according to rodent species and trap type, and a large number of traps per session as well as the concomitant use of different types of trap is known to reduce strongly the likelihood of a species being present but not being captured (Garba et al. 2014). Thus, we cannot formally exclude that the use of different trapping methods between the periods 1983–1994 and 1998–2014 could have partly contributed to the significant temporal variation in the proportion of house mice we observed. However, the range expansion of *M. m. domesticus* was also observed between the periods 1998–2010 and 2011–2014, for which data were acquired using the same standardized trapping method. Our trapping data thus seem suitable for our examination of the geographic range of the house mouse and its variation in space and time.

Following the inland invasion of *M. m. domesticus*

Our results support the hypothesis that the range of *M. m. domesticus* has changed during the period surveyed, and suggest that process of expansion has not reached equilibrium yet. Distribution maps and statistical tests converge to show an expansion of *M. m. domesticus* in Senegal over the 30 years surveyed, from coastal to inland areas. Quantitative estimates of range expansion rates through space and time suggest that the proportion of *M. m. domesticus* relative to the proportion of the other small mammal species increased by about 9% every year and by about 11.5% every 10 km westward and northward. This pattern of inland expansion shows strong similarities with recent spatio-temporal changes in road infrastructures, in transport networks and in the distribution of weekly rural markets (Ninot 2003). Indeed, the current distribution of *M. m. domesticus* covers much of north and central Senegal, with the exception of areas less regularly connected by human traffic and commercial transportation. In central Ferlo, for instance, the house mouse was only recorded in highly connected cities and villages along the paved part of the main road axis. It was not captured in villages located along the inland part of the road which was asphalted toward the Mauritanian border only after 2011. We predict a further ongoing invasion of *M. m. domesticus* along this road, which could be verified by future surveys of rodent communities in this area.

M. m. domesticus was historically absent further south, in Casamance and south-eastern Senegal (Kédougou district, Fig. 1a; Duplantier et al. 1991, 1997). We show that the subspecies has not yet expanded towards these regions, except very recently in Upper Casamance. The significant decrease of $p(\text{Mus})$ from north to south suggests a clinal variation of the proportion of *M. m. domesticus* within the geographic range of the species. Climatic effects, interspecific interactions and historical contingencies may have contributed to this pattern. For instance, Sahelian arid climatic conditions in North Senegal may be more favourable for the house mouse than southern Sudanian climatic conditions. In contrast, these may be more favourable for the invasive *Rattus rattus*, well established in southern Senegal where it may also represent a strong competitor that could limit the expansion of the house mouse (Duplantier et al. 1991). The clinal variation in the house mouse's distribution may also relate to historical factors such as the initial introduction or introductions that probably occurred in the north of Senegal, via the historical harbour and former capital of colonial French West Africa Saint-Louis, or via the subsequent development of the city of Dakar. If this hypothesis could be corroborated by genetic analyses, it would contribute towards explaining the pattern of north/south expansion.

In areas recently invaded by *M. m. domesticus*, distribution maps show a mosaic of invaded and non-invaded localities (e.g. Fig. 2a), in contrast with the homogeneous layer of localities invaded long ago observed along the coast. This mosaic pattern, rather than a frontal wave separating invaded and non-invaded homogeneous areas, is typical of biological invasions of human-dispersed species (e.g. Bossenbroek et al. 2001, Florance et al. 2011). In recently invaded areas of Senegal, the localities colonized first are in the cities and villages with weekly rural markets (e.g. Podor, Thillé-Boubacar, Dodel, Aéré Lao, Mboumba, Galoya in the medium valley of the Senegal River; see Fig. 2a). These inland localities are well connected with the major coastal cities (Dakar, Saint-Louis), where *M. m. domesticus* has a long history of presence, through trade. At a very local scale within recently invaded localities, a heterogeneous distribution of small mammals is also observed (Fig. 2b) and corroborates this scenario: *M. m. domesticus* captures are most often distributed along main roads or near markets, whereas native small mammals are captured both in the same buildings as house mice (thus in syntopy, at least temporarily) and in areas not invaded yet (thus in allotopy with the house mouse), usually at the periphery of the locality. Hence, these first invaded localities may be viewed as 'invasion hubs' and act as bridgeheads towards geographically close, but less accessible, villages. This scenario has previously been demonstrated for other biological invasions (e.g.

Hastings et al. 2005, Lombaert et al. 2010, and references therein), and formal testing of the theory for the invasive house mouse may be beneficial.

Consequences of the house mouse invasion for native communities of small mammals

During the Iron Age, an increase in trade and human migrations resulted in the invasion, by the house mouse, of the whole of Western Europe in a short time span, and the mouse became numerically dominant in the commensal small mammal fauna (Cucchi et al. 2005). In Senegal, our results show that in only a few decades, *M. m. domesticus* has invaded a large part of the country where it now dominates small mammal communities. Rapid spatial expansion combined with a severe decline in native mammal populations may be typical of recent invasions, due to the massive intensification of human-associated exchanges. Indeed, similar dynamics and impacts have already been observed for the house mouse in villages of western Guinea, following the increase in human population movements and traffic with nearby Sierra Leone during the 1991–2002 civil war (Fichet-Calvet et al. 2005), for rodent species on islands (Wyatt et al. 2008, Harris 2009) and, more generally, for recent invasions of other mammals (e.g. Waithman et al. 1999, Carden et al. 2011, McDevitt et al. 2014, and references therein).

The species richness estimated in this study is rather low compared with similar estimates derived from outdoor small mammal communities in Senegal (Bâ 2002, Granjon & Duplantier 2009, Bâ et al. 2013). Numerical dominance by very few species is, however, typical of commensal communities (e.g. Fichet-Calvet et al. 2010, Shochat et al. 2010, Weissbrod et al. 2014). We found that species richness varies with latitude with a peak at around 14°N. This non-linear spatial variation of species diversity was also observed for trapping sessions in which only native commensal mammals were captured (results not shown). A similar pattern was previously detected in studies of outdoor rodent communities in Senegal (Bâ 2002), suggesting that it is probably independent of the house mouse invasion. It may rather result from local mixtures of different fauna at the transition between the Sahelian and Sudanian climatic and biogeographical zones at these latitudes. Species richness increased during the study: estimates were slightly higher during the 1998–2014 period (in which two complementary models of trap were used) than during the 1983–1994 period (in which single-capture wire-mesh traps were mainly used). The use of different trapping methods between these two periods may partly contribute to the significant temporal variation in the estimated small mammal species richness. Indeed, inspection of trapping results shows that one of the most notable differences between these periods is the proportion of shrews that were cap-

tured: 1.6% of 2872 captured individuals for 1983–1994 vs. 9.5% of 7057 captured individuals for 1998–2014, almost a six-fold increase with the systematic use of Sherman traps in addition to wire-mesh live traps.

Species richness decreases with an increasing proportion of *M. m. domesticus*; thus, small mammal communities invaded by house mice have lower species richness than non-invaded ones. This low species richness seems to be a consequence rather than a cause of the invasion processes. Indeed, the localities that were used for estimating the temporal dynamics of the invasion at the local scale had highly heterogeneous species richness levels in trapping sessions occurring before the first detection of *M. m. domesticus*. Furthermore, no difference in species richness was detected between these estimates and those based on seven nearby paired localities sampled in the same periods of time and not invaded by *M. m. domesticus* (results not shown). The analysis of co-occurrence patterns of commensal small mammal species provides additional information allowing us to understand the potential consequences of *M. m. domesticus* invasion on native communities. Our data suggest that the communities of native commensal small mammals were initially structured so that most species were aggregated, possibly around shared resources that are considered abundant and temporally more stable in human buildings than in outdoor environments (Pocock et al. 2004). The introduction of *M. m. domesticus* in such assemblages may destabilize this community structure, allowing it ultimately to converge towards a random assembly pattern. This shift from structured to random community assemblages may represent a widespread consequence of invasions, as it was already observed in plant, arthropod and amphibian invasions (Gotelli & Arnett 2000, Sanders et al. 2003, Reshi et al. 2008, Santoro et al. 2012, Richter-Boix et al. 2013). The shift may be explained by competition resulting in lowered species richness in localities invaded by house mice, which can translate into fewer opportunities for native species to co-occur. Furthermore, the heterogeneous distribution of the house mouse within recently colonized villages may affect interspecific interactions. For instance, native mammal individuals living in allotopy with regard to house mice do not face the same risks of interspecific competition and of host shifts of pathogens than those living in syntopy with invasive mice. These changes in co-occurrence patterns, interspecific interactions and species richness may therefore have important epidemiological consequences (Keasing et al. 2006, Bradley & Altizer 2007, Telfer & Bown 2012). Small mammals play a significant role as reservoirs of zoonotic diseases, so changes in small mammal communities following biological invasions could affect the distribution and transmission of zoonotic agents in the wild and in human populations (e.g. Gardner-Santana et al. 2009, Harris 2009, Marsot et al.

2013). Further surveys of rodent-borne zoonotic agents are therefore required to assess the potential increase in health risks mediated by the house mouse invasion in Senegal.

ACKNOWLEDGEMENTS

Molecular data were generated thanks to the molecular biology platform of the CBGP. We thank A. Orth (ISEM, CNRS – Université Montpellier 2) for advice on protocols concerning subspecies identification of *Mus musculus*, M. Garba and J. Mangombi for access to unpublished data on house mouse censuses in Africa, and H. Mazurek for help with the satellite image. We are particularly indebted to all the people in Senegal who welcomed us into their homes for small mammal trapping. Funding was provided by the Institut de Recherche pour le Développement (IRD), the ANR ENEMI (ANR-11-JSV7-0006) and the ANR CHANCIRA (ANR-11-CEPL-0010).

REFERENCES

- Anonymous (2002) *SAS for Windows 9.1*. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Auffray JC, Vanlerberghe F, Britton-Davidian J (1990) The house mouse progression in Eurasia: a palaeontological and archaeozoological approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 13–25.
- Bâ K (2002) *Systématique, écologie et dynamique de populations de petits rongeurs potentiellement réservoirs ou hôtes de virus au Sénégal*. Mémoire, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier, France.
- Bâ K, Kane M, Gauthier P, Granjon L (2013) Ecology of a typical West African Sudanian savannah rodent community. *African Journal of Ecology* 51: 447–455.
- Blazy MC (1924) Considérations sur les rapports de faune des rongeurs avec les manifestations pesteuses à Dakar. *Bulletins de la Société de Pathologie Exotique et de sa Filiale de l'Ouest Africain* 17: 834–845.
- Bonhomme F, Searle JB (2012) House mouse phylogeography. In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek J (eds) *Evolution of the House Mouse*, 278–296. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bonhomme F, Orth A, Cucchi T, Rajabi-Maham H, Catalan J, Boursot P, Auffray J-C, Britton-Davidian J (2011) Genetic differentiation of the house mouse around the Mediterranean basin: matrilineal footprints of early and late colonization. *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 1034–1043.
- Bossenbroek JM, Kraft CE, Nekola JC (2001) Prediction of long-distance dispersal using gravity models: zebra mussel invasion of inland lakes. *Ecological Applications* 11: 1778–1788.
- Böhme W, Hutterer R (1978) Kommentierte Liste einer Säugetier-Aufsammlung aus dem Senegal. *Böner Zoologische Beiträge* 29: 303–322.
- Bradley CA, Altizer S (2007) Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 95–102.
- Broennimann O, Guisan A (2008) Predicting current and future biological invasions: both native and invaded ranges matter. *Biology Letters* 4: 585–589.
- Brothwell D (1981) The Pleistocene and Holocene archaeology of the house mouse and related species. In: Berry R (ed) *Biology of the House Mouse*, 1–13. Academic Press, London, UK.
- Capizzi D, Bertolino S, Mortelliti A (2014) Rating the rat: global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. *Mammal Review* 44: 148–162.
- Carden RF, Carlin CM, Marnell F, McElholm D, Hetherington J, Gammell MP (2011) Distribution and range expansion of deer in Ireland. *Mammal Review* 41: 313–325.
- Cazanove (1929) La peste au Sénégal (1924–1929). *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* 27: 20–33.
- Cazanove (1932) Le problème du rat dans le territoire de Dakar et dépendances. *Annales de Médecine et de Pharmacie Coloniales* 30: 108–144.
- Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 110.
- Cucchi T, Vigne J-D, Auffray JC, Brown JH, Bruno JF (2005) First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 429–445.
- Cucchi T, Auffray JC, Vigne J-D (2012) On the origin of the house mouse synanthropy and dispersal in the Near East and Europe: zooarchaeological review and perspectives. In: Macholán M, Baird SJE, Munclinger P, Piálek P (eds) *Evolution of the House Mouse*, 65–93. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Denys C, Lalis A, Aniskin V, Kourouma F, Soropogui B, Sylla O et al. (2009) New data on the taxonomy and distribution of Rodentia (Mammalia) from the western and coastal regions of Guinea West Africa. *Italian Journal of Zoology* 76: 111–128.
- Dobigny G, Nomao A, Gautun JC (2002) A cytotoxic survey of Rodents from Niger: implications for systematics, biodiversity and biogeography. *Mammalia* 66: 495–523.
- Dobigny G, Tatard C, Kane M, Gauthier P, Brouat C, Bâ K, Duplantier J-M (2011) A cytotoxic and DNA-based survey of rodents from Northern Cameroon and Western Chad. *Mammalian Biology* 76: 417–427.
- Drake DR, Hunt TL (2009) Invasive rodents on islands: integrating historical and contemporary ecology. *Biological Invasions* 11: 1483–1487.
- Duplantier J-M, Granjon L, Adam F, Bâ K (1991) Répartition actuelle du rat noir (*Rattus rattus*) au Sénégal: facteurs

- historiques et écologiques. In: Le Berre M, Le Guelte L (eds) *Le Rongeur et l'Espace*, 339–346. Editions Raymond Chabaud, Lyon, France.
- Duplantier J-M, Granjon L, Bà K (1997) Répartition biogéographique des petits rongeurs au Sénégal. *Journal of African Zoology* 111: 17–26.
- Fichet-Calvet E, Koulémou K, Koivogui L, Soropogui B, Sylla O, Lecompte E, Daffis S, Kouadio A, Kouassi S, Akoua-Koffi C (2005) Spatial distribution of commensal rodents in regions with high and low Lassa fever prevalence in Guinea. *Belgian Journal of Zoology* 135: 63–67.
- Fichet-Calvet E, Audenaert L, Barrière P, Verheyen E (2010) Diversity, dynamics and reproduction in a community of small mammals in Upper Guinea, with emphasis on pygmy mice ecology. *African Journal of Ecology* 48: 600–614.
- Florance D, Webb JK, Dempster T, Kearney MR, Worthing A, Letnic M (2011) Excluding access to invasion hubs can contain the spread of an invasive vertebrate. *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 2900–2908.
- Förster DW, Gündüz I, Nunes AC, Gabriel S, Ramalhinho MG, Mathias ML, Britton-Davidian J, Searle JB (2009) Molecular insights into the colonization and chromosomal diversification of Madeiran house mice. *Molecular Ecology* 18: 4477–4494.
- Gabriel SI, Stevens MI, da Luz Mathias M, Searle JB (2012) Of mice and 'convicts': origin of the Australian house mouse, *Mus musculus*. *PLoS ONE* 6: e28622.
- Garba M, Dalecky A, Kadaoure I, Kane M, Hima K, Veran S et al. (2014) Spatial segregation between invasive and native commensal rodents in an urban environment: a case study in Niamey, Niger. *PLoS ONE* 9: e110666.
- Gardner-Santana LC, Norris DE, Fornadel CM, Hinson ER, Klein SL, Glass GE (2009) Commensal ecology, urban landscapes, and their influence on the genetic characteristics of city-dwelling Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Molecular Ecology* 18: 2766–2778.
- Genovesi P (2005) Eradications of invasive alien species in Europe: a review. *Biological Invasions* 7: 127–133.
- Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606–2621.
- Gotelli NJ, Arnett AE (2000) Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecology Letters* 3: 257–261.
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2006) *EcoSim: Null Models Software for Ecology*. Version 7.72. Acquired Intelligence Inc. and Kelsey-Bear, Jericho, VT 05465. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>.
- Gotelli NJ, Ulrich W (2010) The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations. *Oecologia* 162: 463–477.
- Granjon L, Dobigny G (2003) The importance of cytotoxicity in understanding the biogeography of African rodents: Lake Chad murids as an example. *Mammal Review* 33: 77–91.
- Granjon L, Duplantier JM (2009) *Les Rongeurs de l'Afrique Sahélo-soudanaïenne*. IRD Editions / Publications scientifiques du Muséum, Marseille, France.
- Gray MM, Wegmann D, Haasl RJ, White MA, Gabriel SI, Searle JB, Cuthbert RJ, Ryan PG, Payseur BA (2014) Demographic history of a recent invasion of house mice on the isolated Island of Gough. *Molecular Ecology* 23: 1923–1939.
- Gündüz I, Rambau RV, Tez C, Searle JB (2005) Mitochondrial DNA variation in the western house mouse (*Mus musculus domesticus*) close to its site of origin: studies in Turkey. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 473–485.
- Happold DCD (2013) *Mus musculus*, house mouse. In: Happold DCD (ed) *Mammals of Africa*, Vol. III, *Rodents, Hares and Rabbits*, 487–489. Bloomsbury Publishing, London, UK.
- Happold M, Happold DCD (2013) *Mammals of Africa*, Vol. IV, *Hedgehogs, Shrews and Bats*, Bloomsbury Publishing, London, UK.
- Hardouin EA, Chapuis J-L, Stevens MI, van Vuuren JB, Quillfeldt P, Scavetta RJ, Teschke M, Tautz D (2010) House mouse colonization patterns on the sub-Antarctic Kerguelen Archipelago suggest singular primary invasions and resilience against re-invasion. *BMC Evolutionary Biology* 10: 325.
- Harris DB (2009) Review of negative effects of introduced rodents on small mammals on islands. *Biological Invasions* 11: 1611–1630.
- Hastings A, Cuddington K, Davies KF, Dugaw CJ, Elmendorf S, Freestone A et al. (2005) The spatial spread of invasions: new developments in theory and evidence. *Ecology Letters* 8: 91–101.
- Hopf H, Morley G, Humphries J (1976) *Rodent Damage to Growing Crops and to Farm and Village Storage in Tropical and Subtropical Regions. Results of a Postal Survey 1972-73*. Centre for Overseas Pest Research, London, UK.
- Ihle S, Ravaoarimanana I, Thomas M, Tautz D (2006) An analysis of signatures of selective sweeps in natural populations of the house mouse. *Molecular Biology and Evolution* 23: 790–797.
- Jones EP, Skirnisson K, McGovern TH, Gilbert MTP, Wilerslev E, Searle JB (2012) Fellow travellers: a concordance of colonization patterns between mice and men in the North Atlantic region. *BMC Evolutionary Biology* 12: 35.
- Jung TS, Nagorsen DW, Kukka PM, Barker OE (2012) Alien invaders: recent establishment of an urban population of house mice (*Mus musculus*) in the Yukon. *Northwestern Naturalist* 93: 240–242.
- Kaleme PK, Bates JM, Belesi HK, Bowie RCK, Gambalemoke M, Kerbis-Peterhans J et al. (2011) Origin and putative colonization routes for invasive rodent taxa in the Democratic Republic of Congo. *African Zoology* 48: 133–145.
- Keesing F, Holt RD, Ostfeld RS (2006) Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters* 9: 485–498.
- Khlyap LA, Warshavsky AA (2010) Synanthropic and agrophilic rodents as invasive alien mammals. *Russian Journal of Biological Invasions* 1: 301–312.
- Lafont A (1915) Une épidémie de peste humaine à Dakar (avril 1914–février 1915). *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* 8: 660–680.

- Léger M, Baury A (1923) De la peste chez les Muridés et les musaraignes à Dakar. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* 16: 133–137.
- Lecompte E, Brouat C, Duplantier JM, Galan M, Granjon L, Loiseau A, Mouline K, Cosson JF (2005) Molecular identification of four cryptic species of *Mastomys* (Rodentia, Murinae). *Biochemical Systematics and Ecology* 33: 681–689.
- Lefrou G (1929) Rapport sur une mission d'étude de la peste au Cayor (août 1928). *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* 27: 43–64.
- Leslie PH, Davis DHS (1939) An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. *Journal of Animal Ecology* 9: 94–113.
- Lombaert E, Guillemaud T, Cornuet J-M, Malausa T, Facon B, Estoup A (2010) Bridgehead effect in the worldwide invasion of the biocontrol harlequin ladybird. *PLoS ONE* 5: e9743.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) *100 of the World's Worst Invasive Alien Species: a Selection from the Global Invasive Species Database*. Invasive Species Specialist Group Species Survival Commission, World Conservation Union (IUCN), Auckland, New Zealand.
- McDevitt AD, Montgomery WI, Tosh DG, Lusby J, Reid N, White TA, McDevitt CD, O'Halloran J, Searle JB, Yearsley JM (2014) Invading and expanding: range dynamics and ecological consequences of the greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) invasion in Ireland. *PLoS ONE* 9: e100403.
- Marsot M, Chapuis J-L, Gasqui P, Dozières A, Masségla S, Pisanu B, Ferquel E, Vourc'h G (2013) Introduced Siberian chipmunks (*Tamias sibiricus barberi*) contribute more to Lyme borreliosis risk than native reservoir rodents. *PLoS ONE* 8: e55377.
- Meerburg BG, Singleton GR, Kijlstra A (2009) Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology* 35: 221–270.
- Mills JN, Childs JE, Ksiazek TG, Peters CJ, Velleca WM (1995) *Methods for Trapping and Sampling Small Mammals for Virologic Testing*. U.S. Department of Health & Human Services, CDC, Atlanta, Georgia, USA.
- Misonne X (1963) *Les Rongeurs du Ruwenzori et des Régions Voisines*. Institut des Parcs nationaux du Congo et du Rwanda, Bruxelles, Belgium.
- Monadjem A, Taylor PJ, Denys C, Cotteril FPD (2015) *Rodents of Sub-Saharan Africa. A Biogeographic and Taxonomic Synthesis*. Walter de Gruyter, Berlin, Germany.
- Mooney HA, Cleland EE (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 5446–5451.
- Musser DE, Carleton MD (2005) *Mus musculus*. In: Wilson DE, Reeder DM (eds) *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*, 1398–1404. John Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Nathan H, Clout M, MacKay JB, Murphy E, Russell J (2015) Experimental island invasion of house mice. *Population Ecology* 1–9. doi: 10.1007/s10144-015-0477-2.
- Ninot O (2003) *Vie de relations, organisation de l'espace et développement en Afrique de l'Ouest: la région de Tambacounda au Sénégal*. PhD thesis, Université de Rouen, Rouen, France.
- Pocock MJO, Searle JB, White PCL (2004) Adaptations of animals to commensal habitats: population dynamics of house mice *Mus musculus domesticus* on farms. *Journal of Animal Ecology* 73: 878–888.
- Prager EM, Orrego C, Sage RD (1998) Genetic variation and phylogeography of Central Asian and other house mice, including a major new mitochondrial lineage in Yemen. *Genetics* 150: 835–861.
- Pyšek P, Richardson DM (2010) Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual Review of Environment and Resources* 35: 25–55.
- Rajabi-Maham H, Orth A, Bonhomme F (2008) Phylogeography and postglacial expansion of *Mus musculus domesticus* inferred from mitochondrial DNA coalescent, from Iran to Europe. *Molecular Ecology* 17: 627–641.
- Reshi Z, Rashid I, Khuroo AA, Wafai B (2008) Effect of invasion by *Centaurea iberica* on community assembly of a mountain grassland of Kashmir Himalaya, India. *Tropical Ecology* 49: 147–156.
- Richter-Boix A, Garriga N, Montori A, Franch M, San Sebastián O, Villero D, Llorente G (2013) Effects of the non-native amphibian species *Discoglossus pictus* on the recipient amphibian community: niche overlap, competition and community organization. *Biological Invasions* 15: 799–815.
- Rochebrunne AT (1883) Faune de la Sénégambie – 2ème partie: Mammifères. *Bulletin de la Société Linnéenne de Bordeaux* 37: 49–204.
- Rosevear DR (1969) *Rodents of West Africa*, British Museum of Natural History, London, UK.
- Russell JC, Gleeson DM, Le Corre M (2011) The origin of *Rattus rattus* on the Iles Eparses, Western Indian Ocean. *Journal of Biogeography* 38: 1834–1839.
- Sanders NJ, Gotelli NJ, Heller NE, Gordon DM (2003) Community disassembly by an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 2474–2477.
- Santoro R, Jucker T, Carboni M, Acosta ATR (2012) Patterns of plant community assembly in invaded and non-invaded communities along a natural environmental gradient. *Journal of Vegetation Science* 23: 483–494.
- Searle JB (2008) The genetics of mammalian invasions: a review. *Wildlife Research* 35: 185–192.
- Searle JB, Jamieson PM, Gündüz I, Stevens MI, Jones EP, Gemmill CEC, Kin CM (2009) The diverse origins of New Zealand house mice. *Proceedings of the Royal Society of London B* 276: 209–217.
- Shochat E, Lerman SB, Anderies JM, Warren PS, Faeth SH, Nilon CH (2010) Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *Bioscience* 60: 199–208.
- Sikes RS, Gannon WI, the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists (2011) Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of

- wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 92: 235–253.
- Sorel F, Armstrong (1929) La lutte préventive contre la peste dans la circonscription de Dakar et dépendances durant l'année 1928. *Annales de Médecine et de Pharmacie Coloniales* 27: 64–72.
- Stenseth NC, Leirs H, Skonhofs A, Davis SA, Pech RP, Andreassen HP et al. (2003) Mice, rats, and people: the bio-economics of agricultural rodent pests. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 367–375.
- Stone L, Roberts A (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74–79.
- Telfer S, Bown K (2012) The effects of invasion on parasite dynamics and communities. *Functional Ecology* 26: 1288–1299.
- Temminck CJ (1853) *Esquisses zoologiques sur la côte de Guinée, 1° Mammifères*, E. J. Brill, Leiden, the Netherlands.
- Ulrich W (2008) *Pairs – a FORTRAN Program for Studying Pair-wise Species Associations in Ecological Matrices (Version 1.0)*. Nicolaus Copernicus University, Torun, Poland. <http://www.keib.umk.pl/pairs/>.
- Waithman JD, Sweitzer RA, Vuren DV, Drew JD, Brinkhaus AJ, Gardner IA, Boyce WM (1999) Range expansion, population sizes, and management of wild pigs in California. *The Journal of Wildlife Management* 63: 298–308.
- Weissbrod L, Malkinson D, Cucchi T, Gadot Y, Finkelstein I, Bar-Oz G (2014) Ancient urban ecology reconstructed from archaeozoological remains of small mammals in the Near East. *PLoS ONE* 9: e91795.
- Wilson DE, Reeder DM (2005) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference, 3rd ed.*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Wyatt KB, Campos PF, Gilbert MTP, Kolokotronis SO, Hynes WH, DeSalle R, Daszak P, MacPhee RDE, Greenwood AD (2008) Historical mammal extinction on Christmas Island (Indian Ocean) correlates with introduced infectious disease. *PLoS ONE* 3: e3602.

Résumé : Les invasions biologiques sont de plus en plus fréquentes, avec des conséquences importantes sur la biodiversité et la santé humaine. Etudier les mécanismes qui les expliquent permet simultanément (i) d'envisager des stratégies efficaces de contrôle et de prévention et (ii) d'étudier divers processus écologiques et évolutifs sur des échelles de temps contemporaines. Plusieurs hypothèses basées sur le parasitisme et l'immunité des hôtes sont proposées pour expliquer le succès des espèces envahissantes. Ainsi, au cours de l'invasion, les hôtes exotiques (1) perdraient leurs parasites naturels (*Enemy Release*, ER), (2) transfèreraient leurs parasites exotiques aux hôtes natifs (*Spill-Over*, SO) et/ou (3) amplifieraient les cycles des parasites natifs au sein des hôtes locaux (*Spill-Back*, SB). En relation avec ces changements dans les interactions hôtes-parasites, l'hypothèse EICA (*Evolution of Increased Competitive Ability*) prédit une modulation des ressources de l'hôte envahissant via un investissement moins important dans les réponses immunitaires coûteuses (inflammation) au profit de réponses immunitaires beaucoup moins coûteuses (réponses médiées par les anticorps) et de capacités de reproduction et de dispersion des populations sur le front d'invasion. Le but de ma thèse est de tester ces prédictions dans le cadre de deux invasions actuellement en cours au Sénégal : celles du rat noir *Rattus rattus* et de la souris domestique *Mus musculus domesticus*, deux espèces envahissantes majeures tant par leurs impacts (économique, sanitaire, écologique) que par leur distribution quasiment mondiale. Mes travaux se basent sur un dispositif d'échantillonnage en populations naturelles et sur le développement d'approches comparatives le long d'un gradient d'invasion pour chacune des deux espèces exotiques. Les patrons de structure (prévalence, abondance, richesse) de deux communautés de parasites (helminthes gastro-intestinaux, bactéries pathogènes) et les profils immunitaires (réponses médiées par les anticorps naturels, inflammation) des rongeurs commensaux exotiques (*M. m. domesticus*, *R. rattus*) et/ou natifs (*Mastomys* spp.) ont été comparés pour des localités situées dans des régions anciennement envahies (depuis plus de 100 ans), récemment envahies (depuis moins de 30 ans : front d'invasion), et non envahies. Mes résultats montrent des variations dans la structure des communautés de parasites et les réponses immunitaires des hôtes natifs et exotiques. Les tendances observées, aussi bien pour les communautés de parasites que pour les composantes immunitaires étudiées le long des deux routes d'invasion, attestent de patrons globalement plus complexes qu'attendu sous les hypothèses de départ, suggérant l'existence de relations complexes entre caractéristiques des communautés d'hôtes et de parasites, investissement immunitaire, conditions environnementales et invasions biologiques. Des approches expérimentales doivent être envisagées afin de déterminer les conséquences et les mécanismes sous-jacents aux différents phénomènes observés.

Mots-clés : Invasions biologiques ; rongeurs ; *Mus musculus domesticus* ; *Rattus rattus* ; écologie des communautés ; helminthes gastro-intestinaux ; bactéries zoonotiques ; parasitisme ; investissement immunitaire.

Abstract: Biological invasions are increasingly phenomenon worldwide having deleterious impacts on biodiversity and human health. Studying the mechanisms explaining them allows both (i) to define efficient strategies for controlling and preventing invaders and (ii) to study ecological and evolutionary processes at contemporary scales. Some major hypotheses rely on parasitism and host immunity to explain invasion success. Thus, exotic host populations (1) may benefit of an *Enemy Release* (ER) through impoverishment of their original parasite communities, and may affect native hosts by (2) transferring exotic parasites (*Spill-Over*, SO) and/or (3) by increasing transmission risk of native parasites (*Spill-Back*, SB). In turn, according to the refined "Evolution of Increased Competitive Ability" (EICA) theory, invasive populations should experience immune trade-offs by favouring less expensive antibody-mediated responses over costly inflammation, to increase their competitive ability (dispersion, reproduction). The aim of my thesis is to test these predictions along the invasion routes of two commensal exotic species in Senegal, the domestic mouse (*Mus musculus domesticus*) and the black rat (*Rattus rattus*). These rodent species are considered to be major invasive species worldwide inducing high economic, sanitary and ecological damages. My research is based on comparative analyses along one invasion route for each invasive species. We focused on gastrointestinal helminths and pathogenic bacteria as parasite communities, and inflammation and natural antibody-mediated responses as immune estimates. Comparisons were performed for invasive and/or native (*Mastomys* spp.) rodents between localities of long-established invasion (100-200 years ago), recent invasion (10-30 years ago; invasion front), and non-invaded localities. My findings showed variations along both invasion routes in parasite community structure and immune patterns, but in a more complex way than expected under the initial predictions. The heterogeneity of changes observed highlights the existence of particular relations between host and parasite traits, host immune investment, environmental conditions and biological invasions. Further experimental works are needed to assess the consequences and mechanisms underlying the changes observed along both invasion routes.

Keywords: Biological invasions; rodent; *Mus musculus domesticus* ; *Rattus rattus* ; community ecology ; gastrointestinal helminths ; zoonotic bacteria ; parasitism ; immune investment

Résumé : Les invasions biologiques sont de plus en plus fréquentes, avec des conséquences importantes sur la biodiversité et la santé humaine. Etudier les mécanismes qui les expliquent permet simultanément (i) d'envisager des stratégies efficaces de contrôle et de prévention et (ii) d'étudier divers processus écologiques et évolutifs sur des échelles de temps contemporaines. Plusieurs hypothèses basées sur le parasitisme et l'immunité des hôtes sont proposées pour expliquer le succès des espèces envahissantes. Ainsi, au cours de l'invasion, les hôtes exotiques (1) perdraient leurs parasites naturels (*Enemy Release*, ER), (2) transfèreraient leurs parasites exotiques aux hôtes natifs (*Spill-Over*, SO) et/ou (3) amplifieraient les cycles des parasites natifs au sein des hôtes locaux (*Spill-Back*, SB). En relation avec ces changements dans les interactions hôtes-parasites, l'hypothèse EICA (*Evolution of Increased Competitive Ability*) prédit une modulation des ressources de l'hôte envahissant via un investissement moins important dans les réponses immunitaires coûteuses (inflammation) au profit de réponses immunitaires beaucoup moins coûteuses (réponses médiées par les anticorps) et de capacités de reproduction et de dispersion des populations sur le front d'invasion. Le but de ma thèse est de tester ces prédictions dans le cadre de deux invasions actuellement en cours au Sénégal : celles du rat noir *Rattus rattus* et de la souris domestique *Mus musculus domesticus*, deux espèces envahissantes majeures tant par leurs impacts (économique, sanitaire, écologique) que par leur distribution quasiment mondiale. Mes travaux se basent sur un dispositif d'échantillonnage en populations naturelles et sur le développement d'approches comparatives le long d'un gradient d'invasion pour chacune des deux espèces exotiques. Les patrons de structure (prévalence, abondance, richesse) de deux communautés de parasites (helminthes gastro-intestinaux, bactéries pathogènes) et les profils immunitaires (réponses médiées par les anticorps naturels, inflammation) des rongeurs commensaux exotiques (*M. m. domesticus*, *R. rattus*) et/ou natifs (*Mastomys* spp.) ont été comparés pour des localités situées dans des régions anciennement envahies (depuis plus de 100 ans), récemment envahies (depuis moins de 30 ans : front d'invasion), et non envahies. Mes résultats montrent des variations dans la structure des communautés de parasites et les réponses immunitaires des hôtes natifs et exotiques. Les tendances observées, aussi bien pour les communautés de parasites que pour les composantes immunitaires étudiées le long des deux routes d'invasion, attestent de patrons globalement plus complexes qu'attendu sous les hypothèses de départ, suggérant l'existence de relations complexes entre caractéristiques des communautés d'hôtes et de parasites, investissement immunitaire, conditions environnementales et invasions biologiques. Des approches expérimentales doivent être envisagées afin de déterminer les conséquences et les mécanismes sous-jacents aux différents phénomènes observés.

Mots-clés : Invasions biologiques ; rongeurs ; *Mus musculus domesticus* ; *Rattus rattus* ; écologie des communautés ; helminthes gastro-intestinaux ; bactéries zoonotiques ; parasitisme ; investissement immunitaire.

Abstract: Biological invasions are increasingly phenomenon worldwide having deleterious impacts on biodiversity and human health. Studying the mechanisms explaining them allows both (i) to define efficient strategies for controlling and preventing invaders and (ii) to study ecological and evolutionary processes at contemporary scales. Some major hypotheses rely on parasitism and host immunity to explain invasion success. Thus, exotic host populations (1) may benefit of an *Enemy Release* (ER) through impoverishment of their original parasite communities, and may affect native hosts by (2) transferring exotic parasites (*Spill-Over*, SO) and/or (3) by increasing transmission risk of native parasites (*Spill-Back*, SB). In turn, according to the refined "Evolution of Increased Competitive Ability" (EICA) theory, invasive populations should experience immune trade-offs by favouring less expensive antibody-mediated responses over costly inflammation, to increase their competitive ability (dispersion, reproduction). The aim of my thesis is to test these predictions along the invasion routes of two commensal exotic species in Senegal, the domestic mouse (*Mus musculus domesticus*) and the black rat (*Rattus rattus*). These rodent species are considered to be major invasive species worldwide inducing high economic, sanitary and ecological damages. My research is based on comparative analyses along one invasion route for each invasive species. We focused on gastrointestinal helminths and pathogenic bacteria as parasite communities, and inflammation and natural antibody-mediated responses as immune estimates. Comparisons were performed for invasive and/or native (*Mastomys* spp.) rodents between localities of long-established invasion (100-200 years ago), recent invasion (10-30 years ago; invasion front), and non-invaded localities. My findings showed variations along both invasion routes in parasite community structure and immune patterns, but in a more complex way than expected under the initial predictions. The heterogeneity of changes observed highlights the existence of particular relations between host and parasite traits, host immune investment, environmental conditions and biological invasions. Further experimental works are needed to assess the consequences and mechanisms underlying the changes observed along both invasion routes.

Keywords: Biological invasions; rodent; *Mus musculus domesticus* ; *Rattus rattus* ; community ecology ; gastrointestinal helminths ; zoonotic bacteria ; parasitism ; immune investment