Répartition française des *Ctenophthalmus s. sto* (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae)

Apports à leur biogéographie et à leur éthologie

par J.-C. BEAUCOURNU

Laboratoire de Parasitologie (P^r J.-M. DOBY), Faculté de Médecine, F. 35 - Rennes

Résumé

En France, les *Ctenophthalmus s. sto* ne cohabitent pas en général, ceci étant avancé sur les résultats des piégeages de l'auteur dans plus de 450 communes françaises.

En ne considérant que les trois *Ctenophthalmus* dominants (*C. agyrtes* Heller, *C. nobilis* Rothschild et *C. arvernus* Jordan), leur répartition actuelle pourrait s'expliquer par l'apparition de *C. nobilis* dans le Massif Central suivi d'une période d'extension ; recul de cette espèce devant *C. agyrtes* d'Europe centrale et *C. arvernus s. lato* d'Espagne. *C. nobilis* serait une espèce en régression.

Les causes de ce phénomène de non coexistence sont envisagées et brièvement discutées.

Summary

In France, the fleas *Ctenophthalmus s. sto* generally do not cohabit, according to the author's catching results in more than 450 french communes.

If only the three dominant *Ctenophthalmus* (*C. agyrtes* Heller, *C. nobilis* Rothschild et *C. arvernus* Jordan) are taken in consideration, their actual geographical distribution could be explained by *C. nobilis* appearing in the Central mountain massif, followed by an extension period ; their backward movement before *C. agyrtes* coming from Central Europa and *C. arvernus s. lato* from Spain. *C. nobilis* would be a regressive species.

Possible reasons of such a no coexistence phenomenon are rewied and briefly discussed.

Introduction.

Les problèmes posés par la chorologie des Siphonaptères sont infiniment plus complexes qu'ils ne le paraissent à première vue. En effet, branche tôt détachée des Mécoptéroïdes et, pour autant que le nombre infime de formes fossiles permette de l'affirmer, adaptée au moins depuis l'Oligocène à sa spécialisation d'ectoparasite temporaire (1), les puces ont subi les influences d'un grand nombre de facteurs : dispersion avec les groupes d'hôtes auxquels elles s'étaient inféodées, extensions et régressions liées aux variations climatiques, ségrégations par isolement géographique ou éthologique de l'animal parasité, etc. Mais cela ne constitue qu'un volet de la question et ne concerne que le stade parasite de l'insecte. Or, statistiquement, la durée de la vie préimaginale est au moins aussi longue, et souvent plus, que celle de l'adulte. Pendant toute cette phase de leur développement, les puces ne sont qu'incidenceusement liées à l'hôte auquel elles seront plus tard inféodées ; ce sont alors des insectes détritiphages, presque polyphages, cannibales quelquefois. Leur biotope sera directement fonction du sol, des facteurs climatiques, du revêtement végétal. Par ailleurs, il ne faut pas négliger que de nombreuses espèces de puces sont dites « puces de nids » : adultes, elles n'iront sur l'hôte que le temps indispensable à leur repas, temps très court, négligeable, même s'il doit se répéter à plusieurs reprises au cours de la vie imaginale de l'insecte.

Finalement, les facteurs qui auront décidé de telle ou telle répartition seront plus proches de ceux qui ont régi la dispersion des pholéophiles ou même des endogés que des causes de dispersion des parasites permanents tels que mallophages ou poux, pour ne citer que des insectes. Encore faut-il être prudent : nous avons récemment montré que certains poux, parasites très spécifiques, avaient une répartition infiniment plus restreinte, donc, *a priori*, influencée par plus de facteurs, que celle de leurs hôtes (Beaucournu, 1968).

On peut, en ce qui concerne la spécificité des Siphonaptères la scinder en deux grands groupes :

— *Spécificité phylogénique* : tel genre ou telle famille de puces est lié à tel genre ou à telle famille de Mammifères (ou plus rarement d'oiseaux). C'est la spécificité vraie. La répartition du parasite suivra essentiellement celle de l'hôte.

— *Spécificité écologique* : dans un microclimat donné (par exemple, nid à très forte hygrométrie de petit Mammifère fouisseur), une espèce de puce sera susceptible de se nourrir aux dépens des divers animaux fréquentant ce biotope. La dispersion de l'hôte, les variations quantitatives ou qualitatives de la faune parasitée, en fonction notamment des périodes géologiques, perdent un peu de leur importance.

Il est toutefois certain que ces divisions, et la chorologie qui en découle, sont bien souvent brouillées par des phénomènes apparents ou réels d'adaptation ou de vicariance. Nous parlerons donc plutôt ici de spécificité stricte ou de spécificité large, bien que ces termes ne soient évidemment pas les équivalents des précédents.

(1) Des siphonaptères fossiles du Crétacé inférieur d'Australie sont en cours d'étude par Riek (*in litt.* 5-1-70). Leurs caractères évolutifs, ou adaptatifs, ne sont pas encore publiés.

I. — CAS DES SIPHONAPTÈRES A SPÉCIFICITÉ STRICTE :

Lorsqu'un parasite a une spécificité stricte, phylogénique, sa répartition est très généralement superposable à celle de son hôte. Pour ne s'attacher qu'aux Siphonaptères européens, nous pouvons citer l'exemple de *Palaeopsylla soricis* (Dale) qui est inféodée aux Soricinés et tout particulièrement au genre *Sorex*. On peut pratiquement calquer la répartition du parasite sur celle de son hôte principal *S. araneus*, répartition très vaste recouvrant en particulier la région paléarctique occidentale. La partie sud de cette zone qui n'est habitée que par des Crocidurinés est dépourvue de *P. soricis*.

Dans de nombreux cas, la répartition du parasite sera réduite par rapport à celle de l'hôte, cette réduction semblant essentiellement liée à des facteurs climatiques :

— *Rhinolophopsylla unipectinata* (Taschenberg) est une puce de chauves-souris grégaires du genre *Rhinolophus* dans la région paléarctique. Elle est d'autant plus rare que l'on monte en latitude. Cela est explicable si, admettant l'origine éthiopienne de l'espèce (ce qui est justifié par sa répartition), on lui reconnaît un préférendum thermique relativement élevé. Il est d'ailleurs significatif que, dans la moitié ouest de la France tout au moins, cette espèce très rare en hiver sous sa forme imaginale, devienne abondante en été (Beaucournu, 1962) (2).

— *Ctenophthalmus nivalis* est lié au campagnol des neiges, *Microtus nivalis*, espèce non pas altitudinale, mais vivant dans les grands éboulis fixés, et plus précisément dans les interstices de ces rochers : c'est un « chasmobioite » (Heim de Balsac, 1955 ; Heim de Balsac et Beaufort, 1966). C'est ainsi qu'on rencontre des populations de ce campagnol non seulement en haute montagne, mais aussi sous forme d'îlots relictés correspondant au biotope exigé, en Ardèche, dans le Gard, dans l'Hérault, en Lozère, dans l'Aude (3), à des altitudes de 100 à 400 m, de même qu'en Espagne (Ramales de la Victoria, Vieille Castille) à partir de 250 m. Jusqu'à présent, les populations de basse altitude n'ont pas livré de *Ctenophthalmus* spécifique. Dans les Alpes, où l'hôte et le parasite sont relativement communs, la capture la plus basse de *Ctenophthalmus nivalis* semble être celle que nous avons faite à Pelvoux (Hautes-Alpes) vers 1 250 m. De nombreux *M. nivalis*, capturés en divers points entre 1 000 et 1 100 m environ, n'hébergeaient pas cette puce.

— *Ceratophyllus lunatus* Jordan et Rothschild (4) est spécifique de l'hermine, *Mustela erminea*. Espèce boréale, ce parasite ne subsiste plus, dans nos régions, que dans des îlots-refuges d'altitude. Sa répartition est continue dans la zone arctique ou subarctique ; plus au sud, elle manque totalement au niveau de la grande plaine européenne, mais réapparaît sous forme de rares taches dans les Alpes suisses et françaises. En ce qui concerne notre pays, elle n'est connue qu'en trois points situés respectivement à 1 870, 2 100 et 2 300 m (Bonneval-sur-Arc, Savoie ; Allos, Basses-Alpes ; Valloire, Savoie). Son hôte, par contre, se rencontre jusqu'au niveau de la mer.

(2) Ceci semble être également valable en Tchécoslovaquie (Hůrka, 1963).

(3) Cette dernière référence : Heim de Balsac, *in litt.* 7-68.

(4) Si l'on peut parler de spécificité stricte pour cette puce, il ne s'agit pas de spécificité phylogénique puisque, pratiquement, c'est là le seul *Ceratophyllus* parasite de mammifère, les autres (plus de 50 espèces et sous-espèces) vivent dans les nids d'oiseaux.

II. — CAS DES SIPHONAPTÈRES A SPÉCIFICITÉ LARGE :

Non seulement ces insectes ont une plus grande plasticité dans le choix de leurs hôtes (*Hystrichopsylla talpae*, par exemple, se rencontre en France, sur près de 20 espèces), mais aussi, souvent, une large dispersion en latitude et en altitude (du plateau scandinave à la Méditerranée, de 0 à 2 000 m environ pour l'espèce déjà citée). Toutefois, certains facteurs climatiques sont favorisants ou même indispensables. C'est ainsi que dans les Pyrénées-Orientales ou les Alpes-Maritimes, régions privilégiées où l'on passe en quelques kilomètres d'un étage alpin à un étage méditerranéen type, l'on voit d'abord, de haut en bas, disparaître *Hystrichopsylla*, puis diminuer les *Ctenophthalmus* (*sensu* *sto*) qui perdent peu à peu leur caractère d'élément dominant de la faune pulicidienne (5). Finalement, dans certaines zones à hygrométrie particulièrement faible, ils disparaissent pour être remplacés par des genres d'origine paléarctique orientale ou orientale (*Leptopsylla* ou *Nosopsyllus*) pour qui le facteur humidité est d'importance secondaire.

Dans notre pays, et pour n'envisager que les puces de Mammifères, c'est essentiellement aux deux genres premiers cités qu'appartiennent les puces de cette catégorie. Le genre *Hystrichopsylla* étant monospécifique dans la région paléarctique occidentale ne pose pas ici de problème particulier. Les *Ctenophthalmus*, par contre, avec près de soixante espèces pour cette même région, dont douze pour la France, soulèvent un nouvel aspect du problème : celui de la compétition interspécifique (6).

Nous voulons ici exposer d'abord les faits, c'est-à-dire la répartition actuellement connue des espèces qui nous occupent, puis, à défaut d'explication, montrer quelles hypothèses concernant la biogéographie et l'éthologie peuvent en être tirées.

Répartition des *Ctenophthalmus s. sto* à spécificité large

Trois sous-genres de *Ctenophthalmus* se rencontrent en France : *Ctenophthalmus s. sto* Kolenati, *Euctenophthalmus* Wagner et *Mediostenophthalmus* Hopkins et Rothschild. Certaines espèces, les moins nombreuses, sont à spécificité stricte (7), les autres montrent un plus ou moins large éventail d'hôtes. Ce sont celles qui présentent une spécificité écologique.

Si l'on considère l'ensemble des *Ctenophthalmus* (*s. lato*) français, on constate d'emblée l'existence de deux groupes : certaines espèces cohabitent et leurs aires se superposent, au moins en partie, les autres semblent s'exclure et si leurs zones de

(5) Tout au moins en été. Nous n'avons pas de prélèvements hivernaux de ces zones.

(6) Nous n'envisageons pas ici le problème de la répartition et des interférences des sous-espèces à l'intérieur d'un taxon donné. Ceci a d'ailleurs été étudié par Jordan (1938), Rothschild et Smit (1955) et Peus (1950 et 1966). Toutefois, nous ne pouvons suivre ce dernier auteur lorsqu'il regroupe dans le complexe *Agyrtus* des espèces aussi différentes que *arvensis* et *apertus*. Les rassembler, c'est utiliser une autre échelle de valeurs taxonomiques et, pratiquement, remplacer sous-genre par *Superspecies*.

(7) Ce terme de spécificité stricte va ici recouvrir deux cas très différents. Parmi les *Ctenophthalmus s. sto.*, par exemple, une espèce, *solutus*, est strictement inféodée au genre *Apodemus* (rongeur, muridé), une autre, *bisectodentatus*, à *Talpa europaea* (insectivore, talpidé). Lequel est phylogénique ? Celui où l'hôte parasite est le plus « primitif », l'insectivore ? mais alors pourquoi les autres insectivores, à l'inverse des rongeurs, sont-ils de si mauvais hôtes pour les *Ctenophthalmus s. sto.* ?

répartition sont au contact l'une de l'autre, le chevauchement des deux espèces est généralement très étroit ou, le plus souvent, pratiquement inexistant. Nous n'avons personnellement aucun exemple formel d'une superposition de deux de ces puces sur une bande excédant quelques centaines de mètres.

Les représentants des sous-genres *Medio-* et *Euctenophthalmus* ne semblent pas compétitifs avec les espèces d'un autre sous-genre (ou groupe *sensu* Smit, 1963), y compris les *Ctenophthalmus s. sto* et *vice-versa* évidemment. Nous n'avons, malheureusement, que des données encore fragmentaires sur ces espèces et nous n'étudierons pas leur répartition comparée ici. Il paraît vraisemblable qu'il existe une compétition interspécifique à l'intérieur de ces sous-genres.

Chez les *Ctenophthalmus s. sto*, les espèces spécifiques telles *solutus* et *bisocodentatus* « tolèrent » tous les membres du genre. Il est sans intérêt pratique de savoir si *solutus* et *bisocodentatus* peuvent cohabiter, puisque leurs hôtes sont différents (*Apodemus* et *Taipa europaea* respectivement).

Des cinq autres espèces, toute à spécificité écologique, trois seulement sont largement répandues et ont fait l'objet de très nombreuses captures : il s'agit de *C. agyrtes*, *C. nobilis* et *C. arvernus* (8). Pour autant que nous puissions l'affirmer à la lumière des prélèvements effectués, ces trois puces semblent fortement compétitives entre elles. En fait, s'il nous est arrivé de capturer deux de ces trois espèces au même endroit, exceptionnellement sur le même hôte, des piégeages faits à quelques centaines de mètres en-deçà ou au-delà ne donnaient que l'une ou l'autre.

Les deux dernières espèces *C. andorrensis* et *C. apertus* sont encore mal connues. La première semble se comporter comme une espèce compétitive. La seconde, bien que sans spécificité stricte, se rattache peut-être aux espèces non compétitives telles que *solutus*, à moins que sa répartition actuelle ne soit plus faite que d'îlots relictés disséminés.

1° *Ctenophthalmus agyrtes* (Heller).

Représenté en France par cinq sous-espèces ou formes (*impavidus*, Jordan 1928 ; *provincialis*, Rothschild 1910 ; *verbanus*, Jordan et Rothschild 1920 ; *sardiniensis*, Ioff 1928 et *sapaudianus*, Beaucournu 1963), *C. agyrtes* colonise toute la partie de notre pays situé au nord-est d'une ligne Granville-Nîmes, à l'exclusion du nord du Massif Central et peut-être de quelques départements du Centre.

Du nord au sud, nous le connaissons des départements suivants : Nord, Pas-de-Calais, Somme, Seine-Maritime, Oise, Aube, Meuse, Meurthe-et-Moselle, Moselle, Bas-Rhin, Haut-Rhin, Calvados, Eure, Seine-et-Oise, Seine-et-Marne, Orne, Eure-et-Loir,

(8) Rothschild et Smit (1955) considèrent le mulot comme hôte primitif des deux premières espèces. Ils s'appuient sur des arguments paléontologiques et biogéographiques : le mulot seul rongeur représenté dans certaines îles de Grande-Bretagne y aurait amené sa puce *Ctenophthalmus nobilis*. Un cas analogue se rencontre à Ouessant avec la même espèce, en Sardaigne et en Corse avec *C. agyrtes*, mais à l'heure actuelle, il n'est pas possible, à notre avis, de voir un hôte préférentiel pour l'une de ces puces. A Belle-Ile d'ailleurs, où l'on rencontre à la fois *Apodemus* et *Clethrionomys* (mais pas d'autre microtidé), ce dernier prédomine très nettement et *C. nobilis* abonde.

Yonne, Côte-d'Or, Haute-Saône, Doubs, Sarthe, Loir-et-Cher, Indre-et-Loire, Loiret, Rhône, Ain, Haute-Savoie, Isère, Savoie, Loire, Ardèche, Drôme, Hautes-Alpes, Gard, Basses-Alpes, Var, Alpes-Maritimes, Corse (9).

La répartition de *C. agyrtes* en France est continue. Cette puce colonise complètement toute la moitié nord-est, atteignant à l'ouest la Sarthe et le sud de l'Orne, évitant vers le Centre la région des Puys, occupant toutes les Alpes jusqu'à la Méditerranée. Vers le sud elle franchit le Rhône et se rencontre en Ardèche et dans le Gard. Le nord-est jusqu'au Rhône est occupé par *impavidus*, la région alpine, le couloir rhodanien et la Provence par *provincialis*; *sapaudianus* forme une enclave au sud du Léman; *verbanus* n'est encore connu avec certitude, en France, que dans la région de Tende. La Corse, enfin, est colonisée par *sardiniensis*.

Pour compléter cette silhouette de la répartition de l'espèce, il faut noter que Peus (1950, 1966) fait dériver les multiples sous-espèces de *C. agyrtes* d'une forme hypothétique intermédiaire entre *C. a. agyrtes* et *C. a. impavidus*: ceci indique, compte tenu de la répartition actuelle de ces formes, un centre de dispersion de l'espèce en Europe centrale ou centro-occidentale (10). A partir de là, elle se serait étendue dans toutes les directions en se diversifiant, l'une des formes extrêmes étant *provincialis* du couloir rhodanien. L'extension de *C. agyrtes* dans l'Ouest fut vraisemblablement postérieure à la colonisation des Iles britanniques par *C. nobilis*, puisqu'aucune autre espèce que celle-ci n'y est trouvée. Ceci peut être également étayé par le fait que *C. nobilis* maintient, par contre, plusieurs enclaves enserrées par *C. agyrtes*. Il s'agit des populations de *C. nobilis nobilis* trouvées en altitude (1 100-2 000 m), en Haute-Savoie (Beaucournu, 1964), puis dans le canton de Vaud (Smit, 1966), également en altitude (1 100-1 200 m) et, enfin, tout récemment, en Isère, aux environs de Grenoble, vers 1 100 mètres (11).

Hors de France, *C. agyrtes* est le seul *Ctenophthalmus s. sto* européen, sans endémisme étroit, ni spécificité stricte. Il est répandu du nord au sud de l'Europe, de la Russie à la France, qui constitue sa limite occidentale. Il n'existe ni dans les îles britanniques, ni dans la péninsule ibérique.

2° *Ctenophthalmus nobilis* (Rothschild).

Trois sous-espèces sont connues, toutes les trois présentes en France (*nobilis*, *vulgaris* Smit 1955 et *dobyi* Beaucournu 1962). *C. nobilis* a, à l'heure actuelle, dans notre pays, plusieurs aires de répartition disjointes. Elle est connue en outre de Grande-Bretagne, d'Irlande, de Suisse et d'Espagne.

(9) Le Docteur Lumaret a bien voulu nous faire savoir qu'il possédait un mâle de cette espèce provenant de Saint-Péran (Ille-et-Vilaine); de multiples piégeages faits pas nous-même dans cette région, et à Saint-Péran en particulier, n'ont livré que *C. arvernus*.

(10) On peut souligner que dans cette même région M^{me} Durette-Desset (1967), s'appuyant sur l'évolution des Nématodes Heligmosomes, voit le berceau des hôtes fondamentaux de ces vers, les Microtidés.

(11) Par notre collègue et ami le Dr Gilot à qui nous sommes très reconnaissant de ses multiples et intéressantes captures.

Nous la connaissons des départements et îles suivants (12) : *Guernesey*, *Jersey*, *Manche*, *Calvados*, *Orne*, *Ouessant*, *Finistère*, *Côtes-du-Nord*, *Ille-et-Vilaine*, *Belle-Ile-en-Mer*, *Morbihan*, *Mayenne*, *Sarthe*, *Loire-Atlantique*, *Noirmoutier*, *Maine-et-Loire*, *Indre-et-Loire*, *Vienne*, *Puy-de-Dôme*, *Haute-Loire*, *Isère*, *Haute-Savoie*, *Oléron*, *Charente-Maritime*, *Charente*, *Ardèche*, *Lozère*, *Aveyron*, *Pyrénées-Orientales*.

C. nobilis nobilis se rencontre essentiellement en France dans une zone limitée approximativement par Royat (Puy-de-Dôme), Tournon (Ardèche), Meyrueis (Lozère). Les captures faites aux environs de Grenoble (Isère) établissent un premier jalon vers les populations repérées en Haute-Savoie et en Suisse : il faut remarquer que dans ces trois gîtes alpins et jurassiens, *C. nobilis* et *C. agyrtes* cohabitent réellement sans qu'aucune explication puisse être fournie à ces exceptions à la règle de non coexistence entre ces deux espèces.

Une dernière association particulièrement intéressante vient de nous être révélée : nous avons identifié dans une petite série de prélèvements provenant du Nord Cotentin (St-Vaast-La-Hougue et Gatteville), des représentants typiques de *C. n. nobilis* cohabitant avec des *C. n. vulgaris* (13). C'est à la verticale de ces gîtes que s'arrête en Grande-Bretagne l'extension de la forme type et qu'elle est remplacée par *C. n. vulgaris*.

C. nobilis vulgaris, qui se partage avec *C. n. nobilis* les îles britanniques dont elle colonise surtout les côtes ouest, alors que la forme type se rencontre essentiellement sur les côtes est, occupe, d'après nos relevés, deux, et non pas une, zones de France de l'ouest. Non seulement, ces deux zones semblent isolées l'une de l'autre, mais encore elles sont, apparemment, coupées de la population type du Massif central. Au nord-ouest, *C. nobilis vulgaris* entre en contact avec *agyrtes*, dans tous les autres secteurs, avec *arvernus*.

Le nord-est de la Sarthe, le nord de la Mayenne, le Cotentin et la partie ouest des départements normands y compris les îles de Jersey et de Guernesey, une frange côtière de 20 à 40 km de large, allant du Mont-Saint-Michel à la pointe nord de la Bretagne, y compris l'île d'Ouessant, tout cela constitue, dans nos relevés actuels, l'aire de la population nord de *C. nobilis vulgaris*. Crozon et la pointe sud de la Bretagne sont occupés par *C. arvernus*, qui colonise également et exclusivement toute la région centrale de la péninsule armoricaine. *C. n. vulgaris* réapparaît en Bretagne, cette fois sur la côte sud, quelque part aux environs de Lorient et est de nouveau la seule espèce rencontrée sur une bande côtière, apparemment plus étroite (10 à 20 km), jusqu'en Vendée. Les îles de Belle-Ile et de Noirmoutier sont également habitées par cette puce. Nos piégages sont beaucoup plus dispersés vers le sud. Les quelques sondages effectués (Ile d'Oléron et Meschers, en Charente-Maritime) fournissent seulement cette forme ; cela correspond d'ailleurs aux données de Jordan (1931) qui la signale aux environs de Ruffec (Charente) où, en un point, elle paraît cohabiter avec *C. arvernus*. Elle est également connue de Lignières-Sonneville (cf. note infrapaginale 12).

(12) Nous citons à part les îles côtières (en caractères italiques) en raison de leur intérêt biogéographique. Notons, en outre, que la mention de cette sous-espèce à Lignières dans le Cher (Rothschild et Smit, 1955, Hopkins et Rothschild 1966) est erronée. Il s'agit, en fait de Lignières-Sonneville en Charente. C'est l'étude de la répartition de cette puce qui nous a permis de soupçonner ce lapsus. M^r F.G.A.M. Smit a bien voulu confirmer cette opinion (*in litt.* 4-V-70).

(13) Nous remercions vivement notre ami Marc Giret de ces captures.

Toute la région comprise entre Loire et Massif-Central mériterait une plus ample étude. *C. arvernus* occupe toute la Loire-Atlantique non côtière et est connue d'un prélèvement en Indre-et-Loire (Luynes) et d'un autre en Loir-et-Cher (Montrichard). Par ailleurs, cinq points intermédiaires [Varennes-sur-Loire et Allones au nord de la Loire, Saint-Florent-le-Vieil, le Coudray-Macouard au sud (Maine-et-Loire), Richelieu (Indre-et-Loire)] livrent de nouveau *C. n. vulgaris* (14).

C. nobilis dobyi n'est, jusqu'à présent, connu en France que de la haute vallée du Tech (Pyrénées-Orientales) et du système orographique dont elle dépend. Nous avons également signalé cette forme sur le versant espagnol des Pyrénées.

3° *Ctenophthalmus arvernus* Jordan.

La répartition de *C. arvernus* est exclusivement française et ibérique. Cette espèce est actuellement considérée comme monotypique ; toutefois, la découverte de *C. baeticus boisseui* Beaucornu, 1967, en Espagne, nous avait amené à supposer une filiation encore plus étroite que celle envisagée par Smit (1963) entre *baeticus* et *arvernus*. Il est possible que *C. baeticus* soit l'espèce type avec deux sous-espèces connues, *boisseui* et *arvernus*, seule cette dernière étant française.

Nous connaissons cette puce des départements suivants (aucune île ne nous l'a encore livrée) :

Finistère, Côtes-du-Nord, Ille-et-Vilaine, Mayenne, Indre-et-Loire, Loir-et-Cher, Morbihan, Loire-Atlantique, Vendée, Maine-et-Loire, Allier, Puy-de-Dôme, Haute-Vienne, Charente, Dordogne, Corrèze, Cantal, Ardèche (11), Lozère, Gard, Aveyron, Tarn, Lot-et-Garonne, Landes, Haute-Garonne, Aude, Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées, Ariège, Pyrénées-Orientales. Elle est également connue d'Andorre.

La répartition de cette espèce comble très exactement les zones laissées inoccupées par *C. agyrtes* et *C. nobilis*.

Nous rappelons qu'elle occupe le centre de la péninsule armoricaine, n'atteignant la côte que du Cap Sizun aux environs de Lorient. Vers l'intérieur du pays, *C. arvernus* occupe également la moitié sud de la Mayenne, le sud-ouest de la Sarthe et la presque totalité du Maine-et-Loire au nord de la Loire. De même, c'est cette espèce que nous trouvons dans la partie ouest du Massif central (de l'Allier au Gard en passant par la Haute-Vienne, la Charente, la Dordogne, la Corrèze, le Cantal, l'Aveyron). Vers le centre du Massif central, elle est connue des environs du Sancy en de nombreux points. Enfin tout le bassin hydrographique de la Garonne, y compris les Pyrénées, fait partie

(14) Il nous paraît difficile de croire que la répartition actuelle des différentes sous-espèces de *C. nobilis* ait été conditionnée par les seuls facteurs climatiques. Rothschild et Smit (1955), puis Claassens et O'Rourke (1966), notent qu'en Grande-Bretagne, les centres de distribution de *C. n. nobilis* correspondent largement avec les zones de pluviosité minimales, de plus haute moyenne de température et avec les plus basses altitudes : *C. n. nobilis* n'a jamais été trouvé au-dessus de 1.500 pieds. *C. n. vulgaris* est présent dans les régions ayant un maximum de pluviosité et la plus basse moyenne de température ; il est fréquemment trouvé à relativement haute altitude. Il faut, en effet, constater à l'encontre de cette hypothèse, que l'on trouve en France *C. n. nobilis* dans des régions d'altitude, froides et humides, et *vulgaris* en plaine dans des zones comparativement plus chaudes et moins arrosées.

de son territoire (sauf la partie toute orientale de la chaîne occupée par *C. nobilis* et *C. andorrensis*). *C. arvernus* passe sur le versant espagnol qu'il colonise de Puigcerda au Pays Basque. Il a été capturé plus vers l'intérieur de la péninsule, dans la province de Santander : rappelons que là, il côtoie *C. baeticus* (type et *b. boisseaui*).

4° *Ctenophthalmus andorrensis* Smit.

Cette espèce très mal connue est d'une grande importance phylétique car elle semble étroitement apparentée à *agyrtes*, *nobilis*, *hispanicus* et *apertus*. Elle fut décrite d'Andorre, retrouvée en France (Beaucournu et Rault, 1962), puis en Espagne (province de Burgos, Beaucournu, 1967).

Elle n'est encore connue que d'un seul département français (Pyrénées-Orientales). Elle y semble assez localisée.

5° *Ctenophthalmus apertus* Jordan et Rothschild.

C. apertus a la même répartition générale que les deux précédents : France et Péninsule Ibérique.

Cinq sous-espèces sont connues : *apertus* (couloir rhodanien et Aude), *gilcolladoi* Wagner 1938 (Espagne : provinces de Madrid et de Ségovia), *allani* Smit 1955, très curieusement décrite à partir de deux lots de matériel, l'un espagnol (province de Santander), l'autre français (Yonne), et deux sous-espèces du sud-ouest ibérique en cours de description (Beaucournu, 1971).

En dehors de l'Yonne, *C. apertus* est actuellement connu en France des départements suivants (forme type) : Loire (11), Drôme, Gard, Bouches-du-Rhône, Basses-Alpes et Aude.

Discussion.

L'Europe occidentale, et en particulier la France, est donc habitée par un certain nombre d'espèces de *Ctenophthalmus* s. s. qui, en règle générale (il suffit, pour s'en assurer, de consulter les cartes ci-jointes), ont des aires de répartition contiguës mais ne se superposant pas (15).

Certes, quelques apparentes exceptions sont connues. Jordan (1931), Hopkins et Rothschild (1966), citent des environs de Poitiers (Vienne) et de Ruffec (Charente), sans préciser s'ils cohabitaient, *C. arvernus* et *C. nobilis*. En 1938, Jordan, à Bagnoles-de-l'Orne (Orne), trouve dans deux biotopes mitoyens *C. nobilis* et *C. agyrtes*. Rothschild et Smit (1955) signalent à Reux (Calvados), la capture, au même endroit sur deux hôtes différents, de ces deux mêmes espèces. Enfin, Smit (1960) cite d'une commune d'Andorre, Las Escaldas, *C. arvernus* et *C. andorrensis* ; toutefois, la date de capture est différente.

(15) *C. apertus*, trop mal connu, ne sera pas réenvisagé ici.

De notre côté, nous avons piégé, ou récolté des nids de micromammifères, dans plus de 450 communes réparties dans 70 départements. Nombre de ces communes ont livré plusieurs centaines de Siphonaptères. A ce jour, environ 1 300 *Ctenophthalmus agyrtes*, 3 000 *C. nobilis* et près de 4 000 *C. arvernus* ont été récoltés, pour ne citer que les principales espèces. En dehors des exceptions déjà signalées, et actuellement sans explication (présence dans le même gîte de *C. agyrtes* et *C. nobilis*, dans les Alpes et le Jura), nous ne connaissons dans nos relevés que cinq cas de cohabitation, c'est-à-dire présence de deux de ces *Ctenophthalmus* dans les parasites récoltés au cours de piégeages dans un biotope donné (deux fois *C. agyrtes* et *C. nobilis*, trois fois *C. arvernus* et *C. nobilis*). Deux fois seulement nous avons noté la présence simultanée de deux espèces sur le même hôte, alors qu'environ 5 000 micromammifères terrestres ont été examinés.

Dans tous les cas cités, qu'ils soient bibliographiques ou personnels, on peut, de toutes manières, constater que les points de capture sont à la limite des répartitions de deux espèces géographiquement voisines. Cela donc ne vient pas s'opposer à notre thèse et si, au sens littéral, on peut admettre que ces espèces sont en certaines zones de leur répartition « sympatric » (Hopkins et Rothschild, 1966), elles n'en cohabitent donc pas pour autant en général.

Quelques cas précis, repris dans les répartitions que nous venons de donner, permettront, sans doute, de mieux mettre en relief ce fait curieux.

Le département des Pyrénées-Orientales offre l'un des exemples les plus frappants dans l'état actuel de nos connaissances.

Toute la partie du département où l'influence altitudinale est nette est colonisée par *C. arvernus*; la partie méditerranéenne (sauf certaines vallées trop sèches semble-t-il pour des *Ctenophthalmus s. sto.*, comme celle de la Baïllaurie) est habitée par *C. andorrensis*. Toutefois, la haute vallée du Tech, et le système orographique dont elle dépend, forme la seule enclave française de *C. nobilis dobyi*. Cette forme descend jusqu'aux environs d'Amélie-les-Bains. Elle est remplacée à très basse altitude, juste avant Céret, par *C. andorrensis*. Aucun piégeage n'a encore livré une population mixte. On ne peut toutefois, pour généraliser, voir ici l'influence obligatoire du climat, puisque *andorrensis* est par ailleurs connue d'Andorre à relativement haute altitude où elle côtoie *arvernus*.

Un autre exemple est fourni dans l'ouest et particulièrement en Bretagne. Comme nous l'avons déjà dit plus haut, les côtes et toutes les îles prospectées (Jersey, Guernesey, Ouessant, Belle-Ile, Noirmoutier, Oléron) sont habitées par *C. nobilis* alors que *C. arvernus* occupe le centre de la Bretagne. Il serait tentant d'y chercher l'influence, sur les larves par exemple, du climat marin et de distinguer des « espèces halophiles ». Malheureusement, la pointe sud de la Bretagne et une portion de la côte sud d'une centaine de kilomètres n'est habitée, ainsi que nous l'avons dit que par *C. arvernus*.

Il faut également de nouveau souligner les exceptions connues : les gîtes alpins et jurassiens de *C. nobilis*. Alors que dans tout le reste de son aire de répartition cette puce semble exclure totalement tout autre *Ctenophthalmus* vrai à spécificité

CARTE 1. — Prélèvements dans l'ouest de la France des trois *Ctenophthalmus* s. str. à spécificité large

écologique, nous voyons ici *C. nobilis* et *C. agyrtes* cohabiter réellement. Notons, par ailleurs, que, pour autant qu'on puisse l'affirmer, les stations alpines de *C. nobilis* font l'effet de zones relictées : leur étendue géographique est faible et elles ne sont certainement pas réunies les unes aux autres.

APPORTS DE LA RÉPARTITION A LA BIOGÉOGRAPHIE.

Nous pensons que la carte des répartitions ainsi dressée, aussi incomplète qu'elle soit, peut apporter quelques données à la biogéographie de ces insectes.

En effet, à l'heure actuelle, les aires connues sont les suivantes :

C. agyrtes est une puce largement répandue dans toute l'Europe, ayant pris naissance sans doute en Europe centrale ou centro-occidentale (Peus, 1966). Toutefois, il ne colonise schématiquement que la moitié est de la France. Il n'est pas connu des Iles britanniques, ni de la Péninsule ibérique.

C. nobilis occupe une partie du Massif central, une partie de l'ouest français, les Iles britanniques et toutes les îles côtières prospectées dans la Manche et l'Atlantique. Des colonies isolées (appartenant à la forme type) sont connues des Alpes françaises et du Jura Suisse, et enfin, une sous-espèce sans doute essentiellement espagnole est connue d'une région très limitée des Pyrénées.

C. arvernus appartient à un groupe d'espèces méditerranéennes dont deux sont connues dans la Péninsule ibérique. Il occupe une partie de l'Espagne du nord, pratiquement toutes les Pyrénées, le Midi français jusqu'au Rhône, toute la moitié ouest de la France (sauf les côtes, de l'embouchure de la Garonne à la Normandie). Il est à noter que *C. arvernus* est le *Ctenophthalmus* dominant de cette zone cantabrique d'où sont connus divers insectes, dont des Siphonaptères, dont la dispersion porte le nom de « répartition lusitanienne » : c'est-à-dire Iles britanniques et Péninsule ibérique. Or, *C. arvernus* n'est pas connu de Grande-Bretagne alors que *C. nobilis* est commun à ces deux pays.

Nous pensons que la répartition actuelle de ces *Ctenophthalmus* peut s'expliquer ainsi :

1° Apparition, sans doute dans le Massif central, de *C. nobilis* ; une période d'extension le conduit jusqu'en Ecosse, Irlande, Suisse et Espagne.

2° Une forme plus expansive d'Europe centrale, *C. agyrtes*, refoule vers l'ouest *C. nobilis*, laissant toutefois quelques enclaves alpines.

3° *C. arvernus* qui est apparu en Espagne, s'étend et passe les Pyrénées, puis entre en compétition avec *C. nobilis* qui actuellement ne subsiste qu'en zones marginales et apparaît là encore comme une espèce relictée.

La datation de ces « invasions » est impossible, ce que nous décrivons comme une avance continue devant avoir subi des régressions temporaires au moment des glaciations.

CARTE 2. — Représentation schématique de la répartition actuelle de *Ctenophthalmus nobilis* et des invasions présumées de *C. agyrtes* et du groupe *arvernus*

LE PROBLÈME DE LA COEXISTENCE.

Que l'on admette ou non ces hypothèses de foyers d'expansion successifs, un fait demeure indiscutable : c'est que ces espèces, à l'heure actuelle, d'une façon générale, ne cohabitent pas. On doit donc admettre l'existence d'un ou plusieurs faits biologiques inhérents à ces espèces qui limitent dans l'espace leur répartition respective. La concurrence larvaire ne pouvant guère être envisagée (car elle s'effectuerait sans doute indistinctement entre toutes les espèces, y compris celle de la larve « agresseur »), il reste la compétition sexuelle.

Allan, cité par Humphries (1969), a montré que dans les nids de *Delichon urbica*, où plusieurs *Ceratophyllus* cohabitent, les cas d'hybridisme entre espèces différentes n'étaient pas rares. Dans notre travail de 1969 sur la tératologie des Siphonaptères, nous ne mentionnions aucun cas de ce type, mais, depuis, à partir de nids de divers oiseaux (*Delichon urbica*, *Ptyonoprogne rupestris*, *Phenicurus* sp., *Parus major*) nous avons obtenu un nombre assez important d'anomalies qui nous semblent confirmer ce fait.

Aucun exemplaire de *Ctenophthalmus* tératologique, malheureusement, ne vient d'une zone d'hybridation possible, alors que les quatre espèces dont nous avons particulièrement envisagé la répartition ici, *C. agyrtes*, *C. nobilis*, *C. andorrensis* et *C. arvernus* sont suffisamment voisines morphologiquement pour pouvoir s'accoupler. Holland (1955) et Humphries (1969) ont montré, en effet, la nécessité d'un ajustement précis des parties génitales entre mâle et femelle pour que la copulation ait lieu. On pourrait donc envisager des croisements interspécifiques stériles à la frontière de ces espèces, la plus abondante faisant lentement reculer l'autre. Les *Ctenophthalmus* appartenant à des sous-genres différents, morphologiquement trop dissemblables, ne peuvent s'accoupler et par suite cohabitent largement sans compétition, cela étant vérifié par la large superposition des aires de répartition entre, par exemple, *C. congener* Rothschild, 1907 et *C. agyrtes*.

Il ne nous semble pas que la cohabitation totale qui peut exister entre un *Ctenophthalmus* à spécificité large et un *Ctenophthalmus* très spécialisé, tel *C. bisoc-todentatus*, soit en opposition avec cette thèse. Le fait d'avoir un hôte électif dans le nid duquel il peut dominer est suffisant pour maintenir cette espèce en tout lieu où l'hôte est abondamment représenté.

ESPÈCES DU GENRE *Ctenophthalmus* SIGNALÉES DE FRANCE OU CITÉES DANS LE TEXTE

Sous-genre	Espèce	Sous-espèce	Auteur et date	Spécificité	Espèces « compétitives »	Observations
<i>Ctenophthalmus</i>	<i>agyrtes</i>	<i>impavidus</i>	Jordan, 1928.	E	+	Complexe <i>Agyrtes</i>
»	»	<i>provincialis</i>	Rothschild, 1910.	E	+	»
»	»	<i>sapaudianus</i>	Beaucournu, 1963.	E	+	»
»	»	<i>verbanus</i>	Jordan et Rothschild, 1920.	E	+	»
»	»	<i>sardiniensis</i>	Ioff, 1928.	E	+	»
»	<i>nobilis</i>	<i>nobilis</i>	(Rothschild, 1898).	E	+	»
»	»	<i>vulgaris</i>	Smit, 1955.	E	+	»
»	»	<i>dobyi</i>	Beaucournu, 1962.	E	+	»
»	<i>hispanicus</i>		Jordan, 1938.	?	?	»
»	<i>andorrensis</i>					»
»	<i>apertus</i>	<i>apertus</i>	Smit, 1960.	E	+	
»	»		Jordan et Rothschild, 1921.	E	?	
»	»	<i>gilcolladoi</i>	Wagner, 1939.	E	?	
»	»	<i>allani</i>	Smit, 1955.	E	?	
»	<i>arvernus</i>		Jordan, 1931.	E	+	Complexe <i>Arvernus</i>
»	<i>baeticus</i>	<i>baeticus</i>	Rothschild, 1910.	E	+	»
»	»	<i>boisseaui</i>	Beaucournu, 1967.	E	+	»
»	<i>solutus</i>	<i>solutus</i>	Jordan et Rothschild, 1920.	P	—	
»	<i>bisoctodentatus</i>	<i>bisoctodentatus</i>	Kolenati, 1863.	P	—	
»	»	<i>heselhausi</i>	(Oudemans, 1914).	P	—	
<i>Euctenophthalmus</i>	<i>assimilis</i>		(Taschenberg, 1880).	E (±?)	—?	
»	<i>congener</i>		Rothschild, 1907.	E (±?)	—?	
<i>Mediostenophthalmus</i>	<i>nivalis</i>		Rothschild, 1909.	E (±?)	—?	
»	<i>orphilus</i>		Jordan et Rothschild, 1923.	E (±?)	?	
»	<i>russulae</i>		Jordan et Rothschild, 1912.	?	?	

N. B. : Les sous-espèces ne sont citées que pour le sous-genre *Ctenophthalmus*.

LÉGENDE : E : spécificité large ou écologique ; P : spécificité étroite ou phylogénique ; + : espèce compétitive ; — : espèce non compétitive (voir le texte).

Bibliographie

- BEAUCOURNU (J.-C.), 1962. — Ectoparasites des Chiroptères de l'Ouest de la France. II. Siphonaptères. *Bull. Soc. Scient. de Bretagne*, 36, 315.
- , 1964. — A propos de quelques captures de puces du genre *Ctenophthalmus* Kolenati, rares ou peu connues. Présence en France de *C. solutus solutus* Jordan et Rothschild (1920) et de *C. bisectodentatus heselhausi* Oudemans (1914). *Ann. Par. hum. et comp.*, 39, 631.
- , 1967. — *Hystri-chopsyllidae* (Insecta, Siphonaptera) nouveaux pour la faune espagnole. Description de *Ctenophthalmus* (C.) *baeticus boisseai* ssp. nova. *Bull. Soc. Sc. de Bretagne*, 42, 241.
- , 1968. — Les Anoploures de Lagomorphes, Rongeurs et Insectivores dans la région paléarctique occidentale. *Ann. Par. hum. et comp.*, 43, 201.
- , 1968. — Catalogue provisoire des Siphonaptères de la faune française. *Ann. Soc. Entom. France*, 4, 615.
- , 1969. — Quelques cas de tératologie chez les Siphonaptères (Insecta). *Ann. Par. hum. et comp.*, 44, 173.
- , 1971. — Deux *Ctenophthalmus* nouveaux du sud-ouest ibérique (Siphonaptera, *Hystri-chopsyllidae*). *Bull. Soc. Entom. France*, 76, 155.
- et RAULT (B.), 1962. — Contribution à l'étude des Siphonaptères de mammifères dans la moitié orientale des Pyrénées. *Vie et milieu*, 13, 571.
- CLAASSENS (A. J. M.) et O'ROURKE (F. J.), 1966. — The distribution and general ecology of the Irish Siphonaptera. *Proc. Roy. Irish Acad.*, 64, 413.
- DURETTE-DESSET (M.-C.), 1967. — Evolution des Nématodes héligmosomes en rapport avec celle de leurs hôtes fondamentaux, les *Microtidae*. *C.R. Acad. Sc.*, 265, 1500.
- HEIM DE BALSAC (H.), 1955. — Caractères écologiques et répartitions inédits de quelques micromammifères dans le sud-est de la France. *C.R. Acad. Sc.*, 240, 238.
- et de BEAUFORT (F.), 1966. — Régime alimentaire de l'Effraie dans le Bas Dauphiné. Applications à l'étude des Vertébrés. *Alauda*, 34, 309.
- HOLLAND (G. P.), 1955. — Primary and secondary sexual characteristics of some *Ceratophyllinae*, with notes on the mechanism of copulation (Siphonaptera). *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 107, 233.
- HOPKINS (G. H. E.) et ROTHSCHILD (M.), 1966. — An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas : Vol. IV. *Hystri-chopsyllidae* (concluded). *British Museum (Nat. hist.)*, London, 549 pp.
- HUMPHRIES (D. A.), 1969. — Mating between subspecies of the sand-martin flea, *Ceratophyllus styx* Rothschild (Siphonaptera, *Ceratophyllidae*). *Entom. Mont. Mag.*, 104, 219.
- HURKA (K.), 1963. — Bat fleas (Aphaniptera, *Ischnopsyllidae*) of Czechoslovakia, II. Subgenus *Hexactenopsylla* Oud., genus *Rhinolophopsylla* Oud., subgenus *Nycteridopsylla* Oud., subgenus *Dinycteropsylla* Ioff. *Acta Universitatis Carolinae, Biologica*, Vol. 1.

- JORDAN (K.), 1931. — Siphonaptera collected by Mr F.-J. Cox in France. *Nov. Zool.*, 36, 225.
- , 1938. — Where subspecies meet. *Nov. Zool.*, 41, 103.
- PEUS (F.), 1950. — Der Formenkreis des *Ctenophthalmus agyrtes* Heller (*Insecta, Aphaniptera*). *Syllogomena biologica. Festschrift Kleinschmidt*, 286.
- , 1966. — Intraspezifische Evolution und Randverbreitung bei Flöhen (*Insecta Siphonaptera*). *Zool. Anzeig.*, 177, 50.
- ROTHSCHILD (M.) et SMIT (F. G. A. M.), 1955. — Two new subspecies of fleas from the British Isles with a discussion of their distribution. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 107, 347.
- SMIT (F. G. A. M.), 1960. — Records of Siphonaptera from the Pyrenees, with the description of a new species. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.*, 29, 11.
- , 1963. — Species-groups in *Ctenophthalmus* (*Siphonaptera: Hystrichopsyllidae*). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entom.*, 14, 105.
- , 1966. — *Insecta helvetica. 1: Siphonaptera*. Schweiz. Entom. Gesellschaft. ed. Lausanne, 107 pp.
-