NOTES SUR LA SPÉCIFICITÉ ET L'ÉCO-ÉTHOLOGIE DES PUCES D'OISEAUX AUX ILES KERGUELEN (INSECTA; SIPHONAPTERA)

O. CHASTEL*, J. C. BEAUCOURNU**

RÉSUMÉ

Treize des 35 espèces d'oiseaux nicheuses aux Kerguelen sont avec plus ou moins de fréquence parasitées par deux espèces de puces : *Notiopsylla k. kerguelensis* (Taschenberg, 1880) (Pygiopsyllid) et *Parapsyllus heardi* (Rhopalopsyllid) De Meillon, 1952.

La répartition générale de ces parasites est donnée ainsi que les hôtes concernés dans ces îles; la liste de ces oiseaux est discutée.

Quelques données sont fournies concernant la phénologie; l'éco-

logie de *Parapsyllus* montre des faits inédits intéressants : adaptation de la larve à vivre sur les poussins d'au moins 2 procellariidés (*Halobaena caerulea* et *Pachyptila belcheri*), comme cela est connu pour *Glaciopsyllus antarcticus* (Cératophyllid), puce endémique de l'Antarctique sur *Fulmarus glacialis*, également un procellariid; adaptation de l'imago à vivre longtemps sur son hôte (plus de 7 jours), dans des conditions de vie pélagique.

SUMMARY : Specificity and eco-ethology of birds fleas in Kerguelen Islands.

Thirteen of the 35 breeding bird species of Kerguelen Islands are, more or less, parasitized by two species of fleas: *Notiopsylla k. kerguelensis* (Taschenberg, 1880) (Pygiopsyllid) and *Parapsyllus heardi* (Rhopalopsyllid) De Meillon, 1952.

A general review of the distribution of these parasites and their hosts is given and a check-list of the parasitized species of birds is discussed, for these Islands.

Some data concerning phenology of the two species of fleas

are available. *Parapsyllus* ecology revealed interesting aspects: the ability of larvae to live in the down of chicks (*Halobaena caerulea* and *Pachyptila belcheri*) as it has been shown for *Glaciopsyllus antarcticus* (Ceratophyllid) an endemic flea from Antarctica found on another procellariid, *Fulmarus glacialis*; the ability of imago to survive on adult birds foraging on pelagic areas for long periods (up to 7 days).

Les puces d'oiseaux sont toutes des espèces essentiellement nidicoles. En dépit de la riche avifaune nicheuse de l'Archipel des Kerguelen (48° 27 à 50° S-68° 27 à 70° 35 E), 35 espèces regroupant de 6 500 000 à 10 925 000 couples (Weimerskirch et coll., 1989), peu de choses sont connues sur les ectoparasites hématophages de ces oiseaux. Nous pensons que c'est une fâcheuse lacune, lacune qui peut être préjudiciable car il est bien établi à l'heure actuelle que par la spoliation sanguine, comme par leur rôle vecteur (hémospories, bactéries, virus, ...), l'impact de ces arthropodes peut être important dans l'équilibre des populations aviaires et en particulier celles des oiseaux marins, grégaires (Chastel et coll., 1987; Duffy, 1983; Duffy, 1991; Monnat et Thomas, 1981; Mykytowicz et Hesterman, 1957; ...).

Nous ferons ici le point, après deux séjours effectués par l'un de nous (O. C.) aux Kerguelen, de ce qui est connu sur les Siphonaptères d'oiseaux dans cet archipel.

Des 35 espèces nicheuses, donc hôtes potentiels, 13 (tableau I) ont livré des siphonaptères; une autre, *Diomedea melanophrys* a été reconnue richement infestée, mais les prélèvements n'ont pu être faits.

Par contre, un certain nombre d'oiseaux se sont révélés, lors de nos études, régulièrement négatifs. Ce sont *Chionis minor*, *Catharacta lonnbergi*, *Larus dominicanus*, *Phalacrocorax verrucosus*, *Sterna* spp. et *Aptenodytes patagonicus*, ce dernier n'ayant d'ailleurs pas de nid, mais un simple territoire d'incubation. Quant à la négativité de *Chionis*, elle est curieuse et regrettable cet hôte étant, en dehors d'un anatidé, le seul oiseau « terrestre » des Kerguelen et donc d'un intérêt particulier; il faut toutefois préciser qu'à notre connaissance aucun des 2 *Chionis* (*C. alba* et *C. minor*) n'héberge de siphonaptères, alors que leur nid semblerait favorable au développement larvaire de ces parasites.

Les puces récoltées appartiennent à deux espèces représentant deux genres et deux familles, *Notiopsylla* Jordan et Rothschild, 1914 (Pygiopsyllid) et *Parapsyllus* Enderlein, 1903 (Rhopalopsyllid). Les espèces en cause sont bien représentatives de cette partie de l'hémisphère sud sans que l'on puisse affirmer que cette liste soit définitive (tableau II). On peut en effet, à titre d'exemple, rappeler qu'à la

* CEBC/CNRS, F 79360 Beauvoir-sur-Niort.

** Laboratoire de Parasitologie médicale, Faculté de Médecine, avenue du Professeur Léon-Bernard, F 35043 Rennes Cedex.

Accepté le : 4 septembre 1992.

Tirés à part : J. C. BEAUCOURNU, adresse ci-dessus.

TABLEAU I. — Oiseaux nicheurs aux Kerguelen associés à des Siphonaptères (avifaune d'après Weimerskirch et coll., 1989).

	<i>Notiopsylla</i> <i>k. kerguelensis</i>		<i>Parapsyllus</i> <i>heardi</i>	
	Biblio	Présent travail	Biblio	Présent travail
<i>Eudyptes chrysocome</i>			III	X
<i>Phoebastria palpebrata</i>			III	
<i>Macronectes giganteus</i>			III	
<i>Pterodroma macroptera</i>			III	
<i>P. lessoni</i>				X
<i>Halobaena caerulea</i>	III	X	III	X
<i>Pachyptila belcheri</i>		X		X
<i>Procellaria cinerea</i>	III			
<i>Garodia nereis</i>				X
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	I-II-III			X
<i>Phalacrocorax atriceps</i> <i>verrucosus</i>			III	
<i>Catharacta lonnbergi</i>			III	
<i>Larus dominicanus</i>			III	

Taschenberg, 1880 : I; Fuller, 1943 : II; Smit, 1957 : III.

Nouvelle-Amsterdam, le manchot *Eudyptes chrysocome* est parasité par *Parapsyllus longicornis* alors que *Diomedea chlororhynchos* et *Phoebastria fusca*, deux albatros, le sont par *P. senellarti* (Beaucournu et Rodhain, 1991). Il n'est donc pas impensable que l'inventaire siphonaptérologique des Kerguelen soit incomplet.

Notiopsylla kerguelensis kerguelensis

(Taschenberg, 1880)

Synonymie : *Pulex kerguelensis* Taschenberg; *Goniopsyllus kerguelensis* (Taschenberg), Baker 1905, Jordan et Rothschild, 1909; *Notiopsylla kerguelensis* (Taschenberg), Jordan et Rothschild 1914, Fuller 1943; *Notiopsylla kerguelensis kerguelensis* (Taschenberg), Smit 1979, Mardon 1981; *Notiopsylla kerguelensis kerguelensis* (Taschenberg), Fain et Beaucournu 1984 (émendation injustifiée).

Répartition : Les 6 taxa inclus dans le genre (4 espèces) sont tous de répartition australe et inféodés aux oiseaux :

bien qu'inconnus de l'Antarctique *stricto sensu*, ils ne semblent pas dépasser vers le nord la ligne de convergence subtropicale. Tous, sauf *N. k. kerguelensis*, paraissent endémiques de la sous-région néo-zélandaise (Smit, 1979).

N. k. kerguelensis fut récoltée en 1874-1875 par Eaton aux Kerguelen et décrite par Taschenberg en 1880; elle y est de nouveau signalée par Fuller (1943) sur du matériel en alcool daté de 1874 et provenant de la même expédition que celle de Eaton. Smit (1957) la retrouve dans les récoltes de Paulian effectuées en 1951 (Paulian, 1953a).

En dehors des Kerguelen, ce taxon est pratiquement circumpolaire (*carte 1*) : il est connu de l'île Heard (De Meillon, 1952), de l'île Macquarie (Smit, 1979), de l'île Campbell (Mardon, 1981), de l'île Auckland (Smit, 1979), de Georgie du Sud (Jordan et Rothschild, 1914), de l'île Marion (Fain, 1977 : Marian ou Mariannes, *lapsus calami* pour Marion, cf. Fain et coll., 1990; Mardon, 1981), des îles Crozet : île de la Possession (groupe oriental) (Mardon, 1981), île aux Cochons et île aux Pingouins (groupe occidental) (Beaucournu et Rodhain, 1991). Par contre, la citation de ce taxon aux îles Antipodes (Rothschild, 1895) concerne *N. enciari enciari* Smit, 1957 où il est en sympatrie avec *N. kerguelensis tenuata* Smit, 1979. De même, sa présence aux îles Snares (Smit, 1965) se réfère en fait à *N. peregrinus* Smit, 1979.

Spécificité : Les hôtes de *N. k. kerguelensis* sont assez variés : Procellariidés et Pélécanoïdés surtout, plus rarement Diomédeïdés. Les Sphéniscidés, par contre, ne sont pas parasités.

Smit (1979) pense que l'ancêtre de *Notiopsylla* fut, comme l'est *Geohollandia solida* (Pygiopsyllidé) puce de Nouvelle-Guinée et peut-être d'Australie, inféodé à des oiseaux terrestres. *N. e. enciari*, que cet auteur considère comme primitive, serait parasite du psittacidé *Cyanoramphus unicolor* (de même que *N. kerguelensis tenuata* Smit 1979), alors que *N. k. kerguelensis* qui en dérive est liée, nous l'avons vu, à des oiseaux pélagiques.

Les hôtes notés aux Kerguelen sont uniquement des Procellariidés et un pélecanoïdide :

— *Halobaena caerulea*, déjà noté par Smit (1957) et que nous avons retrouvé parasité : 25 exemplaires de *Notiopsylla* (le chiffre indique le total des captures, bibliographiques ou personnelles).

— *Pachyptila belcheri*, hôte nouveau (mais *P. desolata* est cité comme l'hébergeant à Macquarie et en Géorgie du Sud), est celui qui nous a livré avec le plus de régularité, bien qu'en très faible effectif, cette puce : 7 exemplaires. Rappelons que *Pachyptila* est très proche d'*Halobaena* (Bretagnolle, 1990).

— *Procellaria cinerea*, cité par Smit (*op. cit.*) : 1 exemplaire.

— *Pelecanoides urinatrix*, hôte-type (Taschenberg, 1880), mentionné de nouveau par Fuller (1943) et Smit (*op. cit.*) :

TABLEAU II. — *Siphonaptères d'oiseaux marins de l'Hémisphère sud de 0° à 90° de longitude Est.*

Répartition	Puces						Observations et précisions
	Glaciopsyllus antarcticus	Notiopsylla k. kerguelensis	Parapsyllus longicornis	Parapsyllus heardi	Parapsyllus senellarti	Parapsyllus humboldti	
Antarctique	★ B						
Ile Heard		B		★ B			
Ile Kerguelen		★ B I		B I			
Ile Bouvet							Aucune donnée publiée
Ile Marion		B		B			
Iles Crozet, groupe occidental		B					Ile aux Cochons Ile aux Pingouins
Iles Crozet, groupe oriental		B		B			Ile de la Possession
Ile Saint-Paul			★ B				
Ile Nouvelle-Amsterdam			B		★		
Afrique du Sud						B	Ile Jutten Ile Dassen

★ : *Terra typica*.
 B : Données bibliographiques ultérieures.
 I : Données inédites.

7 exemplaires. Nos recherches personnelles furent négatives en ce qui concerne *Notiopsylla*.

Écologie : Très peu de choses sont connues sur l'écologie de ce genre.

Le sex-ratio de la totalité des exemplaires de *N. k. kerguelensis* cités des Kerguelen (cf. *ante*), ou que nous y avons récoltés est de 0,87 (20 m., 23 f.)¹, chiffre classiquement observé chez les Siphonaptères.

Dans l'hémisphère boréal, les puces d'oiseaux sont en diapause de l'automne (septembre-octobre approximativement) au printemps, ou plus précisément au moment où les adultes nicheurs viennent soit réoccuper les nids, soit les explorer pour y prélever des matériaux. Ceci rompt la

1. Le total est inférieur d'un exemplaire à celui noté hôte par hôte : nous ne connaissons pas le sexe d'un des co-types de Taschenberg.

Carte 1. — Répartition connue de *Notiopsylla kerguelensis kerguelensis*; au : Auckland; ca : Campbell; cr. o : Crozet, groupe occidental; cr. or. : Crozet, groupe oriental; ge. s. : Géorgie du Sud; he : Heard; ke : Kerguelen; mq : Macquarie; ma : Marion).

diapause et entraîne l'émergence des imagos. Ce retour au nid des adultes est bien sûr variable avec le climat et l'espèce nicheuse : en Europe, par exemple, il peut s'étaler de janvier à avril-mai.

Compte tenu de l'inversion des saisons dans l'hémisphère austral, nous pouvons constater qu'effectivement aux Kerguelen les premiers imagos sont capturés en octobre, les derniers en mai. D'après les données de Weimerskirch et coll. (1989), la ponte des 3 principales espèces-hôtes commence, en moyenne, le 24 octobre pour *Halobaena caerulea*, le 13 novembre pour *Pachyptila belcheri* et le 16 pour *Pelecanoides urinatrix*. La diapause est évidemment rompue dès la fréquentation du terrier, soit nettement plus tôt : *Halobaena* les visite dès le 1^{er} septembre, *Pachyptila* dès le 3 octobre et *Pelecanoides* vers la mi-septembre.

La capture des adultes de *Notiopsylla* montre leur abondance (toutes données confondues) en octobre et en avril-mai avec une disparition quasi totale entre les deux. Le dernier pic provient, à l'exception d'un exemplaire, de captures effectuées dans des terriers d'*Halobaena caerulea*, seule espèce qui montre un retour post-nuptial des adultes au nid, précisément à cette époque : il correspondrait donc à une rupture de diapause et au démarrage d'une nouvelle génération : *Notiopsylla k. kerguelensis* serait une espèce bivoltine.

Mois	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Captures de <i>Notiopsylla</i>	0	19	0	1	0	0	0	19	5	0	0	0

Notons enfin qu'aucune des femelles examinées n'était ovigère ou montrait des preuves de copulation : sternite VII abîmé par l'appareil mâle, présence de spermatozoïdes dans la spermathèque. Aucune larve n'a été récoltée à l'inverse de celles de *Parapsyllus*.

Tous les hôtes cités pour les Kerguelen sont des oiseaux nicheurs en terriers, ce qui favorise le développement larvaire des puces par un microclimat tamponné puisque, suivant les sites et les espèces-hôtes, la profondeur du nid va aller de 1 à, éventuellement, plus de 2 m. Ceci pourrait expliquer l'absence de cette puce sur les Sphéniscidés (manchots) qui, ici, ne nichent pas en terrier : il s'agirait alors essentiellement d'une spécificité écologique. Toutefois l'existence d'une spécificité phylétique, ou imaginale, est hautement vraisemblable au vu des données de De Meillon (1952), de Murray et Vestjens (1967) ou de Smit (1979), *inter alia*.

Nous avons rappelé au début de cette note que les puces d'oiseaux étaient nidicoles, par opposition aux pilicoles (ou puces de fourrure) de nombreux mammifères. Il est bien évident que ceci est statistique et qu'un petit nombre de puces d'oiseaux peuvent se laisser transporter par leurs hôtes ce qui explique, en particulier, la très vaste répartition de *N. k. kerguelensis* comme l'a déjà souligné Smit (1957, 1979). Ceci est, peut-être, objectivé également par Jor-

dan et Rothschild (1914) qui citant les données de M. R. C. Murphy, leur collecteur, rapportent que celui-ci « trouve fréquemment ces puces dans le plumage de *Prion* (*Prion banksi* = *Pachyptila desolata banksi*) fraîchement tués... ». On manque malheureusement d'informations plus précises, en particulier s'ils furent abattus en mer ou à proximité de leurs terriers. Nous verrons, à propos de *Parapsyllus heardi*, de nouveaux éléments sur ce sujet. Quelques observations insistent sur la rareté des imagos récoltés sur les adultes (O'Mahony, 1949; Mehl, 1992 par exemple). Toutefois diverses méthodes, comme l'usage du chloroforme (Rothschild, 1952), la chaleur comme nous le verrons plus loin, montrent que cette absence, bien que souvent réelle, peut venir d'une difficulté de recherche d'un parasite agile et vélocé sur un hôte qu'il convient de ne pas maintenir trop longtemps en captivité.

Ectoparasites : Six femelles sur dix (mais aucun mâle sur cinq) montraient des hypopes de *Notiopsyllus segermanae* Fain 1977 (Acarina, Acaridé), Fain *det.* III.92.

Parapsyllus heardi De Meillon, 1952

Synonymie : *Parapsyllus magellanicus heardi* De Meillon; *P. m. heardi* De Meillon, Paulian 1953a, Smit 1957, Dunnet 1964, Murray 1964, ... (*non* Murray et Vestjens 1967, *err. det.*); *Parapsyllus magellanicus* Jordan, Smit 1964, Dreux 1978; *Parapsyllus heardi* De Meillon, Smit 1979.

Répartition : Le genre *Parapsyllus*, lié aux Oiseaux, est cantonné à l'Hémisphère sud et est particulièrement répandu de 30° à 60° de latitude.

La taxonomie des *Parapsyllus* ne semble clarifiée que depuis la monographie de Smit (1987). Toute identification antérieure à cette publication doit donc être tenue pour suspecte. Actuellement 21 taxa sont reconnus (Smit, 1987; Beaucornu et Rodhain, 1991).

Parapsyllus heardi appartient au groupe *longicornis*, sous-groupe *magellanicus* (Smit, *op. cit.*); en ne considérant que ce sous-groupe, 6 taxa y sont inclus, de distribution pratiquement circumpolaire. *P. heardi* a une répartition relativement limitée (*carte 2*) : île Heard (*terra typica*) (De Meillon, 1952; Dreux, 1978 *sub. nom P. magellanicus*); Smit 1987), îles Kerguelen (Smit, 1957), Archipel Crozet (groupe oriental) : île de la Possession (Beaucornu et Rodhain, 1991), île Marion (Smit, 1987). Par contre les citations de ce taxon concernant l'île Macquarie (De Meillon, 1952; Murray et Vestjens, 1967) sont à rapporter à *P. m. magellanicus* Jordan, 1938.

Spécificité : Trois taxa du sous-groupe *magellanicus* sont liés aux oiseaux terrestres : Passeriformes (Turdidés, Prunellidés, ...) et, peut-être, Gruiformes (Rallidés), les 3 autres aux oiseaux marins : c'est évidemment le cas de *P. heardi*.

Les hôtes marins des puces du sous-groupe *magellanicus* sont nombreux : Sphéniscidés, Procellariidés, Pélécanoïdés

Carte 2. — Répartition connue des *Parapsyllus* (groupe *longicornis*, sous-groupe *magellanicus*) inféodés aux oiseaux marins (an : Antipodes; au : Auckland; bo : Bounty; ca : Campbell; cr. o : Crozet, groupe occidental; cr. or. : Crozet, groupe oriental; ge. s. : Géorgie du Sud; he : Heard; ke : Kerguelen; mq : Macquarie; ml : Malouines; ma : Marion; sn : Snares; t. f. : Tierra del fuego).

et plus sporadiquement Hydrobatidés, Diomédéidés, Phalacrocoracidés, Stercorariidés et Laridés.

Aux Kerguelen, l'hôte le plus parasité semble *Eudyptes chrysocome* (c'est ce manchot qui a d'ailleurs fait l'objet du maximum de recherches sur le plan parasitaire). Smit (1957), qui le signale sous le nom d'*E. cristatus*, note 79 exemplaires provenant d'un nid de cet oiseau (sur un total de 148 spécimens de *P. heardi*). Nos récoltes personnelles, plus modestes, font état de 60 *P. heardi* sur *E. chrysocome* pour un total de 85 exemplaires.

Pelecanoides urinatrix (Pelecanoididé) (non cité par Smit, *op. cit.*) est, pour nous, en deuxième position avec 20 spécimens.

Les autres hôtes connus des Kerguelen sont un Diomédeidé, *Phoebetria palpebrata* (in Smit, *op. cit.*), cinq Procellariidés *Macronectes giganteus* (in Smit), *Pterodroma macroptera* (d°), *P. lessoni* hôte nouveau, *Halobaena caerulea* (in Smit et personnel), *Pachyptila belcheri* hôte nouveau, un Hydrobatidé (*Garodia nereis*, signalé ici pour la première fois comme hôte d'un siphonaptère), un Phalacrocoracidé (*Phalacrocorax verrucosus*, in Smit, recte *P. atriceps verrucosus*), un Stercorariidé (*Catharacta lonnbergi*, in Smit) et un Laridé (*Larus dominicanus*, in Smit). Il ne faut pas, à notre avis, apporter une importance sélective à cette liste d'hôtes : leur parasitisme atteste seulement qu'ils ont été étudiés sous cet angle et les hôtes réels, pour les

seules Kerguelen, sont certainement beaucoup plus nombreux.

Écologie : Nos observations, ajoutées à celles de Smit (*op. cit.*), portant sur 229 exemplaires des Kerguelen correspondent à un sex-ratio, classique, de 0,84.

Il faut noter que la grande majorité des oiseaux cités ici (Procellariidés) sont des nicheurs en terriers. Cela a déjà été noté pour *Notiopsylla* et est également vrai pour de nombreuses puces d'oiseaux marins de l'hémisphère Nord. Le cas du manchot *E. chrysocome* est certes un peu particulier : son nid est à découvert mais souvent abrité par des blocs rocheux. Les nids les mieux abrités sont aussi les plus « productifs » sur le plan de la couvée et, microclimat larvaire mis à part, sont donc les plus aptes par leur richesse alimentaire à nourrir un maximum de larves de puces. Ceci d'ailleurs repose le problème d'un compromis pour l'oiseau nicheur entre une bonne stratégie de reproduction et la création de conditions optimales pour le parasite, hématophage et potentiellement vecteur, ce qui, nous l'avons évoqué au début de cette note, peut influencer sur la bonne productivité de la nidification. Un cas identique, sur le choix du biotope, se rencontre en Méditerranée avec *Phalacrocorax aristotelis desmaresti* et ses parasites spécifiques, *Ceratophyllus chasteli* et *Argas macrostigmatus* (Guiguen et coll., 1984; Guiguen, 1990).

Dans un travail, où la puce désignée comme *P. m. heardi* est en fait *P. m. magellanicus*, Murray et Vestjens (1967) à l'île Macquarie étudient sa biologie aux dépens d'*Eudyptes chrysocome*. Ils notent que seuls les nids abrités ou *a fortiori* dans des cavités sont infestés; ceux, avoisinants, établis à l'air libre et soumis aux intempéries, sont dépourvus de puces. Il est vraisemblable qu'un taux trop élevé d'humidité est fatal au développement larvaire et cela est bien connu pour les *Ceratophyllus* inféodés aux oiseaux dans l'Hémisphère Nord. Il est logique de penser que ce qui est vrai pour *P. magellanicus* l'est également pour l'espèce jumelle *P. heardi*.

Quoi qu'il en soit, il est hautement probable que *P. heardi* est, relativement, eurytope puisque Smit (*op. cit.*) cite 10 exemplaires d'un nid de *Catharacta*, 15 d'un nid de *Phoebetria*. Si le second par sa texture est propre à abriter des larves de puces (cf. Beaucournu et Rodhain, 1991), le premier ne « construit » qu'une litière des plus sommaires. On peut également noter que les poussins de *Catharacta* quittent très tôt le nid (vers 5 à 10 jours) alors que le jeune *Phoebetria* y reste de janvier à mai, représentant directement ou non (cf. *infra*) une source de nourriture pour les puces.

La phénologie de *P. heardi*, aux Kerguelen, montre un brutal et important pic en novembre et accessoirement décembre, mais en dehors de mars, juillet et août (ces derniers correspondant à l'hiver austral), des captures sont signalées chaque mois, ce qui peut s'expliquer, en partie, par la prépondérance numérique de *Parapsyllus* sur *Notiopsylla*.

Mois	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Captures de <i>Parapsyllus</i>	1	11	142	55	3	5	0	2	4	2	0	0

Le cycle biologique ne peut être élaboré à partir des données que nous avons acquises mais nous pensons que cette puce pourrait être au moins bivoltine. Notons :

— des adultes néonates en octobre et novembre, ce qui semble normal (cf. *supra*),

— des femelles montrant des traces d'accouplement (sternite VII déchiquetée) en décembre (19 sur 19 dans des nids d'*E. chrysocome*, où d'ailleurs des spécimens ont été collectés *in copula*) et en février (même hôte),

— enfin une seule femelle ovigère a été notée en novembre. Il faut admettre que ce chiffre est sans valeur, la forte sclérotisation des *Parapsyllus*, quelques heures après leur émergence du cocon, empêchant tout examen à frais.

Un apport intéressant nous paraît être nos observations sur les larves, larves toutes identifiées comme *Parapsyllus* par R. Pilgrim (*in litt.* 4.X.91). Elles ont été récoltées en décembre dans la litière du terrier et sur poussins d'*Halobaena caerulea*, en février dans la litière et sur poussins de *Pachyptila belcheri* et dans le nid d'*Eudiptes chrysocome*, en janvier dans la litière et sur poussins de *P. belcheri*, dans la litière seulement de *E. chrysocome* et *Pelecanoides urinatrix*. Deux procellariidés donc, au moins, assurent le développement larvaire de *Parapsyllus heardi* en partie aux dépens directs de leurs poussins où ces larves abondent au niveau du duvet ventral.

Si l'on excepte le cas, pour le moment unique d'*Uropsylla tasmanica* (Pygiopsyllidé) dont les larves creusent des galeries dans le derme de leur hôte, un marsupial, les stades préimaginaux ne sont normalement pas ectoparasites; les exceptions sont rarissimes et concernent :

— les animaux malades (voire l'homme) ou même venant de mourir (Railliet et Henry, 1910; Beaucournu, 1973; Beaucournu et Launay, 1990; Pilgrim, *in litt.* 21.IV.92),

— les animaux hibernants (Rothschild, 1975; Beaucournu et Launay, 1990; ...),

— le lièvre arctique dont tous les stades de sa puce *Hoplopsyllus glacialis lynx* (Pulicidé) pourraient se trouver dans sa fourrure (Freeman et Madsen, 1949),

— *Fulmarus glacialis*, le Fulmar antarctique (et quelques autres Procellariidés considérés comme hôtes accessoires par Whitehead et coll., 1991) dont la puce *Glaciopsyllus antarcticus* (Cératophyllidé), endémique de l'Antarctique, vit à l'état larvaire non seulement dans la litière mais aussi dans le duvet ventral des poussins (Bell et coll., 1988; Whitehead et coll., *op. cit.*). Ce cas est identique à celui que nous avons observé. A notre connaissance une seule autre puce subpolaire est citée pour avoir

un tel comportement : il s'agit de *Ceratophyllus vagabundus insularis* (Cératophyllidé) trouvé à plusieurs reprises en Norvège sur des poussins de *Rissa tridactyla*, la mouette tridactyle (Mehl, 1992).

Pour Bell et coll. (*op. cit.*) toutefois, les larves vivant au niveau du dermecos sont hématophages : hématophagie active par morsure du tégument couplée à une hématophagie passive par ingestion, classique, des fèces de l'imago. Dans notre cas, il n'a pas été noté, ni cherché à vrai dire, de lésions sur la peau du poussin; il semble en avoir été de même pour Mehl (*op. cit.*).

On peut noter que dans la majorité des cas de parasitisme larvaire, hormis celui des hôtes malades, c'est nous semble-t-il une recherche de température optimale qui conditionne la présence de stades immatures sur le corps de l'hôte. Or les conditions climatiques sont nettement moins rigoureuses aux Kerguelen que dans l'Antarctique. De décembre à mars les températures moyennes extérieures varient, pour la zone antarctique étudiée, de 2°5 à - 3°9 (été antarctique); la température du nid se montre « very close to ambient » (Bell et coll., *op. cit.*). Aux Kerguelen, les températures moyennes, pour la même période varient de 5°9 à 7°4 (5°6 en avril). La température moyenne du nid est de 6°4 pour *Halobaena* (Paulian, 1953b); il en est sans doute de même pour *Pachyptila*, le Prion. Nous n'avons pas de données concernant *Pelecanoides*; quant à *Garodia* son nid est un simple tunnel sous la végétation.

L'autre fait notable est la démonstration que nous avons pu faire de la relative abondance de cette puce, à l'état imaginal, sur l'hôte adulte. Ce fait avait été évoqué, sans réponse valable, pour *Notiopsylla kerguelensis*; la présence d'imagos est signalée par Bell et coll. (*op. cit.*) pour *Glaciopsyllus* sur *Fulmarus glacialis* particulièrement au niveau de la plaque d'incubation, ce qui nous laisse supposer que l'oiseau a été examiné sur son nid. Mehl (*op. cit.*) par contre note leur rareté : 5,1 % de 137 oiseaux adultes sont parasités regroupant 18 puces (17 étant *Ceratophyllus vagabundus insularis*) sur un total de 2 743 exemplaires collectés!

Pour notre part, nous avons capturé de nuit, au filet, divers procellariidés (*Pelecanoides urinatrix*, *Pachyptila belcheri*, *Halobaena caerulea* et *Garodia nereis*). Ces oiseaux furent pris au moment où, revenant de la zone pélagique, ils allaient arriver au terrier pour nourrir les poussins. Étant données les difficiles conditions de travail (obscurité, froid, vent, ...) ces oiseaux étaient amenés au refuge pour baguage (ou son contrôle), sexage, pesée... avant d'être relâchés devant leurs nids. Dans les premiers instants, aucune puce n'était discernable dans (et *a fortiori* sur...) le plumage; après les diverses manipulations, la chaleur du local (environ 21° mais quelquefois jusqu'à 30°), faisait apparaître des puces à la surface des plumes : toutes appartenaient à *Parapsyllus heardi*. Elles ne furent malheureusement pas comptabilisées à part et ajoutées, *pro parte*, aux lots pro-

venant des litières et juvéniles correspondants. Agiles, elles n'hésitaient ni à quitter leur hôte, ni à venir piquer les chercheurs tentant, quelques heures plus tard, de trouver un sommeil réparateur sur leurs couchettes.

Il est important de noter, pour apprécier ces observations, qu'en fonction des oiseaux le séjour en mer des parents nourriciers varie d'environ 24 heures pour *P. urinatrix* à plus de 7 jours pour *H. caerulea*. Cette adaptation de la puce à vivre sur son hôte pendant de telles périodes est extrêmement originale pour une puce d'oiseau.

Bell et coll. (*op. cit.*) ont, toutefois, supposé que l'hivernage de *Glaciopsyllus* se passerait sur l'hôte (donc en permanence à distance des terres) et non en diapause dans le terrier. Cette hypothèse est reprise, sans donnée complémentaire positive, par Whitehead et coll. (*op. cit.*). Si elle se confirmait, elle appuierait l'interprétation de Vernon et Vannier (1990) qui, se rapportant aux travaux de Bell et coll., voient dans ce comportement une adaptation d'évitement aux conditions drastiques du climat hivernal antarctique. Cependant, tant que les hôtes de cette puce, et peut-être de *Parapsyllus heardi*, n'auront pas été étudiés en nombre suffisant pendant l'hiver austral, aucune certitude ne pourra être acquise. Par ailleurs, si nous n'avons pas de données sur la durée de vie imaginale des Rhopalopsyllidés, celle des Cératophyllidés est assez bien cernée : aucune espèce, à notre connaissance, n'a et de loin une vie active d'adulte aussi longue.

Ectoparasites : néant, à l'inverse de ce qui a été noté pour *Notiopsylla* : ceci correspond d'ailleurs aux observations de Smit (1979).

Remerciements. — Nous remercions l'ensemble des dirigeants et chercheurs des TAAF aux Kerguelen et tout particulièrement Pierre JOUVENTIN qui dirige l'équipe « Écologie des Oiseaux et Mammifères des Terres Australes et Antarctiques Françaises ». Nos remerciements vont également à Fabrice GENEVOIS qui a participé à nos prospections de décembre 1989 à novembre 1990.

Notre gratitude va enfin au P^r A. FAIN (Bruxelles, Belgique) qui a bien voulu examiner les acariens parasites et au P^r R. PILGRIM (Christchurch, Nouvelle-Zélande) pour la détermination des larves et ses commentaires.

RÉFÉRENCES

- Beaucournu J. C. : Notes sur les Siphonaptères parasites de Carnivores en France. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1973, 48, 497-516.
- Beaucournu J. C., Launay H. : *Les puces* (Siphonaptera) de France et du Bassin méditerranéen occidental. In Faune de France, France et régions limitrophes, n° 76, Féd. fr. Soc. Sc. Nat., Paris, 1990, 548 p.
- Beaucournu J. C., Rodhain F. : *Parapsyllus senellarti* n. sp. (Siphonaptera, Rhopalopsyllidae) parasite d'albatros à l'île Nouvelle-Amsterdam. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1990 (1991) 65, 279-281.
- Bell P. J., Burton H. R., Franeker J. A. van : Aspects of the biology of *Glaciopsyllus antarcticus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) during the breeding season of a host (*Fulmarus glacialis*). *Polar Biol.*, 1988, 8, 403-410.
- Bretagnolle V. : Behavioural affinities of the blue Petrel *Halo-baena caerulea*. *Ibis*, 1990, 132, 102-123.
- Brumpt E. : *Précis de Parasitologie*, Masson et Cie éd., Paris, 1949, 6^e édition, xii + 2 138 p.
- Chastel C., Monnat J. Y., Le Lay G., Balouet G. : Infection et hyperinfestation de la Mouette tridactyle, *Rissa tridactyla* L., par des tiques (*Ixodes* (*Ceratixodes*) *uriae*, *Ornithodoros* (*Alectorobius*) *maritimus*). Conséquences pathologiques. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 1987, 62, 492-504.
- De Meillon B. : The fleas of sea birds in the southern Ocean. *Rep. Austr. nat. Antarctic Res. Exped. (B)*, 1952, 1, 1-11.
- Dreux P. : La faune entomologique de l'île Heard. *Bull. Soc. Entom. France*, 1978, 83, 108-115.
- Duffy D. C. : The ecology of ticks parasitism on densely nesting peruvian seabirds. *Ecology*, 1983, 64, 110-119.
- Duffy D. C. : Ants, ticks, and nesting seabirds: Dynamic interactions? (pp. 242-245). In *Bird-Parasites interactions, Ecology, Evolution and Behaviour*. Ornithology series, J. E. Looye et M. Zuk éd., Oxford, 1991, 406 p.
- Dunnet G. M. : Distribution and host relationships of fleas in the Antarctic and Subantarctic (pp. 223-240). In *Antarctic Biology. Proc. first SCAR Symposium on Antarctic Biology*, Paris. Carrick R., Holdgate M. W. et Prévost J., Hermann éd., Paris, 1964.
- Fain A. : *Notiopsyllopus segermanae* g. n., sp. n., a new hypopus (Acarina: Acaridae) phoretic on an avian flea *Notiopsylla kerguelensis* (Taschenberg, 1880). *Bull. Ann., Soc. R. belge Ent.*, 1977, 113, 32-35.
- Fain A., Beaucournu J. C. : *Psylloglyphus crenulatus* sp. n. nouvel hypope (Acari, Saprogllyphidae) phorétique sur une puce d'oiseau, *Notiopsylla kerguelensis* (Taschenberg, 1880). *Bull. Ann. Soc. R. Belge Ent.*, 1984, 120, 99-104.
- Fain A., Bartholomaeus F., Cooke B., Beaucournu J. C. : Two new species of phoretic deutonymphs (Acari, Astigmata) from Australian fleas. *Bull. Inst. R. Sc. Nat.*, 1990, 60, 97-101.
- Freeman R. B., Madsen H. : A parasite flea larva. *Nature*, 1949, 164, 187-188.
- Guiguen C., Guyot I., Launay H., Beaucournu J. C. : Siphonaptères de Corse infestés aux oiseaux. *Rev. Fr. (N. S.)*, 1984, 6, 153-156.
- Guiguen C. : Notes sur *Argas* (*Argas*) *macrostigmatus* Filippova, 1961. *Bull. Soc. Fr. Parasit.*, 1990, 8, 157-164.
- Jordan K., Rothschild N. C. : Revision of the non combed eyed Siphonaptera. *Parasitology*, 1908, 1, 1-100.
- Jordan K., Rothschild N. C. : On position of *Notiopsylla* nom. nov., a genus of Siphonaptera. *Nov. Zool.*, 1914, 21, 219-223.
- Mardon D. K. : *An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas* (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. VI : Pygiopsyllidae. British Museum éd., 1981, 298 p.
- Mehl R. : Fleas (Siphonaptera) from seabirds and their nests in mainland Norway and Spitzbergen. *NIPH Annals*, 1992, 15, 3-15.
- Monnat J. Y., Thomas A. : *Mouette tridactyle: démographie*. Rapport de programme personnel, CRBPO, Paris, 1981, 5 p. (Doc. ronéo.).
- Murray M. D. : Ecology of the ectoparasites of seals and penguins (pp. 241-245). In *Antarctic Biology. Proc. first SCAR Symposium on Antarctic Biology*, Paris. Carrick P., Holdgate M. W. et Prévost J. éd. Hermann, Paris, 1964.
- Murray M. D., Vestjens J. M. : Studies on the ectoparasites of seals and penguins. III—The distribution of the tick *Ixodes uriae* white and the flea *Parapsyllus magellanicus heardi* De Meillon on Macquarie Island. *Aust. J. Zool.*, 1967, 15, 715-725.

- Mykutowycz R., Hesterman E. R. : A note on tick infestation of the fairy penguin *Eudyptula minor* Foster. *Wildlife Res.*, 1957, 2, 165-166.
- O'Mahony E. : Ectoparasites from Fair Island. *Ent. mon. Mag.*, 1949, 85, 140.
- Paulian P. : Pinnipèdes, Cétacés, Oiseaux des îles Kerguelen et Amsterdam. Mission Kerguelen, 1951. *Mém. Inst. scient. Madagascar* (A), 1953a, 8, 111-234.
- Paulian P. : *La vie animale aux Iles Kerguelen*. — La Toison d'Or éd., Paris, 1953b, 169 p.
- Railliet A., Henry, 1910 : In Brumpt, 1949.
- Rothschild M. : A Collection of Fleas from the bodies of british birds with notes on their distribution and host preferences. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entom.*, 1952, 2, 187-232.
- Rothschild M. : Recent advances in our knowledge of the order *Siphonaptera*. *Ann. Rev. Entom.*, 1975, 20, 241-259.
- Rothschild N. C. : Casual notes of fleas. *Nov. Zool.*, 1895, 2, 66.
- Smit F. G. A. M. : Siphonaptera from the Isles of Amsterdam and Kerguelen, collected by Patrice Paulian, and from Antipodes Island. *Proc. R. Ent. Soc. Lond. (B)*, 1957, 26, 189-196.
- Smit F. G. A. M. : Siphonaptera of New Zealand. *Trans. R. Soc. of New Zealand, Zoology*, 1965, 7, 1-50.
- Smit F. G. A. M. : The Fleas of New Zealand (*Siphonaptera*). *J. R. Soc. New Zealand*, 1979, 9, 143-232.
- Smit F. G. A. M. : *An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History)*. Vol. VII : Malacopsylloidea (Malacopsyllidae and Rhopalopsyllidae). Oxford University Press, 1987, 380 p. + 5 planches.
- Taschenberg O. : A new flea from Kerguelen-Island. *Notes from the Leyden Museum*, 1880, 2, 169-170.
- Vernon P., Vannier G. : Adaptations écophysiologiques des insectes arctiques et antarctiques. *Bull. Soc. Ecophysiol.*, 1990, 15, 7-21.
- Weimerskirch H., Zotier R., Jouventin P. : The Avifauna of the Kerguelen Islands. *Emu*, 1989, 89, 15-29.
- Whitehead M. D., Burton H. R., Bell P. J., Arnould J. P. Y., Rounsevell D. E. : A further contribution on the biology of the Antarctic flea, *Glaciopsyllus antarcticus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae). *Polar Biol.*, 1991, 11, 379-383.