DONNÉES COMPLÉMENTAIRES SUR LA MORPHOLOGIE, L'ANATOMIE ET LES POSSIBLES INTERACTIONS HÔTE-PARASITE DE *PHACOPSYLLA INEXPECTATA* (SMIT, 1950) (INSECTA : SIPHONAPTERA : PULICIDÉ)

BEAUCOURNU J.C.*, MAHAMAT TAHIR T.*, BRANQUET F.* & HORAK I.G.**

Summary: ADDITIONAL DATA ON THE MORPHOLOGY, ANATOMY AND POSSIBLE HOST-PARASITE INTERACTIONS OF *PHACOPSYLLA INEXPECTATA* (SMIT, 1950) (INSECTA: SIPHONAPTERA: PULICIDE).

The description of *Phacopsylla* Beaucournu and Horak, 1994, has been supplemented by various observations involving the cephalic capsule, coxa III, nervous system (not ventral in males), digestive tract and respiratory system. The latter exhibits strange tracheal dilations, akin only to those found in *Moeopsylla sjoestedti*, the only other oioxenous flea of the warthog, by the authors.

The authors note that the real name of the host is *Phacochoerus africanus* (Gmelin); the biology of this suid could account for the specificity of these fleas, and possibly for the tracheal dilations observed.

KEY WORDS: *Phacopsylla*, *Moeopsylla*, Siphonaptera, anatomy, morphology, *Phacochoerus africanus*.

Résumé :

La description de *Phacopsylla* Beaucournu et Horak, 1994, est complétée par diverses observations portant sur la capsule céphalique, la coxa III, le système nerveux (qui n'est plus ventral chez le mâle), le tube digestif et le système respiratoire. Celui-ci montre de curieuses dilations trachéales dont les auteurs ne retrouvent l'équivalent que chez *Moeopsylla sjoestedti* seule autre puce oioxène du *Phacochère*.

Les auteurs notent que le nom réel de l'hôte est *Phacochoerus africanus* (Gmelin); la biologie de ce suidé peut expliquer la spécificité de ces puces et, peut-être, les dilations trachéales observées.

MOTS CLÉS: *Phacopsylla*, *Moeopsylla*, Siphonaptera, anatomie, morphologie, *Phacochoerus africanus*.

Le genre *Phacopsylla*, très spécialisé, a été récemment créé par Beaucournu et Horak (1994) pour héberger *Echidnophaga inexpectata* Smit, 1950, espèce qui, déjà, avait été déplacée dans le genre *Neotunga* Smit, 1962, par Smit et Wright (1978). Beaucournu et Horak (*op. cit.*) notaient « a few internal anatomical features are also interesting. They will be the subject of a later study ». C'est le propos de cette note¹ et nous en profiterons pour exposer certaines originalités de structure non soulignées dans le précédent travail et pour examiner de possibles interactions entre l'hôte et la puce. La position ambiguë, par rapport aux Tuinginés, de *Neotunga* dont le mâle reste inconnu, et par conséquence celle de *Phacopsylla* a également en partie motivé cette étude.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les puces étudiées ici avaient été fixées dans l'alcool à 70 % qui est le meilleur conservateur pour une étude ultérieure avec montage

au Baume du Canada selon une technique directement inspirée de celle de Smit (1957) et réexpliquée par Beaucournu et Launay (1990). Par contre, l'étude sur coupes histologiques selon la méthode de Rothschild (1975), Rothschild et coll. (1986) a nécessité une réhydratation jusqu'à l'eau distillée puis une refixation au glutaraldéhyde à 5 %, alcool absolu et enfin butanol. La même technique a été nécessaire pour préparer les exemplaires en vue de l'étude en microscopie à balayage.

L'origine de ces siphonaptères est uniquement, pour *Phacopsylla inexpectata*, celle donnée par Beaucournu et Horak (1994) : Parc National Kruger, Transvaal Oriental, Afrique du Sud. De la même origine nous avons étudié, venant de la même espèce hôte, *Moeopsylla sjoestedti* Jordan et Rothschild, 1908 et *Echidnophaga larina* Jordan et Rothschild, 1906. Ce fut ce gîte qui fut exploité pour les montages *in toto* au Baume du Canada, les coupes histologiques et la microscopie en balayage.

Par contre d'autres exemplaires des deux dernières espèces (déjà montés et figurant dans les collections du premier signataire) furent utilisés comme matériel de comparaison. Ils proviennent :

- pour *M. sjoestedti*, de deux sites du Zimbabwe,
- pour *E. larina*, d'Éthiopie, du Tchad, du Rwanda, du Zimbabwe et de Namibie.

Au total, près de 60 *P. inexpectata*, 45 *M. sjoestedti* et environ 70 *E. larina* ont été examinés par diverses méthodes.

* Laboratoire de Parasitologie et Zoologie appliquée, Faculté de Médecine, Avenue du Prof. Léon Bernard, 35043 Rennes Cedex, France. Tél. : 99 33 68 32. Fax : 99 28 41 21.

** Department of Veterinary Tropical Diseases, Faculty of Veterinary Science, University of Pretoria, Onderstepoort 0110, South Africa.

1. Qui a constitué *pro parte* le sujet d'un rapport du DEA. « Interactions hôtes-parasites » présenté par T.M.T.

DONNÉES MORPHOLOGIQUES

Nous rappelons brièvement les caractéristiques de cette puce : très petite taille (0,85 mm pour les mâles; 1,2 pour les femelles), corps trapu ovoïde, capsule céphalique grande, thorax très régressé, pattes rejetées vers l'avant du corps avec une coxa III très originale, pilosité des segments non génitaux vestigiale.

Voici maintenant quelques apports nouveaux :

- Capsule céphalique

Dans l'article précité (que nous désignerons par B. et H.) il est à tort précisé que le tubercule frontal est absent et il faut relire à ce propos le travail de Jordan (1945). Nous avons pu en voir un chez une femelle néonate. En vue latérale (fig. 1), il apparaît conique, légèrement arqué vers le haut; il tranche nettement, par sa coloration jaune et son apparence cornée hyaline, sur la paroi céphalique qui est pigmentée, lamellaire. Il est, comme il est classique, inséré au niveau de l'angle frontal, ce dernier souvent marqué par un épaissement cuticulaire (B. et H.). Ce tubercule est évidemment caduque et ne laisse aucune cicatrice

après sa chute comme nous avons pu le constater par des vues frontales tant en microscopie optique qu'en microscopie à balayage. *Neotunga* possède un tubercule permanent (Smit, 1962b) de même que *Tunga*. Toutefois, chez *T. penetrans* (L.) néonate, le tubercule frontal paraît se prolonger par une petite zone cornée, translucide, analogue à ce que nous avons observé chez *Phacopsylla*.

Nous devons également réparer une omission (in fig. 1, B. et H.). Il y a, au niveau de la capsule céphalique, des leucodisques : deux en zone occipitale et un au niveau de l'épaississement frontal, que avec Smit (1962b) nous assimilerons à des placodes (*sensillae placodeae*) et deux en dessous de l'œil et sur la gena (fig. 1, présent travail). Ils sont tous petits, difficiles à voir, assez souvent asymétriques et leurs emplacements sont quelque peu variables.

- Thorax et appendices

La régression du thorax chez *Phacopsylla* est beaucoup plus marquée que chez *Neotunga* et *a fortiori* que chez *Echidnophaga*. *Tunga* montre une morphologie variable suivant les groupes définis par Smit (1962a) : le groupe *caecata*, le plus primitif, montre un thorax

Fig. 1. — *Phacopsylla inexpectata*, femelle néonate, capsule céphalique (éch. 100 µm).

Fig. 2. — *P. inexpectata*, mâle, coxa III et sternite II (éch. 100 µm).

Fig. 3. — d°, femelle partiellement disséquée, coxae III et furca métanotale (éch. 100 µm).

Fig. 4. — d°, détail des plages « épineuses » des coxae III (éch. 25 µm).

proche de *Neotunga*, le groupe *penetrans* a des segments thoraciques en partie soudés ventralement. *Phacopsylla* semble, sous cet aspect, très évolué bien que la régression des trois segments thoraciques devenus linéaires rende difficile le fait d'affirmer si il y a, ou non, soudure partielle.

La patte III nous paraît riche en enseignements au niveau de la coxa et de sa zone d'insertion. Chez toutes les puces non modifiées, la coxa III est externe par rapport au corps, ceci se vérifiant également chez *Echidnophaga* (Pulicines); de même les genres néotropicaux, plus ou moins apparentés aux précédents, *Rhynchopsyllus* et *Hectopsylla* (Hectopsyllinés) présentent cette disposition anatomique. *Neotunga* (*N. euloidea*) n'étant connu que par des femelles néosomiques, interdit toute comparaison. *Tunga penetrans* néonate, montre par contre une coxa III protégée, dans son tiers supérieur, par un repli du sternite II, alors que les dessins de *Tunga monositus* non gorgé (Barnes et Radovsky, 1969) semblent indiquer la disposition classique.

Phacopsylla va présenter, mais en plus marqué et de façon constante, cette particularité d'avoir une coxa III « engainée » et ceci aussi bien chez les mâles que chez les femelles néonates ou gorgées puisque ces dernières ne subissent pas de néosomie.

L'insertion de la coxa est classique dans ses relations anatomiques mais le tiers supérieur est protégé vers l'extérieur (B. et H., fig. 1; fig. 2 présent travail) par, d'avant en arrière :

- une très petite partie du métasternum,
- la base, effilée, du métépiméron,
- et, essentiellement, un repli antérograde du sternite abdominal II.

C'est peut-être cette situation qui en limitant sa mobilité a dessiné le contour particulier du bord postérieur de cette coxa.

Une autre originalité est constituée par les épines de la face interne de cette coxa. Normalement celles-ci, lorsqu'elles existent, sont situées au tiers inférieur de la coxa (elles sont ici au tiers supérieur) et sont acuminées : c'est ainsi qu'elles furent figurées à tort chez *Phacopsylla* (B. et H.). En fait, après dissection et à fort grossissement, leur apex est large, en table ou en « touche de piano » (fig. 3 et 4). Il est possible que cette modification, unique à notre connaissance, soit mécanique et serait liée au fait que cette plage est située au tiers proximal et non au tiers distal de la coxa : les deux zones « épineuses » des coxae droite et gauche sont donc anatomiquement plus proches, car plus près de la petite furca métanotale où ces segments s'appuient en partie. L'arasement de ces soies aurait pour effet d'éviter des érosions cuticulaires entre les deux coxae.

DONNÉES ANATOMIQUES

• Appareil digestif

Rothschild (1992) a montré des différences pouvant exister entre le proventricule des puces sessiles et celui des puces libres. Pour notre part, nous ne voyons pas de modifications significatives entre les différents groupes d'*Echidnophaga* et *Phacopsylla*. *Neotunga*, par contre, montre une tendance à l'augmentation en longueur et en nombre des épines proventriculaires, ceci en relation avec sa néosomie.

Rothschild (*op. cit.*) note « a morphological modification which seems to be connected with the sessile life-style is a reduction in the rectal ampullae... ». *Tunga*, *Echidnophaga* (à l'exception de *larina*, *bradyta* Jordan et Rothschild, 1906 et *aethiops* Jordan et Rothschild, 1906 qui ont le nombre classique de six) et *Neotunga* n'en montrent que deux. Par contre, *Phacopsylla* en présente six.

• Système nerveux

En coupes histologiques, *Phacopsylla* nous montre des ganglions sphériques, réunis par des connectifs très courts; ces caractères sont en rapport avec l'aspect compact de cet insecte. Plus originale est la position de la chaîne nerveuse (fig. 5) chez le mâle (la femelle demeurant classique). Abandonnant la localisation ventrale habituelle, la chaîne nerveuse abdominale se redresse perpendiculairement par rapport aux ganglions thoraciques et à l'axe antéro-postérieur de la puce, pour croiser le mésenteron et passer en situation dorsale par rapport à celui-ci, dès le 4^e ganglion abdominal.

Rothschild (1976) a noté cette curieuse disposition chez une seule espèce, *Tunga monositus* Barnes et Radovsky, 1969, où c'est également le mâle qui la montre. In *nympha*, le jeune mâle présente une chaîne nerveuse ventrale; le mâle prêt à émerger du cocon a des ganglions abdominaux relevés à 90° par rapport aux ganglions thoraciques, « thus making space for the developing massive aedeagus. The shift is not purely mechanical since in the developing pupa it precedes the development of the aedeagus » (Rothschild, *op. cit.*). Nous pensons également que cette « anomalie » ne peut être liée à un simple problème mécanique et d'ailleurs y a-t-il une différence significative de rapport de taille aedeagus/abdomen entre *P. inexpectata* et *Echidnophaga larina* ou *E. gallinacea* (Westwood, 1875), ces dernières ayant une chaîne nerveuse de situation anatomique classique ?

• Système respiratoire

Rothschild et coll. (1986) évoquent, sans commentaire, que « large air sacs may be present in the form of expanded thinwalled sacs of the trachea. They are evident in the legs of fleas ». Nous avons pu les mettre en évidence chez quelques espèces sur coupes histo-

5

Fig. 5. — *P. inexpectata*, mâle (dessin effectué à partir de coupes histologiques, éch. 100 µm); a : ampulla; ar : ampoule rectale ou procotodeum; c1 c3 : coxa I, III; cc : capsule céphalique; ep : épидидyme; gc : ganglions cérébroïdes; gs : glande salivaire; gt : ganglions thoraciques; m : mésentéron; mp : zone distale de 2 tubes de Malpighi; p : phallosome et lamina media; pr : proventricule; st 2, st 7 : sternite II, VII; t : tentorium; te : testicule; th : partie dorsale des 3 segments thoraciques; t1, t8 : tergite I, VIII; 1 à 8 : chaîne nerveuse abdominale.

logiques et chez *Phacopsylla* aussi bien sur coupes que sur les puces montées au Baume après éclaircissement classique (fig. 6). Par contre, nous n'avions jamais, en dehors de difformités asymétriques et individuelles, observé sur des puces d'autres dilatactions. Notre surprise a été grande de noter chez *P. inexpectata*, des dilatactions, ou vésicules, trachéales, paires et symétriques, de forme constante, situées au niveau du 2^e segment abdominal (généralement base du t. II. apex du st. II). Nous pensons que ces vésicules sont hémisphériques et nous renvoyons à la figure 7 pour une meilleure description. Tous les exemplaires montés *in toto* (13 mâles et 27 femelles) présentent ces vésicules. L'unique exemplaire néonate examiné (*cf. supra*) montre des vésicules peu structurées, ce qui impliquerait une « maturation » lors de la vie imaginale.

Ces observations chez *Phacopsylla* nous ont amené à rechercher ce type de structures chez d'autres genres, apparentés ou non. Un seul (mais peut-être y en a-t-il d'autres?) nous a montré, dans les mêmes conditions (insectes montés au Baume du Canada), des formations

analogues mais non réellement homologues; il s'agit de *Moeopsylla*, genre monospécifique (*M. sjoestedti*) inféodé au même hôte. Ce sont ici, de simples dilatactions trachéales en « saucisse » (fig. 8) également paires et situées dans la même région anatomique que chez *Phacopsylla*; tous les individus examinés, une trentaine, montrent ces formations. Nous n'avons rien vu de semblable chez *Echidnophaga larina*, puce classique mais non spécifique du Phacochère.

L'HÔTE ET SON ÉCOLOGIE

Le genre *Phacocoherus* Cuvier, 1826, est l'unique représentant des Phacocoherinés, l'une des trois sous-familles actuelles des Suidés, qui regroupent tous les « cochons » de l'Ancien Monde. Ce genre, exclusivement africain depuis son apparition à la fin du Pléistocène (Lavocat, 1955) est considéré comme très spécialisé et aberrant (Thenius, 1969, *inter alia*). Tous les auteurs actuels étaient unanimes pour le

Fig. 6. — *P. inexpectata*, mâle, patte III; fémur, tibia et 1^{er} segment du tarse, montrant les dilatations trachéales (éch. 100 µm).

Fig. 7. — d^o, femelles, vésicules trachéales abdominales gauches de 2 exemplaires (éch. 25 µm).

Fig. 8. — *Moeopsylla sjoestedti*, femelle, dilatation trachéale abdominale (éch. 100 µm).

considérer comme monospécifique, *Phacochoerus aethiopicus* (Pallas, 1766). *Phacopsylla inexpectata* (Smit, 1950) a été d'emblée décrite comme parasite de *P. aethiopicus* (Pallas, 1766) et ceci fut confirmé par Beaucournu et Horak (*op. cit.*). Le genre-hôte ne contenant qu'une espèce, son identification ne posait évidemment aucun problème par rapport aux Suidés sympatriques, *Potamochoerus* et *Hylochoerus*. Toutefois Grubb et Oliver (1991), Grubb (1993), Vercammen et Mason (1993), ont récemment revalidé *Phacochoerus africanus* (Gmelin, 1788) et considèrent celui-ci comme le phacochère commun. *P. aethiopicus* primitivement décrit d'Afrique du Sud y est éteint et ne peut donc être l'hôte de *P. inexpectata*; il ne subsisterait plus qu'en Somalie et dans le nord du Kenya. Il résulte donc de ceci que l'immense majorité des références citant « *P. aethiopicus* » concerne en fait *P. africanus*. Ceci est vrai pour les travaux traitant de l'écologie du phacochère (par exemple Montfort, 1974; Cumming, 1975), mais aussi ceux se rapportant à ses divers parasites et, en ce qui touche plus précisément les Pucés, les articles de Haeselbarth (1966), Smit (1972), Horak et

coll. (1988), Keep et Ledger (1990), Boomker et coll. (1991), et bien sûr Beaucournu et Horak (1994). On peut relever que *Moeopsylla sjoestedti*, seule autre puce oïoxène du Phacochère, a comme hôte-type *Phacochoerus africanus* hôte qui fut, à tort donc, rectifié par la suite en *P. aethiopicus* (*cf.* Smit, 1972).

En bref *P. africanus*, *sensu* Grubb et Oliver (1991), est l'hôte unique de *Moeopsylla sjoestedti* et de *Phacopsylla inexpectata*, les deux genres étant monotypiques; il est de plus l'hôte préférentiel (environ 80 % des collectes) de *Echidnophaga larina*.

La place du Phacochère dans la systématique, comme son habitus et divers traits de son écologie font de cet animal un hôte aberrant pour des pucés oïoxènes.

Phacochoerus est un Suidé (Suoidés) donc un Artiodactyle. Aucun autre genre ou espèce de Suoidé, de l'ancien comme du nouveau monde, n'héberge de pucés oïoxènes, même si quelques auteurs (Traub, 1985) voient dans les Tayassuidés, les hôtes primitifs de *Pulex* : *Pulex porcinus* Jordan et Rothschild, 1923, par exemple, n'est absolument pas, en dépit de son nom spécifique, inféodé aux Suoidés (*cf.* Barrera, 1955,

inter alia). En zone afrotropicale, à l'exception possible de l'antilope *Cephalophus dorsalis* (cf. Colyn et coll., 1994), aucun artiodactyle n'a de siphonaptère spécifique.

La fréquentation d'abris (terriers d'Oryctéropes en particulier) est une caractéristique de ce Suidé : « L'utilisation d'un terrier par le Phacochère est un des traits saillants de sa biologie » (Montfort, 1974); « Holes feature prominently in the lives of warthog » (Cumming, 1975). Elle est unique chez les artiodactyles. Il est bien connu que terriers, grottes et autres cavités ont une inertie thermique d'autant plus accentuée qu'ils sont profonds et/ou présentent une entrée étroite. Cette fréquentation dont le bénéfice attendu est en grande partie de faciliter l'homoéothermie et d'offrir un abri contre les prédateurs, va en fait être la raison, ou la justification, de la présence de siphonaptères oïoxènes. Le sol de ce gîte, permanent ou régulièrement fréquenté, permettra le développement larvaire des puces. Cumming (*op. cit.*) a d'ailleurs noté que « les terriers du Phacochère sont souvent infestés d'acariens, de puces et d'asticots hématophages... ». Il est indéniable que sans gîte permanent un animal ne peut héberger de siphonaptères spécifiques à l'exclusion, peut-être, des genres *Vermipsylla* et *Dorcadia* (Vermipsyllidés).

L'habitus de cet animal par sa pilosité très clairsemée (le phacochère a pratiquement la peau nue) et son derme épais est peu favorable au maintien de puces à l'exclusion des espèces sessiles. La morphologie de *P. inexpectata* s'y est parfaitement bien adaptée par la disparition de son *allex* en réponse aux phanères clairsemés, et par l'hyperthélie de ses *laciniae* en concordance avec le derme épais. Par contre, *Moeopsylla* est une puce « libre », avec un *allex* vestigial mais encore présent, et des *laciniae* de longueur « normale » : elle doit donc occuper un *dermecos* différent.

Comme tous les Suoidés, le Phacochère va rechercher les bains de boue (protection antiparasitaire ou plus exactement anti-hématophage?) et les bains en eau libre (étangs, rivières). Ce dernier aspect serait l'un des deux moyens utilisés par ce mammifère pour stabiliser son homoéothermie fragile. Cependant, il n'est pas d'autres puces connues que celles qui nous occupent, qui vivent exclusivement et à demeure sur un hôte à peau glabre, prenant des bains fréquents (jusqu'à quatre à cinq par jour si la température ambiante atteint 35° : Cumming, 1975).

Il nous paraît très intéressant de noter que sur les dizaines de genres de puces examinés dans cette optique, genres répartis dans toutes les Familles reconnues, aucun ne présente les dilatations, ou vésiculations, trachéales notées chez les deux seules puces oïoxènes de ce suidé. Grassé (1976) étudiant les diverses anomalies trachéales chez les Insectes estime que les « sacs » ou vésicules diminuent peut-être le

poids spécifique mais conservent de toute façon une fonction respiratoire. Dans les deux cas présentés serait-ce une adaptation convergente à l'asphyxie temporaire liée à l'immersion?² Le proposer est déjà très hardi et, sans étude écologique approfondie de ces parasites il n'est pas possible, à notre avis, d'aller plus avant.

En conclusion, *Phacopsylla inexpectata* est un parasite oïoxène et très évolué d'un hôte aberrant et lui même très spécialisé. Les originalités morphologiques et anatomiques de cette puce sont sans doute, en partie, liées à cette association. Nous pensons avec M. Rothschild (1976; 1992) que la généralisation des études histologiques serait d'un grand secours dans la compréhension de l'évolution des Siphonaptères.

REMERCIEMENTS

Notre reconnaissance va au Pr. J. Bitsch pour ses précieux commentaires sur les « vésicules trachéales » de *Phacopsylla*.

RÉFÉRENCES

- BARNES A.M. & RADOVSKY F.J. A new *Tunga* (Siphonaptera) from the nearctic region with description of all stages. *Journal of Medical Entomology*, 1969, 6, 19-36.
- BARRERA A. Las especies mexicanas del género *Pulex* Linnaeus (Siph., Pulicid.). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 1955, 8, 219-236.
- BEAUCOURNU J.C. & HORAK I.G. *Phacopsylla* gen. nov. for *Echidnophaga inexpectata* Smit, 1950 (Siphonaptera, Pulicidae). *Journal of African Zoology*, 1994, 108, 133-141.
- BEAUCOURNU J.C. & LAUNAY H. Les Puces (Siphonaptera) de France et du Bassin méditerranéen occidental. In: *Faune de France, France et régions limitrophes*, 1990, n° 76, Féd. Fr. Soc. Sc. Nat. éd., 548 p.
- BOOMKER J., HORAK I.G., BOOYSE D.G. & SANTA MEYER. Parasites of South African wildlife. VIII. Helminth and arthropod parasites of warthogs, *Phacochoerus aethiopicus*, in the eastern Transvaal. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 1991, 58, 195-202.
- COLYN M., BEAUCOURNU J.C. & KARALEMA J. Distribution et spécificité de *Ctenocephalides chabaudi* Beaucournu et Bain, 1982 (Siphonaptera, Pulicidae) en Afrique tropicale. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie*, 1994, 12, 69-74.
- CUMMING D.H.M. A field study of the Ecology and Behaviour of Warthog. *Museum memoir n° 7*, 1975, Trustees National Museum, Rhodesia, Salisbury, 179 p.

2. Nous rappelons que la fourrure des mammifères amphibies porteurs de puces (*Neomys* par exemple) retient l'air : la respiration des ectoparasites n'est donc pas perturbée.

- GRASSÉ P.P. L'appareil respiratoire. In: Grassé P.P. (éd.), *Traité de Zoologie*, 1976, 8 (fasc. 4), 93-204. Masson et Cie éd., Paris.
- GRUBB P. Order *Artiodactyla*. In: Wilson D.E. et Reeder D.M. (eds), *Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference*, 1993, 374-414. 2^e éd., Washington, Smithsonian Inst. Press.
- GRUBB P. & OLIVER W. A Forgotten Warthog *Species*, *News letter of the Species Survival Commission IUCN*, 1991, n° 17, 61.
- HAESSELBARTH E. Siphonaptera. In: Zumpt F. (éd.), *The arthropod parasites of vertebrates in African Institute for medical Research*, 1966, 13, 117-212.
- HORAK I.G., BOOMKER J., DE VOS V. & POTGIETER F.T. Parasites of domestic and wild animals in South Africa. XXIII. Helminth and arthropod parasites of warthogs, *Phacochoerus aethiopicus*, in the Eastern Transvaal Lowveld. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 1988, 55, 145-152.
- JORDAN K. On the deciduous frontal tubercle of some genera of Siphonaptera. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 1945, 14, 113-116.
- KEEP M.E. & LEDGER J.A. Lice (Phthiraptera), fleas (Siphonaptera) and mites (Trombidiformes, Sarcoptiformes and Mesostigmata) recorded from the larger game species in Natal. *Lammergeyer*, 1990, 41, 23-29.
- LAVOCAT R. Suiformes fossiles. In: Grassé P.P. (éd.) *Traité de Zoologie*, 1955, 17 (fasc. 1), 536-549. Masson et Cie, Paris.
- MONTFORT A. Quelques aspects de la biologie des Phacochères (*Phacochoerus aethiopicus*) au Parc National de l'Akagera, Rwanda. *Mammalia*, 1974, 38, 177-200.
- ROTHSCHILD M. Serial section cutting of fleas. In: Smit F.G.A.M. (éd.), *Fleas News*, 1976, n° 6, non paginé (doc. roneo).
- ROTHSCHILD M. Notes of Fleas (Part II): The Internal organs: can they throw any light on relationships within the Order? *Proceedings of the British Entomological Natural History Society*, 1976, 97-110.
- ROTHSCHILD M. Neosomy in fleas, and the sessile life-style. *Journal of Zoology*, London, 1992, 226, 613-629.
- ROTHSCHILD M., SCHLEIN Y. & ITO S. *A colour Atlas of Insect Tissues via the flea*. Wolfe Pub. Ltd., London, 1986, 184 p.
- SMIT F.G.A.M. A new *Echidnophaga* from Africa (Siphonaptera). *The Entomologist*, 1950, 83, 272-274.
- SMIT F.G.A.M. *Handbooks for the identification of British insects. Siphonaptera*. Royal Entomological Society of London, 1957, 1, 16, 94 p.
- SMIT F.G.A.M. A new sand-flea from Ecuador. *The Entomologist*, 1962a, 95, 89-93.
- SMIT F.G.A.M. *Neotunga euloidea* gen. n., sp. n. (Siphonaptera: Pulicidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Entomology, 1962b, 12, 365-377.
- SMIT F.G.A.M. Siphonaptera. In: *Exploration du Parc National de l'Upemba, Mission G.F. de Witte*, 1972, 72, 115-116.
- SMIT F.G.A.M. & WRIGHT A.M. A catalogue of primary type-specimens of Siphonaptera in the British Museum (Natural History). Dept. Entomology, British Museum (Natural History), London, 1978, 71 p. (doc. ronéo.).
- THENIUS E. *Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschliesslich der Hominiden)*. De Gruyter & Co. ed., Berlin, 1969, 722 p.
- TRAUB R. Coevolution of Fleas and Mammals. In: Kim K.C. (ed.), *Coevolution of parasitic arthropods and mammals*, John Wiley and Sons, New York, 1985, 295-437.
- VERCAMMEN P. & MASON D.R. The Warthogs (*Phacochoerus africanus* and *P. aethiopicus*). In: Oliver W.L.R. (éd.), *Pigs, Peccaries, and Hippos*. IUCN, 1993, 75-84.

Reçu le 2 juin 1995
 Accepté le 22 août 1995