LE GENRE *CTENOCEPHALIDES* STILES ET COLLINS, 1930 (SIPHONAPTERA, PULICIDAE)

BEAUCOURNU J.C.* & MÉNIER K.*

Summary : THE GENUS *CTENOCEPHALIDES* STILES & COLLINS, 1930 (SIPHONAPTERA, PULICIDAE)

After a short historical review of this genus and an outline of biogeographical and paleontological origin of this fleas, the 14 taxa are studied (synonymy, repartition, specificity and morphology). A new dichotomic key is given on criteria selected by the authors.

KEY-WORDS : *Ctenocephalides*, Siphonaptera, review, key.

Résumé :

Après un bref historique du genre et une esquisse de ses origines biogéographiques et paléontologiques, les 14 taxa sont étudiés (synonymie, répartition, spécificité et morphologie). Sur les critères sélectionnés par les auteurs, une nouvelle clé dichotomique est donnée.

MOTS CLÉS : *Ctenocephalides*, Siphonaptera, révision, clé.

Le genre *Ctenocephalides* Stiles et Collins, 1930 (*Siphonaptera*, *Pulicidae*) est mondialement connu par deux de ses représentants, *C. canis* (Curtis, 1826) et *C. felis* (Bouché, 1835), puces théoriquement inféodées au chien et au chat domestiques. Ce genre est d'approche taxonomique quelquefois délicate par sa grande homogénéité. Nous voudrions ici, en élargissant le travail de Ménier et Beaucournu (sous presse), tenter une clarification des problèmes qu'il pose, d'autant plus que ses espèces synanthropes présentent un intérêt médical et vétérinaire croissant.

Par ailleurs, nous proposons une nouvelle clé dichotomique du genre. La seule existante, celle de Hopkins et Rothschild (1953), est devenue obsolète, tant par la mise en évidence de nouveaux critères chez des taxons déjà connus, que par la description de quatre espèces (*caprae* Ioff, 1953; *brygooi* Beaucournu, 1975; *chabaudi* Beaucournu et Bain, 1982; *grenieri* Beaucournu et Rodhain, 1995) et d'une sous-espèce nouvelle (*arabicus multispinosus* Smit, 1960).

HISTORIQUE

La première apparition de ces puces dans le monde des « naturalistes » est une série de dessins, remarquablement peints et observés, œuvre de Roesel von Rosenhof parue en 1749, dans la deuxième série de ses « Divertissements sur les Insectes... ». Ils représentent sans ambiguïté ce qui sera plus tard *Ctenocephalides canis*¹. Dugès (1832) sera le premier à noter cette identité, mais il fera, nous le verrons plus loin, l'amalgame avec *C. felis*.

* Laboratoire de Parasitologie et Zoologie appliquée, Faculté de Médecine, Avenue du Prof. Léon-Bernard, F-35043 Rennes Cedex. Correspondance : J.C. Beaucournu.

Tél. : 02 99 33 69 59 – Télécopie : 02 99 33 69 41.

Linné, bien que semblant avoir connu les œuvres de Roesel, ne distinguera pas cette puce de la « puce de l'homme » et ne reconnaîtra, en 1758, que *Pulex irritans* et *Pulex penetrans* (= *Tunga penetrans*). Près de soixante-dix ans plus tard, la confusion entre les diverses puces plus ou moins synanthropes se maintient sous l'appellation de *Pulex irritans*. C'est ainsi, par exemple, que croyant étudier cette dernière espèce, DeFrance (1824) écrit : « il suffit de visiter, pendant l'été surtout, un fauteuil sur lequel un chien ou un chat se sera reposé ; on y trouvera beaucoup d'œufs que ces insectes ont pondus en se plaçant entre l'animal et le corps (le fauteuil) sur lequel il était couché... ». Il s'agit, là encore, d'une observation concernant *Ctenocephalides*, vraisemblablement cette fois *C. felis*.

Bien que les types en soient perdus (Hopkins, 1961), il est évident que les deux premiers taxa ultérieurement placés dans le genre qui nous occupe furent *Pulex canis* Curtis, 1826, décrit des Îles britanniques sur le chien, et *Pulex felis* Bouché, 1835, isolé sur le chat en Allemagne.

Une absence complète, ou presque, de compréhension du statut de ces deux espèces va perdurer plusieurs décennies. Ceci sera dû, en partie, à la confusion qui va régner (pratiquement jusqu'à la moitié du xx^e siècle) entre les divers noms créés, tour à tour, pour désigner ces parasites, omniprésents en Europe, du chien et du chat. Par exemple si *Pulex canis* Dugès, 1832 (p. 157) est bien homonyme de *Pulex canis* Curtis, les dessins qu'il en donne (*op. cit.*, planche IV) sont ceux de *P. felis* alors que, nous l'avons dit, il avait reconnu *C. canis* dans les œuvres de Roesel. *Pulex canis* Bouché, 1835 est un autre homonyme plus récent de *Pulex canis* Curtis. Par contre, *Pulex serraticeps* Gervais, 1844 (nom d'espèce qui fut assez longuement utilisé), *Pulex cati* Mégnin, 1880... sont autant de synonymes de *P. felis* Bouché.

1. Et non *Ceratophyllus* sp. comme le supposait Busvine (1976).

Par ailleurs, Kolenati en 1857 (pour Stiles et Collins (1930) ce serait l'article du même auteur de 1859 qu'il conviendrait de prendre en compte) crée le genre *Ctenocephalus* qu'il caractérise très sommairement et dans lequel il inclue « *hyaenae*, *canis*, *felis*, etc. » (sic!). S'ajoutant au fait que *hyaenae*, actuellement *Chaetopsylla* (*Arctopsylla*) *hyaenae* (Kolenati, 1846), appartient à une famille différente (Vermipsyllidés) et ne présente pas les caractères cités par Kolenati (« ein Kopf-und ein Augententidium »), la situation ne peut s'éclaircir lorsque, deux ans plus tard, Kolenati (1859) crée *Ctenocephalus novemdentatus*, autre synonyme de *C. canis*, et *C. enneodus* autre synonyme de *C. felis*, binômes qui, heureusement, restèrent pratiquement ignorés. Quoi qu'il en soit, ce n'est qu'en 1904 que Baker désigne pour *Ctenocephalus* une espèce-type, à juste titre *Pulex canis* Curtis, qui avait l'antériorité. Cette avalanche de synonymes, d'homonymes, ou de noms douteux (et nous résumons largement le problème), va en bonne logique conduire à un imbroglio et amener les auteurs, soit à nier l'existence de deux espèces distinctes, d'autant plus qu'elles peuvent cohabiter sur le même hôte (Neumann, 1892 ; Baker, 1895 ; Osborn, 1896 ; Brumpt, 1910 et 1913 ; Verdun et Mandoul, 1924), soit à n'en faire tout au plus que des variétés (Railliet, 1895), soit enfin à les considérer comme des sous-espèces (Neumann, 1914). Ce dernier auteur, l'un des premiers à admettre après Oudemans (1909) la validité du genre *Ctenocephalus*, fait à propos de ces puces de belles entorses aux règles de nomenclature : « on peut considérer la puce du chien et celle du chat comme deux sous-espèces de *Ctenocephalus serraticeps* (*C. s. canis* et *C. s. felis*) » (sic !) ; et quelques lignes plus loin, « si on les considère comme des espèces distinctes leurs noms légitimes seront *Ctenocephalus canis* (Curtis) pour celle du chien et *C. felis* (Bouché) pour celle du chat » ! Nous retrouverons encore le binôme *Ctenocephalus serraticeps* dans un article de Bernard et coll. (1947) à propos de la petite épidémie de peste d'Ajaccio.

Depuis 1930 cependant le nom générique *Ctenocephalus* Kolenati, 1857 était devenu caduc car on s'était aperçu qu'il était préoccupé par *Ctenocephalus* Hawle et Corda, 1847, créé pour désigner un trilobite. Stiles et Collins le remplace par *Ctenocephalides* « thus denoting the son (lineal descendant) of *Ctenocephalus* and preserving its place very closely in alphabetical file ».

Quatorze taxa sont actuellement reconnus (13 espèces et une sous-espèce) et nous les citerons par ordre chronologique de description ; le rang taxonomique que nous leur donnons ici et leurs principaux synonymes seront, le cas échéant, discutés :

- *Ctenocephalides canis* (Curtis, 1826)
- *C. felis* (Bouché, 1835)
- *C. rosmarus* (Rothschild, 1907)
- *C. craterus* (Jordan et Rothschild, 1913)
- *C. arabicus* (Jordan, 1925) (= *C. arabicus multispinosus* Smit, 1960)
- *C. crataepus* (Jordan, 1925)
- *C. connatus* (Jordan, 1925)
- *C. felis strongylus* (Jordan, 1925)
- *C. orientis* (Jordan, 1925) (sub nom. *C. felis orientis*) (= *C. caprae* Ioff, 1953)
- *C. paradoxuri* Wagner, 1936

- *C. damarensis* Jordan, 1936 (sub nom. *C. felis damarensis*)
- *C. brygooi* Beaucournu, 1975
- *C. chabaudi* Beaucournu et Bain, 1982
- *C. grenieri* Beaucournu et Rodhain, 1995.

PHYLOGÉNIE ET SPÉCIATION

A l'intérieur des Pulicidés, les Archaeopsyllinés (dont fait partie *Ctenocephalides*) se caractérisent par la possession d'une massue antennaire dont les segments basaux sont partiellement soudés, la présence d'un épaississement pleural sur le mésothorax, d'une falx (ou suture inter-antennaire) fortement sclérotisée, et, enfin, de cténidies génale et pronotale, quelquefois vestigiales, mais généralement développées au moins pour la pronotale.

Quatre genres y sont placés, en plus de *Ctenocephalides* qui est numériquement le plus important : *Archaeopsylla* Dampf, 1908 (deux espèces et une sous-espèce) et *Centetipsylla* Jordan, 1925 (une espèce), parasites d'insectivores, respectivement Érinacéidés et Tenrecidés ; *Aphropsylla* Jordan, 1932, avec deux espèces très mal connues trouvées sur un ou deux rongeurs, un hyracoïde (*Dendrobyrax arboreus*) et un carnivore (*Genetta*) ; enfin *Nesolagobius* Jordan et Rothschild, 1922, monotypique et seulement décrit sur quelques femelles toutes prélevées sur *Nesolagus* « apparently the rarest lagomorph » (Flux, 1990) ce qui laisse peu d'espoir de connaître le mâle de cette puce qui seul permettrait de situer ce genre par rapport aux autres. Les trois premiers cités sont nettement apparentés ; *Ctenocephalides* est bien séparé mais est, sous certains aspects, proche d'*Aphropsylla* ; *Nesolagobius* a l'habitus des Spilopsyllinés, famille voisine et primitivement inféodée comme *Nesolagobius* aux Lagomorphes.

Hopkins (1957) remarque que la principale caractéristique des divers hôtes des puces du genre *Ctenocephalides* est qu'ils sont tous de taille moyenne ; cependant les groupes-hôtes sont très divers puisque, même en excluant les accidentels, on peut citer des carnivores, des artiodactyles, des hyracoïdes, des lagomorphes, des rongeurs, des insectivores, sans parler de la présence fréquente d'une espèce sur l'homme.

De fait, beaucoup de taxa stenoxènes sont effectivement liés à des hôtes dont la taille va aller de celle d'un hérisson à celle d'un chien. Quelques espèces sont nettement euryxènes : la plus remarquable est *C. felis* (et particulièrement *C. f. strongylus*) dont la gamme d'hôtes potentiels s'étend du rat au bovin et à l'homme ; elle se rencontre même sur les poules d'élevage (Ménier et coll., 1997).

Des 13 espèces reconnues, une seule, *C. canis* est paléarctique (car si l'aire primitive de *C. f. felis* le fut également, ce taxon a comme souche *C. f. strongylus*, nous en reparlerons) ; deux sont orientales, *C. orientis* et *C. paradoxuri* ; dix, enfin, sont afrotropicales, *C. rosmarus*, *C. craterus*, *C. crataepus*, *C. connatus*, *C. felis (strongylus)*, *C. damarensis*, *C. brygooi*, *C. chabaudi*, *C. grenieri* et *C. arabicus*, cette dernière toutefois débordant sur la sous-région méditerranéenne de la région paléarctique. Il semble donc peu contestable que le foyer d'apparition du genre *Ctenocephalides* soit le continent africain.

La répartition des Archaeopsyllinés peut corroborer ce fait : *Archaeopsylla* est paléarctique (y inclus la sous-région méditerranéenne), *Nesolagobius* est oriental (endémique de Sumatra), mais *Aphropsylla* et *Centetipsylla* sont afrotropicaux, le premier cantonné à l'Afrique centrale, le second endémique de Madagascar, comme *Ctenocephalides brygooi* d'ailleurs. D'une part, ceci copie la distribution de *Ctenocephalides*, d'autre part aucun Archaeopsylliné n'est originaire des régions australienne, néotropicale ou néarctique.

En ce qui concerne la spécificité, on note que trois *Ctenocephalides* sont strictement liés aux Carnivores : *canis*, *paradoxuri* et *brygooi*; quatre par contre sont inféodés aux Hyracoides ou Damans : *arabicus*, *rosmarus*, *craterus* et *grenieri*; sans doute devra-t-on y placer *chabaudi*, dont l'hôte réel demeure énigmatique (Colyn et coll., 1994), hôte qui pourrait bien être un *Dendrohyrax*.

Il est intéressant de mettre en parallèle la répartition des espèces sténoxènes de carnivores (respectivement paléarctique, orientale et malgache) et l'origine de ceux-ci : ils sont, semble-t-il, apparus à l'Eocène, soit en Laurasie, soit plus précisément en zone néarctique. Cette spécificité correspondrait donc à des phénomènes de captures.

Si l'on considère les Hyracoides, on relève qu'apparus également à l'Eocène, leurs fossiles nous sont connus de la sous-région méditerranéenne jusqu'à l'Afrique du Sud. C'est, à des détails près, la répartition actuelle des Damans et de la majorité des *Ctenocephalides*.

Ces deux arguments, spécificité et paléontologie de leurs hôtes, nous paraissent désigner les Hyracoides comme hôtes primitifs² du genre *Ctenocephalides*.

CRITÈRES TAXONOMIQUES

Les difficultés rencontrées dans la diagnose des taxa du genre *Ctenocephalides* tiennent à plusieurs faits liés à l'homogénéité de ces puces :

- l'habitus est si caractéristique que la diagnose de genre peut se faire à la loupe. L'espèce est alors quelquefois « choisie » en fonction des publications les plus accessibles au déterminateur. C'est ainsi qu'il a déjà été relevé (Hopkins, 1947 ; Beaucournu et Kock, 1990) qu'en zone afrotropicale *C. felis strongylus* était souvent identifié à tort comme étant *C. canis* sur le seul critère du profil céphalique ; il en est de même pour *C. orientis* en Asie (Hopkins, 1961 ; Klein, 1971). En zones paléarctique ou néarctique lors d'enquêtes épidémiologiques, sur la Peste en particulier, le *Ctenocephalides* collecté fut souvent baptisé en fonction de l'hôte : or, on sait par exemple que les chiens urbains sont beaucoup plus souvent infestés par *C. felis* que par *C. canis* (Beaucournu, 1973) ;
- les critères retenus par l'incontournable monographie de Hopkins et Rothschild (1953) sont quelquefois en contradiction avec les données d'autres auteurs travaillant sur du matériel nouveau (Smit, 1960) ou beaucoup plus abondant (De Meillon et coll., 1961 ; Haeselbarth, 1966).

2. Les Hyracoides sont les hôtes uniques du genre *Procaviopsylla* Jordan et Rothschild, 1908 (Siphonaptera, Pulicidés, Xenopsyllinés) dont actuellement sept taxa sont connus, tous de répartition afrotropicale.

Nous avons donc essayé de considérer comme caractères taxonomiques fondamentaux ceux qui dans d'autres genres ou familles montraient un grand taux de stabilité. Deux d'entre eux nous ont paru prioritaires :

- le nombre de spinules plantaires du segment tarsal distal de la patte I du mâle (éventuellement des autres pattes et, ce, exceptionnellement dans les deux sexes). Généralement la spinule est unique et est alors accompagnée d'une soie plus longue, plus ou moins épaissie ;
- la présence, ou l'absence, de soies sur le sternite abdominal II, ou sternite basal (le sternite I n'existant pas chez les Siphonaptères).

Parmi les éléments d'intérêt secondaire (car ayant soit une variabilité certaine, soit une appréciation délicate, voire subjective), nous plaçons la longueur des segments tarsaux et celle des soies de certains de ces segments. Le nombre d'encoques tibiales portant des soies fortes est, statistiquement, d'un grand intérêt ; de même, le nombre d'épines génales et leur forme (épaisseur, longueur) est, sauf chez *C. arabicus*, d'une relative fixité intraspécifique. Mais il est important de tenir compte d'un éventuel pivotement de la capsule céphalique autour de l'axe thoracique, car cela peut modifier considérablement les critères d'épaisseur et surtout de longueur. La cténidie pronotale montre une variabilité intraspécifique mais peut être utilisable sur des séries de même origine.

Si les genitalia externes sont d'une homogénéité décourageante (à l'exception de celles de *C. chabaudi*), en revanche l'aedeagus peut se révéler d'un extrême intérêt. Chez diverses espèces, il peut suffire à l'identification, bien qu'il soit toujours préférable d'utiliser le maximum de caractères (Ménier et Beaucournu, sous presse) ; une fois encore *C. chabaudi* est à part : cet organe y est de morphologie unique et, si ce seul critère était envisagé, il justifierait la création d'un sous-genre propre à cette espèce. Chez tous les autres taxa, il faut attacher de l'importance à l'*hamulus*, aux divers lobes et au *tubus interior*. La terminologie adoptée est celle de Günther (1961), complétée par Ménier et Beaucournu (*op. cit.*).

Chez la femelle la spermathèque (Fig. 18), et en particulier le rapport de longueur *bulga/billa*, comme l'angulation, ou la courbure de cette dernière, sont intéressants mais peuvent montrer une grande variabilité intraspécifique ; l'étude des divers *ducti* nous paraît décevante et inutilisable. Nous ne les retiendrons pas ici, en dehors de la spermathèque de morphologie unique de *C. paradoxuri* (Fig. 19).

Notons enfin que, contrairement à ce que l'on observe chez de nombreux genres appartenant à diverses familles (Pulicidés, Rhopalopsyllidés, Ceratophyllidés...), la forme de la griffe tarsale nous paraît homogène en dépit de la diversité des hôtes parasités par le genre *Ctenocephalides* : il est possible que la structure des poils, chez les hôtes primaires, ne soit pas significativement différente.

ÉTUDE DES ESPÈCES

Elles sont citées dans l'ordre chronologique de description, à l'exception de la sous-espèce *strongylus*. Tous les caractères utilisables pour l'identification ne sont pas repris ici, mais tous ceux que nous avons retenus

sont donnés, dans le même ordre pour toutes les espèces, qu'ils soient présents ou non, afin qu'une comparaison valable puisse être faite par le lecteur.

Nous avons limité les illustrations (toutes originales) à ce qui nous a paru indispensable. Il faut noter que chez certaines espèces l'aedeagus n'avait jamais été figuré jusqu'au travail de Ménier et Beaucournu (*op. cit.*); de même, la capsule céphalique de taxa tels que *C. rosmarus* ou *C. paradoxuri*, *inter alia*, n'était connue que par les dessins originaux fatalement incomplets. Il semblait donc utile d'en proposer des figures inédites, donnant les critères actuellement retenus et permettant une bonne comparaison par rapport aux espèces plus répandues ou plus souvent figurées.

1 – CTENOCEPHALIDES CANIS (Curtis, 1826)

Synonymie : *Pulex canis* Curtis, 1826; *Pulex canis* Dugès, 1832 (*partim*); *Pulex canis* Bouché, 1835; *Ctenocephalus canis*: Kolenati, 1857; *Ctenocephalus novemdentatus* Kolenati, 1859; *Pulex serraticeps* Gervais, Mégnin, 1895 (*nec* Gervais, 1844); *Ctenocephalus canis* Curtis, Baker, 1904; *Ctenocephalides canis* (Curtis): Stiles et Collins, 1930.

Répartition : primitivement paléarctique, *C. canis* peut actuellement se rencontrer dans la plupart des pays mais nous rappelons qu'il y a eu de fréquentes confusions avec *C. f. strongylus* et *C. orientis*. Elle est beaucoup plus rare, hors de sa zone d'origine, que *C. felis* et nous ne possédons aucune preuve, à l'inverse de cette dernière, qu'elle soit devenue savatique en dehors de la région holarctique.

Hôtes : l'hôte primaire en zone paléarctique occidentale semble être le renard roux, *Vulpes vulpes*; d'autres canidés, le chacal (sans doute le loup), le chien vivant en conditions naturelles, sont également de très bons hôtes. Par contre, le blaireau, *Meles meles* (Mustélidé) n'est pas parasité malgré sa fréquente cohabitation avec le renard.

L'immense majorité des captures de cette puce hors de la zone holarctique vient du chien domestique avec qui elle fut introduite.

Matériel étudié et origine : environ 1200 exemplaires, provenant de France, Espagne, Portugal, Italie, Turquie, Israël, Algérie, Maroc, Afrique du Sud.

Diagnose : capsule céphalique arrondie dans les deux sexes (Fig. 1 et 2). Cténidie génale de sept à huit épines, la première nettement plus courte que la seconde. Processus génal pourvu d'une épine³. Pas de microsoies chez la femelle au-dessus de la fossette antennaire. Deux «rangs» de soies occipitales (non compris le rang submarginal postérieur), d'une à deux soies. Cténidie pronotale de 14 à 18 épines. Trois soies, au moins d'un côté, sur le métépisternum. Une spinule tarsale plantaire présente sur le tarse I du mâle. Huit encoches portant des soies développées ou spiniformes sur la marge dorsale (ou postérieure) du tibia III. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* (Fig. 13) dont la largeur et la longueur sont sensiblement de la même valeur, avec un crochet ventral. Présence d'une dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior*.

3. Comme pour tous les caractères liés à la chétotaxie, des variations sont possibles; nous avons vu, exceptionnellement, des exemplaires sans épine ou avec deux épines jointives. Cette remarque est valable pour toutes les espèces.

2 – CTENOCEPHALIDES FELIS (Bouché, 1835)

2A – C. FELIS FELIS

Synonymie : *Pulex felis* Bouché, 1835; *Pulex canis* Dugès, 1832 (*partim*, *nec* Curtis, 1826); *Pulex serraticeps* Gervais, 1844; *Ctenocephalus felis*: Kolenati, 1857; *Ctenocephalus enneodus* Kolenati, 1859; *Pulex cati* Mégnin, 1880; *Ctenocephalus serraticeps* var. *murina* Tiraboschi, 1904; *Ctenocephalus felis felis* (Bouché), Jordan, 1925; *Ctenocephalides felis* (Bouché): Stiles et Collins, 1930 (seuls les principaux synonymes sont donnés).

2B – C. FELIS STRONGYLUS (Jordan, 1925)

Synonymie : *Ctenocephalus felis strongylus* Jordan, 1925; *Ctenocephalides felis strongylus* (J., 1925): Stiles et Collins, 1930.

Répartition : la forme nominative est pratiquement cosmopolite, à l'exception des zones selvatiques d'Afrique intertropicale et méridionale et, *pro parte*, du Sud-Est asiatique. *C. f. strongylus*, qui est la forme primitive, n'est connue que de la région afrotropicale, y compris l'Arabie saoudite et la sous-région malgache où elle fut introduite. Hoogstraal et Traub (1966) la signale cependant en Égypte.

Hôtes : l'hôte primaire de *C. felis* pourrait être un petit carnivore félinid ou viverridé. Si l'on considère la forme nominative, ce pourrait être le chat (domestique et importé sans doute du sud-est méditerranéen) qui serait concerné. Par contre, sous notre actuel climat, ni le chat sauvage *Felis silvestris*, ni la genette *Genetta genetta* ne paraissent héberger normalement cette puce. *C. f. strongylus* est également fréquent sur divers petits carnivores. Toutefois, et nous l'avons déjà signalé, *C. felis s.l.* est pratiquement euryxène. La liste des animaux sur lesquels des déserteurs sont signalés est apparemment sans limite (cf. par exemple Hopkins et Rothschild (1953) pour une vision générale ou Beaucournu et Launay (1990) pour le Bassin méditerranéen occidental). Par ailleurs, et ceci a un intérêt vétérinaire et économique, c'est la puce la plus fréquemment rencontrée sur les animaux domestiques (sans parler des chats et des chiens): bovins, ovins, caprins,... mais aussi équins et porcins et, enfin, l'homme. Celui-ci constitue un hôte classique en Afrique centrale (Devignat, 1952; Heymer, *in litt.*, février 1976, JCB *det.*) et dans certaines îles du Pacifique (Vanuatu: Beaucournu, non publié) par exemple. Les pullulations estivales de *C. f. felis* en zone holarctique sont des phénomènes de «civilisation» où l'homme seul ne semble pas pouvoir assurer la survie à long terme du parasite. Toutefois l'incidence de diverses rickettsies (*Rickettsia henselae*, *R. felis*) en pathologie humaine, donne un intérêt médical certain à cette puce.

Matériel étudié et origine :

– *C. f. felis* : environ 5000, provenant de France, Espagne, Baléares, Portugal, Italie, Malte, Turquie, Israël, Maroc, Éthiopie, Somalie, Sénégal, Afrique du Sud, Vietnam, Cambodge, Japon, Nouvelle-Zélande, Nouvelle-Calédonie, Vanuatu (ex Nouvelles-Hébrides), Archipel Bismarck, Chili, Paraguay, Brésil, Guyane française, Martinique, États-Unis.
– *C. f. strongylus* : environ 500, provenant d'Afrique du Sud, Arabie séoudite, Burkina-Faso, Burundi, Cameroun, Centre Afrique, Congo Brazzaville, Côte d'Ivoire, Éthiopie, Gabon, Guinée, Kenya, Liberia, Madagascar, Mali, Nigeria, Sénégal,

1

2

3

4

5

6

Fig. 1-6. – Capsules céphaliques et éventuellement pronotum d'espèces du genre *Ctenocephalides*. 1: *C. canis* mâle, Espagne ; 2: *C. canis* femelle, France ; 3: *C. felis felis* mâle, Espagne ; 4: *C. felis felis* femelle, Maroc ; 5: *C. rosmarus* mâle, Éthiopie ; 6: *C. rosmarus* femelle, Éthiopie. Noter l'épine génale postérieure de *C. canis* qui est ici dédoublée (cf. note infra-paginale 3).

Somalie, Soudan, Togo, Zaïre (ou Congo Kinshasa), Zimbabwé.

Les « *Ctenocephalides canis* » signalés, *inter alia*, du Mali (ex Soudan français) par Curasson (1925), comme ceux du Nigéria par Opasina (1983), causant respectivement des nuisances aux moutons et aux chèvres, appartiennent à cette sous-espèce (Ménier et coll., 1997).

Diagnose : capsule céphalique arrondie chez *C. f. strongylus* (ce qui nous semble un caractère primitif) ou allongée, particulièrement chez les femelles, pour *C. f. felis* (Fig. 3 et 4). Ce critère « allongement de la tête » ne se retrouve que chez *C. paradoxuri* (Fig. 9 et 10). Cténidie génale de huit épines, les deux premières subégales. Processus génal avec une épine. Pas de microsoies au-dessus de la fossette antennaire chez la femelle. Deux rangs de soies occipitales, généralement de une soie chacune. Cténidie pronotale de 14 à 16 épines chez les mâles de *C. f. felis*, 12 à 16 chez ceux de *C. f. strongylus*; 16 à 18 chez les femelles de *C. f. felis*, 14 à 16 chez celles de *C. f. strongylus*. Deux soies sur le métépisternum. Une spinule tarsale plantaire sur le tarse I du mâle. Six encoches portant des soies développées ou spiniformes sur la marge postérieure du tibia III. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* (Fig. 14) petit, environ 2,5 fois plus long que large, avec un crochet ventral. Généralement pas de dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior* mais un simple renflement.

3 – CTENOCEPHALIDES ROSMARUS (Rothschild, 1907)

Synonymie : *Ctenocephalus rosmarus* Rothschild, 1907 ; *Ctenocephalides rosmarus* (R., 1907) : Stiles et Collins, 1930. Nous avons pu examiner « l'espèce non décrite » évoquée par Beaucournu et Rodhain (1995) sur la foi de renseignements erronés : il s'agit en fait de *C. rosmarus*.

– Répartition : seulement signalé d'Éthiopie : Chalenko, ou Tchalenko, *terra typica* (Province de Harerge), Kutaber (Province de Wollo) et Dinsho, ou Dinshu (Province de Bâle). Il s'agit de stations d'altitude (respectivement 2 500 à 2 700 m pour Kutaber et 3 000 m pour Dinsho).

– Hôtes : tous les exemplaires ont été prélevés sur Damans : *Procapra capensis* (= *Hyrax habessinica*) et *Heterohyrax brucei*.

Matériel étudié et origine : neuf mâles, 15 femelles (dont deux femelles, manifestement paratypes⁴, au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, le reste appartenant au British Museum (Nat. Hist.)). Ce matériel couvre l'ensemble des stations connues.

Diagnose : capsule céphalique arrondie (Fig. 5 et 6). Cténidie génale de une ou deux épines, situées très antérieurement; lorsqu'il y en a deux, elles peuvent être de taille inégale, la première étant alors la plus grande; leur longueur est au moins égale au plus grand diamètre de l'œil (comme chez toutes les autres espèces, sauf éventuellement *C. arabicus*, cf. *infra*). Il est hautement probable étant donnée l'asymétrie constatée chez de nombreux exemplaires qu'il se ren-

contrera des individus sans cténidie génale ou, éventuellement avec trois épines (comme chez le matériel-type de *C. arabicus*). Processus génal sans épine. Pas de microsoies au-dessus de la fossette antennaire chez la femelle. Rangées occipitales de une (ou zéro rarement) et une ou deux soies. Cténidie pronotale de 11 à 14 épines chez les mâles, 12 à 16 chez les femelles. Deux soies sur le métépisternum. Deux spinules plantaires sur le tarse I du mâle (une chez la femelle accompagnée d'une soie non spiniforme). Six à huit encoches sur la marge postérieure du tibia III : les deux éventuellement manquantes sont la sixième et plus rarement la troisième, par glissement sur la face latérale de la soie correspondante. Normalement pas de soie sur le sternite II (exceptionnellement une peut être présente). *Hamulus* (Fig. 15) arrondi à son extrémité distale et sans crochet ventral. Pas de dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior*.

4 – CTENOCEPHALIDES CRATERUS (Jordan et Rothschild, 1913)

Synonymie : *Ctenocephalus craterus* Jordan et Rothschild, 1913 ; *Ctenocephalides craterus* (J. et R., 1913) : Stiles et Collins, 1930.

Répartition : Kenya, région des Monts Aberdare.

Hôtes : bien que cette puce ait été récoltée sur divers hôtes, elle est considérée comme parasite de *Dendrohyrax arboreus* (= *D. crawshayi*) (Hyracoïdes) : cf., par exemple, Hopkins (1947).

Matériel étudié et origine : trois mâles et trois femelles, dont le lectotype, le lectoallotype et deux paralectotypes⁵, tous au British Museum (Nat. Hist.). Nous ne connaissons pas de références bibliographiques originales postérieures à la compilation de Hopkins et Rothschild (1953).

Diagnose : capsule céphalique (Fig. 7 et 8) à front vertical chez les mâles, subvertical ou discrètement arrondi chez les femelles (c'est donc la morphologie la plus opposée à celle de *C. f. felis* femelle). Cténidie génale de sept épines (six chez un mâle), relativement longues, nettement non jointives à la base. Processus génal avec une épine. Pas de microsoies au-dessus de la fossette antennaire chez la femelle. Deux rangées de soies occipitales, respectivement de une et une ou deux : les six exemplaires examinés ont, au moins d'un côté, deux soies pour la deuxième rangée. Cténidie pronotale de 15 à 16 épines chez les mâles, 16 à 18 chez les femelles. Généralement deux soies sur le métépisternum (un mâle et une femelle ont une seule soie, respectivement d'un seul côté et bilatéralement). Deux spinules plantaires sur le tarse I du mâle (la soie classique est donc ici spiniforme). Six encoches sur la marge postérieure du tibia III (l'une des femelles en a sept, d'un seul côté). Sternite II dépourvu de soie. *Hamulus* arrondi à son extrémité distale et sans crochet ventral. Pas de dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior*.

5 – CTENOCEPHALIDES ARABICUS (Jordan, 1925)

Synonymie : *Ctenocephalus arabicus* Jordan, 1925 ; *Ctenocephalides arabicus* (J. 1925) : Stiles et Collins, 1930 ; *Cte-*

4. Rothschild (1907) n'indique pas sur combien d'exemplaires il décrit *rosmarus* mais les données mentionnées sur les étiquettes sont les mêmes pour les exemplaires de Paris et de Londres.

5. Contrairement à ce qu'écrivent Hopkins et Rothschild (1953), les descripteurs n'ont désigné ni holotype, ni allotype, ni paratypes. Les spécifications ci-dessus, portées sur les étiquettes du British Museum, sont celles de Smit et Wright (1978b).

nocephalides arabicus multispinosus Smit, 1960; *Ctenocephalides arabicus multispinosus* (sic) Smit, Lewis, 1964 (*lapsus calami*); *Ctenocephalides arabicus multispinosus* (sic) Smit, Cheetham, 1988 (*lapsus calami*); *Ctenocephalides arabicus multispinosus* Smit, 1960 : synonyme de *C. arabicus*, Lewis et Lewis, 1989.

Répartition : c'est le seul *Ctenocephalides*, non synanthrope, à montrer une répartition afrotropicale et paléarctique (sous-région méditerranéenne). Il est connu du Yémen (*terra typica*), d'Israël (*terra typica* de *C. a. multispinosus*) et du Liban.

Hôtes : toutes les captures proviennent de divers *Procavia* (Hyracoides) actuellement regroupés sous le nom de *P. capensis*.

Matériel étudié et origine : un couple du Liban, provenant de la collection R.E. Lewis.

Diagnose : capsule céphalique arrondie. Cténidie génale de trois (et non une : cf Smit, 1960) à sept épines de petite taille (la plupart de taille inférieure au diamètre de l'œil). Processus génal avec épine. Pas de microsoies au-dessus de la fossette antennaire chez la femelle. Deux rangées de soies occipitales, chacune d'une soie. Cténidie pronotale de dix épines chez le mâle, 12 chez la femelle. Deux soies sur le métépisternum. Tarse I du mâle (mais aussi de la femelle), comme les tarsi II et III des deux sexes, portant cinq à six soies spiniformes plantaires. Sept encoches sur la marge postérieure du tibia III. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* dont la largeur et la longueur sont sensiblement de même valeur, avec crochet ventral. Présence d'une dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior*.

6 – CTENOCEPHALIDES CRATAEPUS (Jordan, 1925)

Synonymie : *Ctenocephalus crataepus* Jordan, 1925; *Ctenocephalides crataepus* (J., 1925) : Stiles et Collins, 1930.

Répartition : Afrique intertropicale : actuellement connu du Kenya, Uganda, Nigeria, Niger, Côte d'Ivoire, Sierra Leone, Guinée-Bissau, Sénégal, soit « de 17° 26 N à 36° 32 E avec une variation latitudinale de 0° 16 N à 14° 40 N » (Colyn et coll., 1994).

Hôtes : un insectivore érinacéidé et un rongeur sciuridé sont régulièrement nommés, les autres signalements proviennent manifestement d'hôtes accidentels. Dans l'Est africain et en particulier au Kenya, en Uganda, un *Xerus* (sciuridé) est seul cité ; au Nigeria, au Niger, en Côte d'Ivoire et au Sénégal, *Atelerix* (érinacéidé) est l'hôte classique bien que Hopkins et Rothschild (1953) signalent une série de captures sur *Xerus*. En Guinée-Bissau, la seule récolte publiée vient de *Xerus* (Hopkins et Rothschild, *op. cit.*). *Xerus erythropus*, comme *Atelerix albiventris*, qui sont les espèces en cause, ont une aire de répartition qui recouvre et dépasse largement la dispersion connue de *C. crataepus*. Des études écologiques, et taxonomiques, sont manifestement à réaliser pour expliquer cette curieuse ambivalence de spécificité.

Matériel étudié et origine : une quinzaine provenant d'Afrique occidentale : Sénégal, Niger.

Diagnose : capsule céphalique arrondie. Cténidie génale de huit épines relativement courtes et fortes, la première petite par rapport à la deuxième. Processus génal avec une épine. Pas de microsoies au-dessus de la fossette antennaire de la femelle. Deux rangs de soies occipitales, chacun d'une soie.

Cténidie pronotale de 14 épines en général. Deux soies sur le métépisternum. Tarse I du mâle avec une spinule plantaire. Six encoches sur la marge postérieure du tibia III. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* petit, environ 2,5 fois plus long que large, avec crochet ventral. Présence d'une dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior*.

7 – CTENOCEPHALIDES CONNATUS (Jordan, 1925)

Synonymie : *Ctenocephalus connatus* Jordan, 1925; *Ctenocephalides connatus* (J., 1925) : Stiles et Collins, 1930 ; non *Ctenocephalides connatus* (Jordan), Grenier et coll., 1961. Répartition : espèce purement sud-africaine (Hopkins, 1947 ; De Meillon et coll., 1961) : Afrique du Sud, Sud-Ouest africain, Botswana. Elle n'est signalée, à notre connaissance, ni d'Angola, ni du Zimbabwe, ni du Mozambique ; la mention de cette espèce au Cameroun est erronée (cf. *C. grenieri*). Hôtes : *C. connatus* semble avoir comme hôte primaire le rongeur sciuridé *Xerus inauris*, ce qui pourrait expliquer en partie sa répartition, bien que cet écureuil terrestre déborde vers le nord l'aire connue de la puce ; secondairement, elle se rencontre sur divers petits carnivores herpestidés (*Suricata*, *Cynictis*), prédateurs de *Xerus inauris*.

Matériel étudié et origine : environ 80, toutes d'Afrique du Sud (I. Horak *rec.* pour la majorité).

Diagnose : capsule céphalique arrondie, ce caractère étant plus ou moins net chez certaines femelles. Cténidie génale de sept épines chez le mâle, huit chez la femelle. Processus génal avec une épine. Pas de microsoies chez la femelle au-dessus de la fossette antennaire. Soies occipitales : première rangée absente (ou réduite à une microsoie), deuxième rangée représentée par une soie (souvent peu développée). Cténidie pronotale de 16 à 18 épines chez le mâle, 17 à 21 chez la femelle. Deux soies sur le métépisternum. Tarse I du mâle portant quatre à six soies spiniformes plantaires. Six encoches sur la marge postérieure du tibia III. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* dont la largeur et la longueur sont sensiblement de même valeur, avec crochet ventral. Présence d'une dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior*. Lobe latéral très développé.

8 – CTENOCEPHALIDES ORIENTIS (Jordan, 1925)

Synonymie : *Ctenocephalus felis orientis* Jordan, 1925; *Ctenocephalides felis orientis* (J., 1925) : Stiles et Collins, 1930; *Ctenocephalides felis orientis* (Jordan, 1925), Hopkins et Rothschild, 1953; *Ctenocephalides caprae* Ioff, 1953 : Smit et Wright, 1978a; *Ctenocephalides orientis* (Jordan, 1925) : Li, 1963 (*teste* Liu Zhiying et coll., 1986); *Ctenocephalides orientis* (Jordan, 1925), Haeselbarth 1966; *Ctenocephalides orientis* (Jordan, 1925), Smit et Wright, 1978b; *Ctenocephalides orientis* (Jordan, 1925), Cheetham, 1988.

A de très nombreuses reprises *C. orientis* fut identifié, dans la région orientale, sous le nom de *C. canis* (cf. *supra*). Nous ne citerons que la plus ancienne des erreurs que nous ayons pu déceler (exemplaires au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) : Rothschild (1911) cite 15 « *C. canis* » des Célèbes, à une époque, il est vrai, où le taxon *orientis* n'était pas encore isolé (étiquette rectifiée en « *felis* » par F.G.A.M. Smit).

Le statut de « bonne espèce » pour *C. orientis*, est proposé par Hopkins (1961) : « There is a possibility that *orientis*

would be better regarded as a full species than as a subspecies of *C. felis*, since it is found with the nominate subspecies of the latter in many areas but no intermediates have been observed». Ce rang est admis, mais sans indication de «statut nouveau» par Haeselbarth (1966) «...This seems to be evidence enough to concede *C. orientis* specific rank». Cet auteur ignorait vraisemblablement le travail (que nous n'avons pu consulter) de Li (1963). Holland (1969) écrit, à propos de la Nouvelle-Guinée «according to F.G.A.M. Smit (in litt.), *orientis* is no longer considered a subspecies of *felis*», mais il classe ses exemplaires (qui sont *orientis*) comme «*C. felis* (Bouché)». Rostigayev et Grokhovskaya (1966), comme Klein (1971) maintiennent *C. orientis* au rang de sous-espèce. Lewis, Lewis et Maser (1988) l'admettent également implicitement en écrivant à propos de *C. f. felis* «The other three subspecies of *C. felis* occur in Africa and the Orient».

Répartition : espèce très largement dispersée par l'homme, de l'Iran aux îles du Pacifique ; Sri-Lanka (ex Ceylan) (*terra typica*), Inde, Népal, Iran, Ouzbekistan, Azerbaïdjan, Arménie, Myanmar (ex Birmanie), Cambodge, Vietnam, Chine, Malaisie, Sumatra, Java, Bornéo, Sulawesi (ex Célèbes), Moluques, Nouvelle-Guinée, Îles Mariannes, Îles Carolines. Un unique signalement dans un port de Somalie est une introduction accidentelle, apparemment non suivie de l'implantation de l'espèce. Nous n'avons identifié que *C. f. felis* en Nouvelle-Calédonie, au Vanuatu et dans l'Archipel Bismark.

Hôtes : sans doute peu différents, au niveau des Familles, de ceux de *C. felis*. Seuls, pratiquement, les hôtes domestiques sont connus : chien, ovin, caprin (*Ctenocephalides caprae* !), porc et homme...

Matériel étudié et origine : 21 mâles, 36 femelles provenant du Cambodge, du Vietnam, de Chine, du Myanmar, du Népal et du Sulawesi (matériel en collection).

Diagnose : capsule céphalique arrondie. Cténidie génale de huit épines, la première un peu plus courte que la seconde. Processus génal avec une épine. Présence de deux à huit microsoies au-dessus de la fossette antennaire de la femelle. Deux rangs de soies occipitales, d'une soie chacune. Cténidie pronotale de 16 épines chez le mâle (un seul exemplaire en a 17) et de 15 à 19 chez la femelle. Deux soies sur le métépisternum. Une soie spiniforme plantaire sur le tarse I du mâle. Sept encoches à la marge postérieure du tibia III : une soie épaissie entre les encoches 2 et 3 à la place de la microsoie de *C. felis*. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* dont la longueur et la largeur ont sensiblement la même valeur avec crochet ventral. Pas de dent sur le bord antéro-dorsal du *tubus interior*.

9 – CTENOCEPHALIDES PARADOXURI Wagner, 1936

Synonymie : néant.

Répartition : endémique de Sri-Lanka (Ceylan).

Hôtes : les hôtes sont des carnivores, *Paradoxurus (zeylonensis et hermaphroditus)* (Viverridé) pour cinq individus, trois exemplaires proviennent d'*Herpestes viticollis* (Herpestidé). Le Catalogue de Hopkins et Rothschild (1953) regroupe la quasi totalité de ce qui était connu ; en y ajoutant une femelle allotype notée par Smit et Wright (1965) dans la collection J. Wagner à Hambourg nous retrouvons trace de six

individus (trois mâles, trois femelles) dans deux instituts. Seul *P. zeylonensis* est endémique de Sri-Lanka.

Matériel étudié et origine : trois mâles, dont l'holotype, et trois femelles, dont un paratype, prêt par le British Museum. Ce matériel inclut un couple sur *Herpestes viticollis* obtenu par le British Museum après la parution du Catalogue.

Diagnose : profil de la capsule céphalique (Fig. 9 et 10) comme chez *C. f. felis*, c'est-à-dire subarrondi chez le mâle, fuyant chez la femelle. Sept épines génales dans les deux sexes (les deux premières subégales). Pas d'épine sur le processus génal. Pas de microsoies au-dessus de la fossette antennaire chez la femelle. Deux rangées de soies occipitales respectivement de une et deux soies bien développées. Cténidie pronotale de 14 épines chez les mâles, 14 ou 15 chez les femelles examinées. Deux soies sur le métépisternum. Cinq à six soies spiniformes plantaires (incluant alors la soie allongée, devenue de plus épaissie) sur le tarse I du mâle. Six encoches sur la marge postérieure du tibia III chez cinq exemplaires sur six (les encoches manquantes sont les troisième et sixième) ; sept encoches chez une femelle par présence bilatérale d'une soie épaissie dans la troisième. Pas de soies sur le sternite II. *Hamulus* dont la largeur et la longueur ont sensiblement la même valeur, avec crochet ventral. Pas de dent sur le bord antéro-dorsal du *tubus interior*. Spermathèque caractéristique (Fig. 19).

10 – CTENOCEPHALIDES DAMARENSIS Jordan, 1936

Synonymie : *Ctenocephalides felis damarensis* Jordan, 1936 ; *Ctenocephalides felis* ssp. n.?, Smit, 1955 ; *Ctenocephalides damarensis* Jordan, 1936 : Beaucournu, 1975 (statut nouveau précisé) ; *Ctenocephalides felis damarensis* Jordan, 1936, Cheetham, 1988.

La majorité des auteurs persiste à classer *C. damarensis* comme sous-espèce de *C. felis*.

Il semble que les dissensions concernant *damarensis* viennent de deux points :

– d'abord la trop grande importance donnée au caractère «courbure céphalique». On sait que le matériel type avait le front fuyant de *C. felis felis*, et ceci est réaffirmé par Hopkins et Rothschild (1953). Toutefois dès 1961, De Meillon et coll. contestent cette généralisation : «...most male specimens in our collection, however, have a rounded frons».

– enfin, l'ignorance, ou la non prise en compte, de la sténoxénie de cette puce s'opposant à l'euryxénie de *C. felis* et particulièrement de *C. f. strongylus*, sympatrique de *C. damarensis*. De Meillon et coll. (*op. cit.*) écrivent : «We have a strong suspicion, however, that the true status of these fleas [le genre *Ctenocephalides*] in Southern Africa is best reflected by placing them as follows :

Ct. canis, parasite of domestic dogs, rare.

Ct. felis felis (syn. *Ct. felis strongylus*) parasite of domestic animals, exceedingly common⁶.

Ct. connatus, parasite of wild animals (mostly ground squirrels).

Ct. damarensis, parasite of wild animals (mostly hares)⁷..».

6. De Meillon et coll. conservaient le binôme *felis felis*, car à cette date, *orientis* en était considérée comme une sous-espèce.

7. Segerman (1966), dans sa réédition et remise à jour de l'ouvrage de De Meillon, a malheureusement fait sauter ce passage très intéressant, et revient ainsi à la conception ancienne.

7

8

9

10

11

12

Fig. 7-12. — Capsules céphaliques et pronotum d'espèces du genre *Ctenocephalides*. 7 : *C. craterus* mâle, Kenya ; 2 : *C. craterus* femelle, Kenya ; 9 : *C. paradoxuri* mâle, Sri-Lanka ; 10 : *C. paradoxuri* femelle, Sri-Lanka ; 11. *C. damarensis* mâle, Afrique du Sud ; 12 : *C. damarensis* femelle, Afrique du Sud.

Haeselbarth (1966), conserve le statut de sous-espèce à *damarensis*, mais discutant de la spécificité écrit : « In contrast [avec *C. felis strongylus*] *f. damarensis* is most often found on hares, but Viverridae, small Felidae and sometimes jackals and foxes are also infested ». La contamination d'un prédateur par sa proie est suffisamment classique pour que dans certains cas, le prédateur devienne hôte secondaire (Smit, 1966 ; Beaucournu, 1973 ; présent travail avec *C. connatus*), voire primaire si la proie disparaît (Beaucournu, 1980).

Récemment, enfin, Louw et coll. (1995), ignorant le travail de Beaucournu (1975), notent que « The recovery of *C. felis damarensis* from scrub hares [*Lepus saxatilis*]... and this time in monospecific infestations, reinforces the opinion expressed by De Meillon *et al.* (1961) that this flea deserves the status of a species in its own right and not that of a subspecies of *C. felis*, the cat flea... The prevalence of *C. felis damarensis* on scrub hares varied between 63,6 and 91,2% indicating that these animals must be regarded as preferred hosts of this flea ».

La position de ces divers auteurs devrait avoir rallié l'accord des systématiciens, d'autant plus qu'elle permet de clarifier une situation inextricable où l'on voit citer, dans le sens classiquement admis, des hybrides de *C. f. strongylus* x *C. f. damarensis*, des *C. f. strongylus* aberrants par la possession de soies spiniformes plantaires et des *C. f. damarensis* aberrants par l'absence de ces mêmes soies. Enfin, si l'on considère la structure de son aedeagus, celle-ci est bien différenciable de celle de *C. felis* (les aedeagus de *C. felis felis* et de *C. felis strongylus* étant rigoureusement identiques) (Beaucournu, 1975 ; Ménier et Beaucournu, sous presse).

Pour nous, le statut de bonne espèce de *damarensis* est encore plus évident que celui de *C. orientis*, dont les hôtes sont ceux de *C. felis*.

Répartition : Afrique du Sud et du Sud-Ouest, y compris l'Angola (Ribeiro, 1974) ; serait connu jusqu'à la Tanzanie, le Rwanda et l'Uganda, mais n'est pas signalée du Congo, du Zaïre (Congo Kinshasa) ou du Kenya. A propos de ce dernier pays, il est intéressant de noter que Flux (1972) y a récolté 560 *Ctenocephalides* sur *Lepus capensis* : toutes furent identifiées (par F.G.A.M. Smit) comme *C. felis strongylus*.

Hôtes : l'hôte principal est le lièvre *Lepus saxatilis*, les hôtes secondaires sont des petits carnivores selvatiques.

Matériel étudié et origine : 42, tous d'Afrique du Sud (collections I. Horak et J. Segerman pour la plupart).

Diagnose : capsule céphalique (Fig. 11 et 12) de courbure variable, particulièrement chez les femelles (« front » allant de l'arrondi au fuyant). Cténidie génale constamment de huit épines. Processus génal avec une épine. Pas de microsoies chez la femelle au-dessus de la fossette antennaire. Deux rangées de soies occipitales, chacune de une soie. Cténidie pronotale de 14 à 17 épines chez les mâles, de 15 à 18 chez les femelles. Deux soies sur le métépisternum. Tarse I du mâle portant cinq à six soies spiniformes plantaires. Six encoches portant des soies développées ou spiniformes sur la marge postérieure du tibia III. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* (Fig. 16) dont la largeur et la longueur ont sensiblement la même valeur, avec crochet ventral. Présence d'une petite dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior*.

11 – CTENOCEPHALIDES BRYGOOI Beaucournu, 1975

Synonymie : néant.

Répartition : endémique de Madagascar, d'où elle n'est connue que de la région d'Antalaha, au nord-est de l'île.

Hôte : *Fossa fossana* (Viverridé), endémique.

Matériel étudié et origine : le matériel-type, seul connu à ce jour : sept mâles et 15 femelles.

Diagnose : capsule céphalique arrondie, particulièrement chez le mâle. Cténidie génale de huit épines (les deux premières subégales), dont les quatre postérieures sont implantées obliquement, remontant vers l'œil. Processus génal avec une épine. Quatre femelles sur 15 présentent une à trois microsoies au-dessus de la fossette antennaire. Deux rangées de soies occipitales d'une à deux soies. Cténidie pronotale de 16 épines chez les deux sexes (quelques exemplaires n'en ont que 14 ou 15). Deux soies sur le métépisternum. Tarse I du mâle présentant quatre à six soies spiniformes sur la face plantaire. Six encoches sur la marge postérieure du tibia III. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* dont la largeur et la longueur ont sensiblement la même valeur, avec crochet ventral. Présence d'une dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior*.

12 – CTENOCEPHALIDES CHABAUDI Beaucournu et Bain, 1982

Synonymie : néant.

Répartition : cette puce, aussi mal connue que bien caractérisée, semble cantonnée à la forêt équatoriale primaire ou relicte et les stations de captures s'étagent de basse altitude à environ 2 100 m. Les trois gîtes signalés sont situés au Gabon (*terra typica*), en République de Centre-Afrique et au Kenya, soit une variation latitudinale de 1° 02' N à 3° 32' N et longitudinale de 13° 15' E à 34° 46' E (Colyn et coll., 1994).

Hôtes : deux *Cephalophus dorsalis* (Mamm., Bovidé) provenant de deux pays différents ont livré chacun un exemplaire dont l'holotype femelle. Les autres spécimens de cette puce, dont les mâles, furent prélevés (Beaucournu et Kock, 1990) sur un *Cricetomys gambianus* (Rod.) qui ne peut être l'hôte normal (Colyn et coll., 1994). En dépit des arguments qui peuvent plaider en faveur du céphalophe, des recherches récentes et relativement intensives, nous amènent à penser qu'il pourrait s'agir, dans tous les cas, de contaminations accidentelles à partir d'un hôte de forêt équatoriale : en l'occurrence, nous suspecterions un *Dendrobyrax*, genre-hôte cité pour *Ctenocephalides craterus* et pour une espèce du genre voisin *Aphropsylla*, *A. conversa* (Jordan et Rothschild, 1913). Matériel étudié et origine : trois mâles et quatre femelles, soit la totalité des exemplaires connus. Leur origine est donnée plus haut. Ce matériel est *pro parte* dans nos collections et *pro parte* dans celles du Forschungsinstitut Senckenberg (Beaucournu et Kock, 1990 ; Ménier et Beaucournu, sous presse).

Diagnose : capsule céphalique arrondie. Cténidie génale de sept épines fortes et pratiquement jointives ; la première épine est aussi longue que la deuxième et se caractérise par une courbure antérograde et non rétrograde, ce qui lui donne un apex discrètement concave et non convexe ou subrectiligne. Processus génal avec une épine. Pas de microsoies au-dessus de la fossette antennaire chez la femelle.

Deux rangs de soies occipitales, d'une soie chacune. Cténidie pronotale de 16 épines chez les mâles, 14 à 16 chez les femelles. Métépisternum portant une seule soie (deux femelles en ont une deuxième unilatéralement). Tarse I du mâle avec une seule soie spiniforme plantaire. Six encoches sur la marge postérieure du tibia III. Pas de soies sur le sternite II.

Télomère exceptionnellement large ($l/L \neq 3/4$), ce qui le différencie immédiatement de tous les autres *Ctenocephalides* connus. Lobe dorsal de l'aedeagus absent (ne se détachant pas de la structure médiane). Lobe latéral très développé recouvrant totalement l'*hamulus*. Pas de dent sur le bord antérodorsal du *tubus interior* (Fig. 17).

13 – CTENOCEPHALIDES GRENIER Beaucournu et Rodhain, 1995

Synonymie : *Ctenocephalides connatus* (Jordan, 1925) in Grenier et coll. (1961), *nec* Jordan, 1925.

Répartition : seulement connu par le matériel-type de Ngaoundéré, Cameroun.

Hôte : *Procavia « ruficeps »*, *lapsus calami* pour *P. rufipes*, taxon actuellement intégré à *P. capensis* (Hyracoïde).

Matériel étudié et origine : le matériel-type, seul connu à ce jour : deux mâles, deux femelles.

Diagnose : capsule céphalique arrondie. Cténidie génale de sept épines relativement courtes et fortes (la première est plus courte que la seconde). Processus génal avec une épine grêle. Pas de microsoies au-dessus de la fossette antennaire de la femelle. Une seule rangée de soie occipitale : la première manque, la seconde comprend une soie. Cténidie pronotale de 14 épines chez les mâles, 16 chez les femelles. Deux soies sur le métépisternum. Tarse I du mâle et de la femelle, portant cinq soies spiniformes plantaires, de même que, dans les deux sexes, sur les tarsi II et III. Sept encoches sur la marge postérieure du tibia III. Présence de soies sur le sternite II. *Hamulus* petit, environ 2,5 fois plus long que large, avec un crochet ventral. Présence d'un simple renflement sur le bord antérodorsal du *tubus interior*.

PROPOSITION D'UNE CLÉ DICHOTOMIQUE DU GENRE CTENOCEPHALIDES

- 1 – Présence d'une à deux soies ventrales sur le sternite II (= sternite basal)5
 - Absence de soie ventrale sur le sternite II2
- 2 – Cténidie génale réduite à une ou deux épines (Fig. 5 et 6)*rosmarus*
 - Cténidie génale développée (sept à huit épines)3
- 3 – Processus génal sans épine apicale ; quatre à six soies spiniformes plantaires sur le segment V du tarse I chez le mâle ; spermathèque caractéristique en bissac (Fig. 19)*paradoxuri*
 - Processus génal avec une épine apicale ; une soie spiniforme plantaire (et une plus longue non spiniforme) sur le segment V du tarse I chez le mâle ; spermathèque de forme différente (Fig. 18)4

- 4 – Deuxième rangée occipitale de deux soies ; front sub-vertical (Fig. 7 et 8) ($\pm$ perpendiculaire à la marge dorsale occipitale) particulièrement chez le mâle ; basimère (P^1 du tergite IX) étroit : $l/L \neq 1/2$ *craterus*
 - Deuxième rangée occipitale d'une soie ; front arrondi dans les deux sexes ; basimère large : $l/L \neq 3/4$ *chaubaudi*
- 5 – Quatre à six soies spiniformes plantaires au moins sur le segment V du tarse de la patte I du mâle6
 - Deux soies (dont une spiniforme) sur le segment V de tous les tarsi10
- 6 – Quatre à six soies spiniformes plantaires sur le segment V de tous les tarsi, chez les mâles et les femelles7
 - Deux soies seulement (dont une spiniforme) présentes sur le segment V des pattes II et III du mâle et de toutes les pattes chez la femelle8
- 7 – Soie de la rangée occipitale antérieure présente ; cténidie génale de trois à sept épines dont plusieurs vestigiales ; cténidie pronotale de 10 (mâle) ou 12 à 14 épines (femelle)*arabicus*
 - Soie de la rangée occipitale antérieure absente ; cténidie génale de sept épines dont aucune n'est vestigiale ; cténidie pronotale de 14 (mâle) ou 16 épines (femelle)*grenieri*
- 8 – Soie de la rangée occipitale antérieure absente ; deuxième rangée composée d'une soie*connatus*
 - Soie de la rangée occipitale antérieure présente ; deuxième rangée composée d'une ou deux soies9
- 9 – Deuxième rangée de soies occipitale composée de deux soies ; base de l'épine génale postérieure se superposant à la partie inférieure de la projection optique de l'œil ; femelle : une plage rectangulaire dépigmentée au-dessus et en avant de l'insertion antennaire*brygooi*
 - Deuxième rangée de soies occipitale composée d'une soie (Fig. 11 et 12) ; base de l'épine génale postérieure à distance de la projection optique de l'œil ; femelle : aucune zone dépigmentée au-dessus et en avant de l'insertion antennaire*damarensis*
- 10 – Mâle : segment V du tarse III aussi long que la hauteur de la capsule céphalique (= distance épine génale-bord céphalique dorsal) ; femelle : hauteur, ou plus grand diamètre, de la spermathèque (= face ventrale de la *bulga*-face dorsale de la *hilla*) aussi longue que le diamètre antéro-postérieur du *sensillum**crataepus*
 - Mâle : segment V du tarse III plus court que la hauteur de la capsule céphalique ; femelle : hauteur de la spermathèque plus courte que le diamètre du *sensillum*. 11
- 11 – Métépisternum portant trois soies ; marge postérieure du tibia III montrant huit encoches portant une ou plusieurs soies spiniformes ou bien développées ; première épine de la cténidie génale plus courte que la deuxième (Fig. 1 et 2)*canis*
 - Métépisternum portant deux soies ; marge postérieure du tibia III montrant six ou sept encoches ; première épine de la cténidie génale égale ou à peine plus courte que la deuxième (Fig. 3 et 4)12
- 12 – Sept encoches sur la marge postérieure du tibia III ; mâle : apex du manubrium élargi ; femelle : deux à huit microsoies au-dessus de la fossette antennaire *orientis*

13

14

15

16

17

18

19

Fig. 13-19. – 13-17: apex de l'aedeagus (en vue latérale et selon la même orientation) de certaines espèces du genre *Ctenocephalides*. 13 : *C. canis*, France ; 14 : *C. felis felis*, France ; 15 : *C. rosmarus* : Éthiopie ; 16 : *C. damarensis*, Afrique du Sud ; 17 : *C. chabaudi* Kenya. 18-19 : spermathèques. 18 : *C. canis*, France ; 19 : *C. paradoxuri*, Sri-Lanka.

- Six encoches sur la marge postérieure du tibia III ; mâle : apex du manubrium non élargi ; femelle : aucune microsoie au-dessus de la fossette antennaire13
- 13 – Front fuyant, particulièrement chez les femelles ; cosmopolite*felis felis*
- Front arrondi, particulièrement chez les mâles ; afro-tropicale*felis strongylus*

COMMENTAIRES

Il aurait été satisfaisant de pouvoir scinder *Ctenocephalides* en ensembles morphologiques liés à certains hôtes en particulier Hyracoïdes et Carnivores. Cela nous semble impossible tant est grande l'homogénéité de ce genre, à l'exception de *C. chabaudi*, dont l'hôte primaire est précisément inconnu. Il est évident que dans ce « groupe », les phénomènes de capture ont été prépondérants et faussent toute approche phylétique comme, par exemple, chez *Echidnophaga* Olliff, 1886 (Beaucournu, 1996).

Le « complexe » *C. felis* est réduit, à notre avis, à l'espèce *felis* ; *strongylus* est au mieux une sous-espèce géographique sur le plan taxonomique, mais sur le plan phylétique c'est cette forme africaine qui est évidemment la souche. Par contre, *C. orientis* et *C. damarensis* sont, sans conteste des espèces à part entière.

Certes des rapprochements, quelquefois inattendus, se dégagent (*rosmarus* et *craterus* par la morphologie de l'*aedeagus* ; *arabicus* et *grenieri* par la sétation tarsale) mais la filiation de bon nombre de taxa demeure encore indiscernable. Peut-être une approche moléculaire ferait-elle avancer nos connaissances mais il faut reconnaître que la rareté (ou la difficulté de récolte) de la majorité des espèces, rend cette hypothèse un peu utopique dans l'immédiat.

REMERCIEMENTS

Notre gratitude va à tous les collègues et amis qui ont accepté de nous récolter ou de nous confier des exemplaires pour cette étude et, en particulier, car nous ne pourrions les citer tous, Miss T. Howard (The Natural History, Londres), Miss J. Segerman (Johannesbourg), R.W. Ashford (Liverpool), M. Colyn (CNRS, Rennes D), I. Horak (Johannesbourg), J.P. Hugot et L. Matile (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), D. Kock (Forschungsinstitut Senckenberg), S. Laventure (Institut Pasteur, Tananarive), R.E. Lewis (Iowa State University, Ames), P.C. Morel et D. Cuisance (IEMVT, Montpellier), Tran Vinh Hien et Le Nhi (Institut Pasteur, Hochimin ville), Truong Si Niem (Hanoi).

RÉFÉRENCES

- BAKER C.F. Preliminary studies in Siphonaptera. *Canadian Entomologist*, 1895, 27, 162-164.
- BAKER C.F. A revision of American Siphonaptera, or fleas, together with a complete list and bibliography of the group. *Proceedings of United States National Museum*, 1904, 27, 365-469.
- BEAUCOURNU J.C. Notes sur les Siphonaptères parasites de Carnivores en France. *Annales de Parasitologie humaine et comparée*, 1973, 48, 497-516.
- BEAUCOURNU J.C. *Ctenocephalides brygooi* sp. n. (Siphonaptera, Pulicidae), parasite du viverridé endémique malgache *Fossa fossana* (Muller). *Bulletin de la Société de Pathologie exotique*, 1974 (1975), 67, 435-443.
- BEAUCOURNU J.C. Les ectoparasites du lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* : apports à son histoire. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse*, 1980, n° spécial, 23-35.
- BEAUCOURNU J.C. Notes sur le genre *Echidnophaga* Olliff 1886 (Siphonaptera, Pulicidae, Puliciné). A propos d'*E. iberica* Ribeiro, Lucientes, Osacar & Calvete 1994, parasite du lapin *Oryctolagus cuniculus*. *Biogeographica*, 1996, 72, 99-111.
- BEAUCOURNU J.C. & BAIN O. *Ctenocephalides chabaudi* sp. n. (Siphonaptera, Pulicidae), puce nouvelle de la forêt primaire du Gabon. *Annales de Parasitologie humaine et comparée*, 1982, 57, 165-168.
- BEAUCOURNU J.C. & KOCK D. Deux puces nouvelles pour le Kenya : Description du mâle de *Ctenocephalides chabaudi* Beaucournu & Bain, 1982 et de *Xenopsylla trispinis tenuis* n. subsp. *Senckenbergiana biologica*, 1990, 70, 251-260.
- BEAUCOURNU J.C. & LAUNAY H. *Les Puces (Siphonaptera) de France et du Bassin méditerranéen occidental*. Faune de France, 76, Paris. Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles éd., 1990, 548 p.
- BEAUCOURNU J.C. & RODHAIN F. *Ctenocephalides grenieri* n. sp., puce nouvelle du Cameroun (Insecta Siphonaptera-Pulicidae). *Parasite*, 1995, 2, 297-300.
- BERNARD L., DOUNET G. & JAUJOU. Une épidémie de peste bubonique à Ajaccio (1945). *Recueil de l'Institut National d'Hygiène*, Paris, 1947 (1948), 3, 355-375.
- BOUCHÉ P.E. Beiträge zur Insektenkunde. II. Bemerkungen über die Gattung *Pulex*. *Nova Acta Physicomedica Academiae Caesareae-Leopoldinisch-Carolinische*, 1835, 17, 501-508.
- BRUMPT E. *Précis de Parasitologie*. Masson & Cie, 1910, XXVI + 915 p.
- BRUMPT E. *Précis de Parasitologie*, 2^{ème} édition. Masson & Cie, 1913, XIV + 1011 p.
- BUSVINE J.R. *Insects, Hygiene and History*. Athlone Press, London, 1976, 255 p.
- CHEETHAM T.B. *Male genitalia and Phylogeny of Pulicoidea*. Koenigstein Koeltz Scientific Books, 1988, 244 p.
- COLYN M., BEAUCOURNU J.C. & KARALEMA J. Distribution et spécificité de *Ctenocephalides chabaudi* Beaucournu & Bain, 1982 (Siphonaptera, Pulicidae) en Afrique tropicale. *Bulletin de la Société Française de Parasitologie*, 1994, 12, 69-74.
- CURASSON G. *Ctenocephalides canis*, parasite du mouton. *Bulletin de la Société de Pathologie exotique*, 1925, 18, 755-756.
- CURTIS J. *British entomology, being illustrations and descriptions of the genera of insects found in Great Britain and Ireland*, etc., vol. III, London, 1826 (*Pulex canis*: 114).
- DEFANCE M. Notice sur la puce irritante. *Annales des Sciences Naturelles*, 1824, 1, 440-443.
- DEVIGNAT R. Particularités de la peste au Congo belge. *Revue Médicale de Liège*, 1952, 7, 761-768.
- DE MEILLON B., DAVIS D.H.S. & HARDY F. *Plague in southern Africa*, vol. I : *The Siphonaptera (excluding Ischnopsyllidae)*. Government Printer, Pretoria, 1961, VII + 280 p.
- DUGÉS M.A. Recherches sur les caractères zoologiques du genre *Pulex*, et sur la multiplicité des espèces qu'il renferme. *Annales des Sciences Naturelles*, 1832, 27, 145-164.
- FLUX J.E.C. Seasonal and regional abundance of fleas on hares in Kenya. *Journal of the east africa natural history society and national museum*, 1972, n° 135, 1-8.
- FLUX J.E.C. The Sumatran rabbit *Nesolagus netscheri* (pp 137-139). In *Rabbits, hares and pikas* (J.A. Chapman and J.E.C. Flux, eds.). IUCN, 1990, Gland, Suisse, 168 pp.

- GERVAIS P. Ordre II. Aphaniptères. In : *Histoire naturelle des insectes. Aptères*. 1844, vol. 3 : 362-376.
- GRENIER P., MOUCHET J. & FERAUD L. Siphonaptères du Cameroun. *Bulletin de la Société de Pathologie exotique*, 1961, 54, 951-955.
- GÜNTHER K.K. Funktionell-anatomische Untersuchung des männlichen Kopulationsapparates der Flöhe unter besonderer Berücksichtigung seiner postembryonalen Entwicklung (Siphonaptera). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1961, 8, 258-349.
- HAESSELBARTH E. A note on the subspecies of *Ctenocephalides felis* in Africa south of the Sahara (Siphonaptera : Pulicidae). *Zoologischer Anzeiger*, 1966, 176, 357-365.
- HAWLE & CORDA, 1847, in Stiles C.W. & Collins B.J., 1930.
- HOLLAND G.P. Contribution towards a monograph of the fleas of New Guinea. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, Ottawa, 1969, n° 61, 77 p. + 216 fig. (non paginées).
- HOOGSTRAAL H. & TRAUB R. The fleas (Siphonaptera) of Egypt. Host-parasite relationships of Carnivora. *The Journal of the Egyptian Public Health Association*, 1966, 41, 75-91.
- HOPKINS G.H.E. Annotated and illustrated keys to the known fleas of east africa. *Uganda Journal*, 1947, 11, 133-190.
- HOPKINS G.H.E. Host-associations of Siphonaptera, (p. 64-87). In *Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés*, Neuchâtel, 1957, 324 p.
- HOPKINS G.H.E. *Insects of Micronesia : Siphonaptera*, 1961, 14, 91-107.
- HOPKINS G.H.E. & ROTHSCHILD M. *An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. I : Tungidae and Pulicidae*. British Museum, 1953, 361 p., 1 carte, 45 planches.
- IOFF I. (Nouvelles descriptions d'espèces de puces). *Doklady Akademii Nauk Soyuz Sovetskikh Sotsialisticheskikh Respublik*, Leningrad, 1953, 89, 188-192 (en russe).
- JORDAN K. New Siphonaptera. *Novitates Zoologicae*, 1925, 32, 96-112.
- JORDAN K. Dr. Karl Jordan's expedition to South West Africa and Angola. Siphonaptera. *Novitates Zoologicae*, 1936, 40, 82-94.
- JORDAN K. & ROTHSCHILD N.C. Siphonaptera collected by Mr. Robin Kemp in tropical Africa. *Novitates Zoologicae*, 1913, 20, 528-581.
- KLEIN J.M. La faune des puces du Cambodge (Siphonaptera). *Cahiers ORSTOM, série Entomologie médicale et Parasitologie*, 1971, 9, 223-238.
- KOLENATI F.A. Synopsis prodroma der auf Vespertilionen Europas lebenden Ceratopsyllen. *Wiener Entomologische Monatschrift*, 1857, 1, 65-66.
- KOLENATI F.A. Fauna des Altvaters. *Jahresbericht der Mährischen Gesellschaft zur Beförderung der Naturkund*, Brunn, Rohrer, 1859, 8, 83.
- LEWIS R.E. Additional records of fleas from Lebanon, Syria and Jordan. *Proceedings of the Royal entomological Society of London (A)*, 1964, 39, 157-165.
- LEWIS R.E., LEWIS H.J. & MASER C. *The Fleas of the Pacific Northwest*. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, 1988, 296 p.
- LEWIS R.E. & LEWIS J.H. *A Catalogue of Invalid of Questionable Genus-Group and Species-Group Names in the Siphonaptera (Insecta)*. Koenigstein Koeltz Scientific Books, 1989, 263 p.
- LI, 1963 in LIU ZIHYING coord.. *Fauna sinica, Insecta, Siphonaptera*. Science Press, 1986, Beijing, XXIII + 1334 p. (en chinois, résumé anglais).
- LOUW J.P., HORAK I.G., LOUISE HORAK M. & BRAACK L.E.O. Fleas, lice and mites on scrub hares (*Lepus saxatilis*) in Northern and Eastern Transvaal and in KwaZulu-Natal, South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 1995, 62, 133-137.
- MÉGNIN P. *Les parasites et les maladies parasitaires chez l'homme, les animaux domestiques et les animaux sauvages, avec lesquels ils peuvent être en contact. Insectes, arachnides, crustacés*. Masson éditeur, Paris, 1880, 478 p. (+ 63 fig., volume séparé).
- MÉNIER K. & BEAUCOURNU J.C. Taxonomical approach of genus *Ctenocephalides* Stiles and Collins, 1930 (*Insecta-Siphonaptera-Pulicidae*) using aedeagus study. *Journal of Medical Entomology* (sous presse).
- MÉNIER K., LEJEUNE T., PLÉ F. & BEAUCOURNU J.C. Infestation massive de veaux par la puce *Ctenocephalides felis* (Bouché, 1835) (*Insecta-Siphonaptera*) dans le Jura (France). *Revue de Médecine Vétérinaire*, 1997, 148, 619-620.
- NEUMANN L.-G. *Traité des maladies parasitaires non microbiennes des animaux domestiques*. Asselin & Houzeau, Paris, 1892, 767 p.
- NEUMANN L.-G. *Parasites et maladies du chien et du chat*. Asselin et Houzeau, Paris, 1914, 348 p.
- OSBORN H. *Insects affecting domestic animals, etc.*, 1896. United States Department of Agriculture, Division of Entomology, Bulletin 5, 302 p.
- OUDEMANS A.C. Neue Ansichten über die Morphologie des Flohkopfes, sowie über die Ontogenie, Phylogenie und Systematik der Flöhe. *Novitates Zoologicae*, 1909, 16, 133-158.
- OPASINA B.A. *Ctenocephalides canis* infestation of goats. *Tropical Animal Health Production*, 1983, 15, 106.
- RAILLIET A. *Traité de Zoologie médicale et agricole*. 2^{ème} édition. Asselin & Houzeau, Paris, 1895, 1303 p.
- RIBEIRO H. *Sifonapteros de Angola* (*Insecta, Siphonaptera*) estudo sistemático e dados bioecológicos interessando à epidemiológica da peste. Lisboa, 1974, 202 p.
- ROESEL VON ROSENHOF A.J. *Der monatlich herausgegeben Insektenbe-lustigung*, 2^{ème} partie, 1749, fig. 14 (non paginée).
- ROSTIGAYEV B.A. & GROKHOSKAYA I.M. (On the Flea fauna in North Viet-Nam). *Zoologicheskii Zhurnal*, Moscou, 1966, 45, 61-67 (en russe, résumé anglais).
- ROTHSCHILD N.C. Some new African Siphonaptera. *Entomologist Monthly Magazine*, 1907, 18, 175-176.
- ROTHSCHILD N.C. Liste des Siphonaptera du Museum d'Histoire Naturelle de Paris accompagnée de descriptions des espèces nouvelles. *Annales des Sciences Naturelles (Zoologie)*, 1911, 12, 203-216.
- SEGERMAN J. *Siphonaptera of Southern Africa. Handbook for the identification of fleas*. The South African Institute for medical Research, 1996, n° 57, 264 p.
- SMIT F.G.A.M. A list of the African Siphonaptera in the Natal Museum. *Annals of the Natal Museum*, 1955, 13, 211-216.
- SMIT F.G.A.M. New Siphonaptera from eastern Mediterranean countries. *Bulletin of the British Museum, Natural History, serie Entomology*, 1960, 8, 337-366.
- SMIT F.G.A.M. Siphonaptera. *Insecta Helvetica Catalogus*, 1966, 1, 1-107.
- SMIT F.G.A.M. & WRIGHT L. (= A.) M. Notes on the Wagner collection of Siphonaptera in the Zoologisches Museum, Hamburg. *Mitteilungen Hamburger Zoologisches Museum Institut*, 1964 (1965), 62, 1-54.
- SMIT F.G.A.M. & WRIGHT A.M. *A list of code numbers of species and subspecies of Siphonaptera*. Department of Entomology, British Museum, London, 1978a, 48 p. (doc. ronéo.).
- SMIT F.G.A.M. & WRIGHT A.M. A catalogue of primary Type-Specimens of Siphonaptera in the British Museum (Natural History). Department of Entomology, British Museum, London, 1978b, 71 p. (doc. roneo.).
- STILES C.W. & COLLINS B.J. *Ctenocephalides*, new genus of fleas type *Pulex canis*. *Publication Health Report Washington*, 1930, 45, 1308-1310.
- TIRABOSCHI C. Les rats, les souris et leurs parasites cutanés dans leurs rapports avec la propagation de la peste bubonique. *Archives de Parasitologie*, 1904, 8, 161-349.
- VERDUN P. & MANDOU A.H. *Précis de Parasitologie humaine*, 3^{ème} édition. Doïn éditeur, 1924, 937 p.
- WAGNER J. A new flea, *Ctenocephalides paradoxuri*, sp. n. (on *Paradoxurus zeylandicus*), from Ceylon. *Annals and Magazine of Natural History*, 1936, 40, 60-67.

Reçu le 11 septembre 1997
 Accepté le 11 décembre 1997