

## LES PUCES (INSECTA : SIPHONAPTERA) PARASITES D'OISEAUX : DIVERSITÉ TAXONOMIQUE ET DISPERSION BIOGÉOGRAPHIQUE

BEAUCOURNU J.C.\*, DEGEILH B.\*\* & GUIGUEN C.\*\*

**Summary:** THE BIRDS FLEAS (INSECTA: SIPHONAPTERA): TAXONOMIC DIVERSITY, BIOGEOGRAPHICAL DISTRIBUTION

If Mammals are the primary hosts of Siphonaptera, 6 % of them have changed their trophic appetency for Birds. What are the reasons, what are the adaptations to be adopted by Fleas, what are the families or species groups of fleas concerned, and at last what are the host-families? As to this last question, it is clear that deviation was ecological but not phyletical.

**KEY WORDS :** Siphonaptera, Birds, adaptation, taxonomic diversity, biogeographical distribution.

**Résumé :**

Si les Mammifères sont bien les hôtes primitifs des Siphonaptères, 6 % de ces ectoparasites ont dévié leur appétence trophique vers les Oiseaux. Quelles peuvent en être les raisons, quelles adaptations les Pucés doivent-elles adopter, quelles sont les familles ou groupes d'espèces de Pucés concernés, quelles sont enfin les familles-hôtes d'accueil? Pour cette dernière interrogation, il est clair que la déviance fut d'ordre écologique et non phylétique.

**MOTS CLÉS :** Siphonaptères, Oiseaux, adaptation, diversité taxonomique, répartition biogéographique.

## INTRODUCTION

L'unanimité est faite sur la notion que, parmi les Homéothermes actuels, seuls hôtes possibles, les Mammifères furent les premiers à être parasités par les Siphonaptères, ou Pucés. Toutefois, 6 % d'entre elles (Smit, 1972) sur près de 3 000 taxa ont dévié leurs affinités trophiques vers les Oiseaux. Il nous a paru intéressant d'en étudier les causes, les modalités adaptatives, les genres, "groupes" ou espèces concernés, les "groupes-hôtes" d'accueil et, enfin, leur dispersion biogéographique.

Nous avons précisé "Homéothermes actuels". L'acceptation de l'existence de "Dinosaures" à sang chaud, et non tous poïkilothermes, comme il a été longtemps et plus ou moins implicitement admis, conforte la description subjective de l'insecte qui devint la Puce actuelle (Smit, 1972; Beaucornu, 1982). Toutefois nous ne pensons pas qu'il y ait eu de grandes modifications anatomiques ou écologiques depuis le passage hautement vraisemblable de celui-ci aux Mammifères. Le

seul pas important fut fait lorsque cet insecte détritophage (comme le demeure la larve actuelle) devint hématoophage. On peut noter à ce propos que ce bond dans l'évolution se passe encore sous nos yeux lorsque nous étudions le comportement trophique de larves de Pucés vivant sur un hôte en hibernation (Mammifère), ou sur des poussins dont le gîte n'est qu'un trou dans la neige de l'Antarctique : dans ces cas, le froid et la pauvreté des ressources alimentaires amènent très vite la larve à vivre sur l'hôte, et, ayant épuisé les phanères disponibles, elle entame le revêtement cutané et devient hématoophage, bien que dotée seulement, à l'inverse de l'imago, de pièces buccales broyeuses (Beaucornu, 1976; Bell *et al.*, 1988; Chastel & Beaucornu, 1992; Suntssov & Suntssova, 2003).

Notons, enfin, que les rarissimes signalements de Pucés sur des vertébrés à sang froid, reptiles essentiellement, sont purement accidentelles, ou dues à une erreur d'étiquetage de l'insecte (*cf.*, par exemple, Hopkins & Rothschild, 1953, p. 96, note infrapaginale).

### LES CAUSES DE CES TRANSFERTS DE SPÉCIFICITÉ

L'inféodation d'une Puce à un hôte relève de nombreux paramètres dont les principaux ont été étudiés par Beaucornu (1982) qui a énuméré les principaux cas rencontrés chez ces insectes.

- La spécificité phylétique : parasite et hôte ont co-évolué. C'est le cas des Vermipsyllidés, dont un genre est lié aux Carnivores, deux autres aux Ongulés et Per-

\* Laboratoire de Parasitologie et Zoologie appliquée, Faculté de Médecine, 2, avenue du Professeur Léon Bernard, 35043 Rennes Cedex, France, et Institut de Parasitologie de l'Ouest, même adresse.

\*\* Laboratoire de Parasitologie et Zoologie appliquée, Faculté de Médecine, Rennes, France.

Cartographie : Y. Rézé, Service d'Infographie, Campus Santé, Rennes, France.

Correspondance : Pr J.-C. Beaucornu.

E-mail : jbeaucou@univ-rennes1.fr

issodactyles, tous ces Mammifères étant de même origine. Un autre exemple est tout aussi remarquable : les Ischnopsyllidés sont parasites exclusifs des Chiroptères. Ceux-ci se sont séparés en deux sous-familles parfaitement distinctes, les Microchiroptères et les Mégachiroptères (ou Roussettes, terme un peu simpliste, mais commode). Les Ischnopsyllidés se sont “adaptés” à cette séparation et ont donné les Ischnopsyllinés et les Thaumapsyllinés.

- Les phénomènes de capture par passage du parasite sur un hôte sans filiation avec celui d'origine : cela peut se produire par prédation de l'hôte-proie par un carnassier (il est manifeste que cela ne se produira de façon définitive que si ces relations “proie-prédateur” sont répétitives). Un autre biais de passage est celui de la fréquentation d'un même biotope. Certaines Gerbilles (Rodentia), le Lapin (Lagomorphe) et des Puffins (Aves) occupant des terriers voisins, *Xenopsylla ramesis* (Rothschild, 1904) puce de Gerbille, phylétiquement hôte primitif, a, avec les adaptations morphologiques nécessaires, parasité, d'une part, le Lagomorphe donnant *X. cunicularis* Smit, 1957 et, d'autre part, les puffins avec *X. gratiosa* Jordan et Rothschild, 1923, dans tout l'Ouest du Bassin méditerranéen, aboutissant à la coexistence de trois Pucés affines (Beaucournu, 1980; Beaucournu & Launay, 1990). L'extinction de l'hôte est une troisième possibilité : nous l'avons noté, par exemple, en Péninsule Ibérique où la disparition des Gerbilles a conduit leurs Pucés, ou du moins certaines d'entre elles (*Rhadinopsylla masculana* Jordan et Rothschild, 1912) à se contenter d'un palliatif, en l'occurrence un rongeur d'une autre sous-famille en donnant *R. beillardae* Beaucournu et Launay, 1978 et *R. eivissensis* Beaucournu et Alcover, 1984, ou pour *X. ramesis*, déjà citée, à adopter le Lapin (Beaucournu, 1982). Nous avons donc ici pour la *Xenopsylla* du Lapin, deux stratégies possibles, des arguments pouvant être avancés dans les deux cas.

- La spécificité écologique : Beaucournu (1982) précise bien qu'il ne doit pas y avoir confusion avec la fréquentation d'un même biotope (cf. ci-dessus), mais, qu'à son avis, le parasite est plus lié à un type d'habitat qu'à un hôte, et il y voit la possibilité d'une réminiscence atavique. Une série d'exemples, ne concernant que des parasites d'Oiseaux en est illustrée par Guiguen & Beaucournu (1992) en prenant comme biotope la falaise rocheuse.

- Le spectre incohérent (Chabaud, 1982) est, à la limite, l'absence apparente de toute spécificité, les Pucés d'un genre donné se dispersant sur les Homéothermes les plus divers; mais attention, la relation hôte-parasite reste étroite, même si les hôtes visés sont taxonomiquement très divers. Le genre *Echidnophaga* Olliff, 1886 en est un bon exemple : on rencon-

tre ces Pucés sur des Marsupiaux, des Rongeurs, des Lagomorphes, des Ongulés, des Carnivores, des Chiroptères, des Oiseaux et un Monotrème.

Il faut bien souligner que, lorsque nous parlons “biotope”, c'est essentiellement à la vie larvaire que nous nous référons, l'imago ayant théoriquement la possibilité de contourner ce biais en devenant “Puce de fourrure, ou de plumage”. *Pulex* n'a pu s'adapter à l'Homme que lorsque celui-ci s'est sédentarisé, offrant un gîte permanent à la larve (Peus, 1972). De même, *Phacopsylla inexpectata* (Smit, 1950), oïoxène de *Phacochoerus africanus*, Suidé afrotropical, s'est liée à cet hôte, en partie parce que celui-ci craint la forte chaleur et occupe, *inter alia*, les grands terriers de l'Oryctérope (Mamm., Tubulidenté), lequel, notons le en passant, n'est pas parasité (Beaucournu *et al.*, 1996).

#### LES ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES

C'est encore à Smit (1972) que nous devons la meilleure mise au point sur ce sujet. Il relève que chez les Pucés parasites d'Oiseaux :

- les griffes tarsales sont non ou peu striées, à l'inverse de celles des Pucés de Mammifères, et il estime qu'en fonction de cette involution il est possible de “dater” le passage Mammifère-Oiseau;

- l'écart entre l'*allex*, partie la plus courte de la griffe (*sensu* Smit, *op. cit.*) et l'*index* (nom fréquemment utilisé par l'un de nous pour désigner la partie la plus longue) est fonction de l'épaisseur des phanères à y insérer. Les Pucés d'hôtes à soies très épaisses (*Hystrix*, *Phacochoerus*,...) manquent d'*allex*; le diamètre de la soie ou de l'épine étant nettement supérieur à la largeur dont disposerait l'insecte. À l'opposé, Mammifères à fourrure soyeuse (Beaucournu & Gallardo, 1989) et Oiseaux (Smit, *op. cit.*) montreront un écart très faible, voire presque virtuel;

- la cténidie pronotale : ce pseudo-peigne formé d'épines plus ou moins jointives existe chez environ 80 % des espèces de Pucés, où il recouvre et protège (?) la membrane intersegmentaire entre pro- et mesothorax. Il montrera un espace entre les épines qui le composent compatible avec le diamètre des phanères (Humphries, 1967; Smit, 1972) que ce soit des jarres, des poils fins, ou du duvet. Là encore, les pucés de Mammifères sans pilosité (*Phacochoerus*,...) ou à “poils” trop épais (*Erinaceus*, *Hystrix*,...) montreront soit une réduction drastique de cette cténidie, soit sa disparition totale. Il faut toutefois noter, qu'en l'occurrence, l'absence de cténidie pronotale peut se rencontrer sans que les facteurs énoncés ci-dessus soient en cause; plusieurs pucés d'oiseaux sont phylétiquement ou taxonomiquement dépourvus de ce caractère (Pucés des genres *Xenopsylla* Glinkiewicz, 1907 ou *Parapsyllus* Enderlein, 1903, par exemple). Chez les Ceratophyllidés, deux genres sont sous cet aspect intéressants :

*Mioctenopsylla* Rothschild, 1922 et *Glaciopsyllus* Smit et Dunnet, 1962. Le premier qui a une répartition boréale, sur des Oiseaux marins, a une cténidie pronotale très réduite; le second, lié à des Oiseaux pélagiques de l'Antarctique, n'a plus de cténidie, fait unique chez les Ceratophyllidés. Il en est de même pour les deux genres voisins, *Ornithopsylla* Rothschild, 1908 et *Actenopsylla* Jordan et Rothschild, 1923, genres voisins appartenant aux Pulicidés : le premier a une cténidie, le second en est dépourvu.

L'un, au moins, des caractères énumérés se rencontrera toujours chez une Puce d'Oiseau et permettra, à coup sur, sans la moindre connaissance de l'hôte, de savoir de quel type de vertébré à sang chaud ce parasite provient. Notons enfin, bien que ce ne soit pas un caractère propre aux Pucés d'Oiseaux, que l'œil, chez ces dernières, sera toujours fonctionnel et quelquefois très développé : par exemple chez *Dasyopsyllus* Baker, 1905 (Ceratophyllidé) ou chez *Hoogstraalia* Traub, 1951 (Pygiopsyllidé). Chez les Siphonaptères de petits Mammifères, en revanche, en fonction de l'écologie de l'hôte (vivant sous la terre, ou en épigé au moins pour la recherche de sa nourriture), toutes les variations se rencontreront chez leurs Pucés, de la cécité totale (*Hystrichopsylla* Taschenberg, 1880), à l'œil manifestement fonctionnel (*Typhloceras* Wagner, 1903; *Hopkinsipsylla* Traub, 1963, par exemple). Notons enfin que si chez les Pucés de Mammifères le nombre de cténidies développées ou vestigiales peut-être élevé (6, 7, 8...), il n'y en aura qu'une, au maximum, chez les Pucés d'Oiseaux avec l'unique exception du genre *Hoogstraalia*.

## LES FAMILLES DE SIPHONAPTÈRES CONCERNÉES

(tableau I)

Le nombre de familles composant l'Ordre des Siphonaptères varie suivant les auteurs de 14 à 17; nous avons adopté, depuis le travail de Smit (1982), la classification que cet auteur propose, en reléguant toutefois les Tungidés au rang de sous-famille des Pulicidés. C'est cette liste que l'un de nous avait publiée et où les familles comportant des espèces inféodées aux Oiseaux étaient notées (Beaucournu, 1993). Une sous-famille, liée aux Micromammifères a été créée depuis le travail de Smit (Liuopsyllinés Zhang, Wu & Liu, 1985) et est à inclure dans les Ctenophthalmidés.

Il faut rappeler qu'aucune famille, ni même de sous-famille n'est entièrement inféodée aux Oiseaux (Traub & Rothschild, 1983); il s'agira au mieux de genres ou de sous-genres, quelquefois d'espèces isolées dans un "groupe" parasite de Mammifères. Nous suivrons ici

Super-famille	Famille	Sous-famille
	Coptopsyllidae	
	Hystrichopsyllidae	Hystrichopsyllinae Macropsyllinae
	Stephanocircidae	Stephanocircinae Craneopsyllinae
	<b>Pygiopsyllidae</b>	<b>Pygiopsyllinae</b> Choristopsyllinae Lycopsyllinae Uropsyllinae
Hystrichopsylloidea		Ctenophthalminae Doratopsyllinae Rhadinopsyllinae Liuopsyllinae Neopsyllinae Anomiopsyllinae Dinopsyllinae Listropsyllinae Stenopononiinae Neotyphloceratinae
	Ctenophthalmidae	
	Chimaeropsyllidae	Chimaeropsyllinae Chiastopsyllinae Epirimiinae
	Ancistropsyllidae Xiphiopsyllidae	
Ceratophylloidea	<b>Ceratophyllidae</b>	<b>Ceratophyllinae</b> <b>Amphipsyllinae</b> Leptopsyllinae
	Ischnopsyllidae	Ischnopsyllinae Thaumapsyllinae
Malacopsylloidea	Malacopsyllidae <b>Rhopalopsyllidae</b>	Rhopalopsyllinae <b>Parapsyllinae</b>
Vermipsylloidea	Vermipsyllidae	Vermipsyllinae Dorcadiinae
		Moeopsyllinae Archaeopsyllinae <b>Xenopsyllinae</b> <b>Spilopsyllinae</b> <b>Pulicinae</b> Neotunginae <b>Hectopsyllinae</b> Tunginae
Pulicoidea	<b>Pulicidae</b>	

Tableau I. – Les Siphonaptères concernés par le parasitisme aviaire (Familles et sous Familles sont en caractères gras), d'après Smit, 1982; Cheetham, 1988; Beaucournu & Horak, 1994.

l'ordre dans lequel Smit (*op. cit.*) énumère les familles. On retrouvera dans le tableau I, le nom de celles qui ne nous concernent pas.

### PYGIOPSYLLIDÉS (figure 1)

Suivant la classification de Smit (*op. cit.*), quatre sous-familles sont admises (tableau II). Quatre genres vont nous intéresser, appartenant tous aux Pygiopsyllinés.

- *Notiopsylla* Jordan et Rothschild, 1914. Sa répartition comprend la sous-région néozélandaise de la région

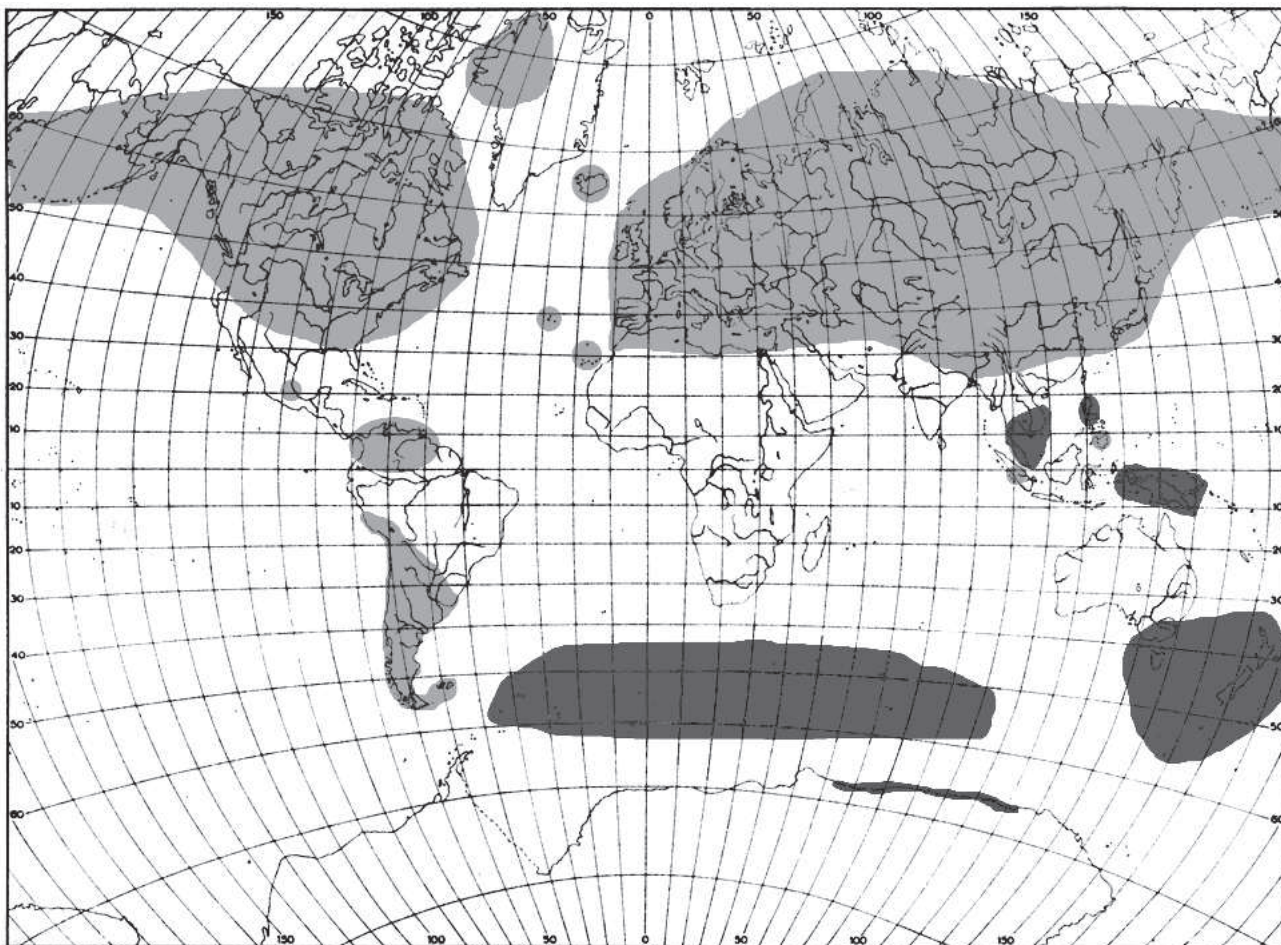


Fig. 1. – Répartition générale des Puces d'Oiseaux appartenant aux Pygiopsyllidés (en gris foncé) et aux Ceratophyllidés (en gris clair).

australienne et, *pro parte*, la région antarctique (Kerguelen et Géorgie du Sud). Les quatre espèces (six taxa) sont toutes inféodées aux Oiseaux : Oiseaux marins (Procellariidés et Pelecanoididés) essentiellement, mais aussi terrestres (Psittaciformes comme la perruche *Cyanoramphus unicolor*). Les taxa connus sont : *N. kerguelensis kerguelensis* (Taschenberg, 1880); *N. k. tenuata* Smit, 1979; *N. enciari enciari* Smit, 1957; *N. e. regula* Smit, 1979; *N. corynetes* Smit, 1979; *N. peregrinus* Smit, 1979.

- *Hoogstraalia* Traub, 1951. Quatre espèces (aucune sous-espèce) sont décrites de la région australienne (Philippines, Nouvelle-Guinée, Tasmanie, Nouvelle-Zélande), mais Mardon (1981) émet quelques doutes quant à l'attribution de *H. imberbis* Smit, 1979 à ce genre. En effet, le genre *Hoogstraalia* est le seul, à l'intérieur des Pygiopsyllidés, à posséder une cténidie génale en plus de la cténidie pronotale. Or, *H. imberbis*, connue par une seule femelle, ne montre à l'emplacement présumé de la cténidie génale, qu'une spinule isolée. Ceci n'est pas sans évoquer l'anomalie notée par Beaucournu (1974) chez *Atyphloceras nupe-*

*rus* (Jordan, 1931) : ce genre, et cette espèce, sont caractérisés chez les Hystrichopsyllidés par l'absence de cténidie génale; un exemplaire étudié par cet auteur montrait, comme chez *H. imberbis*, mais *a contrario*, une spinule isolée sur la gena. Les hôtes d'*Hoogstraalia* sont des Oiseaux terrestres, en l'occurrence des Passériformes. Les taxa connus sont : *H. turdella* Traub, 1951; *H. vandiemi* Smit, 1958; *H. novaeguinae* Holland, 1969; *H. imberbis* Smit, 1979.

- *Pagipsylla* Smit, 1979. Ce genre, monotypique, n'est connu que de Nouvelle-Zélande (sous-région-néozélandaise) où il parasite essentiellement des Oiseaux terrestres tels que les Passériformes, *Bowdleria punctata* et *Petroica macrocephala*. L'unique espèce connue est *P. galliralli* (Smit, 1965).

- *Lentistivalius* Traub, 1972. Six espèces sont décrites dans ce genre assez original dans sa distribution, comme dans ses tendances trophiques. Ces Puces, non sympatriques, sont connues du Japon (Paléarctique), de l'Inde, du Népal, du Sri-Lanka, de Borneo, de Malaisie péninsulaire, du Vietnam (Orientale) et de

la République démocratique du Congo (ex Zaïre) (Afrotropicale). Les hôtes sont des Scandentia (ex Tupai-dés), des Insectivores, des Rongeurs et des Oiseaux terrestres. Chaque espèce est inféodée à l'un de ces groupes; celle qui nous intéresse est *L. insolli* (Traub, 1950) décrite de Malaisie et récemment retrouvée au Vietnam (Beaucournu & Sountsov, 1999). Plusieurs captures furent faites sur des rongeurs, ou sur l'homme : ce fait est fréquent chez beaucoup de puces d'Oiseaux, souvent erratiques après l'abandon du nid par leurs hôtes (Degeilh *et al.*, 1993).

#### CERATOPHYLLIDÉS (figure 1)

Cette famille d'origine "laurasienne" ou holarctique (néarctique pour Traub, 1983) a colonisé toutes les zones biogéographiques, y inclus l'Antarctique; les régions les moins riches en espèces étant l'afrotropicale et la néotropicale. Traub (*op.cit.*) estime avec raison que les Ceratophyllidés sont essentiellement des Puces de Rongeurs, particulièrement des plus "récents", Sciuridés (y inclus, bien sur, les Marmottes) et certains Cricetidés (actuellement classés comme sous-famille des Muridés). Secondairement, de nombreuses espèces se sont inféodées aux Oiseaux qui colonisaient des biotopes où vivaient ces Mammifères : toundra, steppe, végétation buissonnante, forêt, falaise sableuse ou rocheuse,... et ce, quelle que soit l'altitude.

Les Ceratophyllidés sont divisés en trois sous-familles : Ceratophyllinés, Amphipsyllinés et Leptopsyllinés. Cette dernière sous-famille ne parasite que les Rongeurs et les Insectivores.

Il nous paraît utile de revenir sur le cas des deux régions les moins riches en espèces (l'Antarctique étant un cas très particulier eu égard aux conditions biotiques qu'il offre) :

- en région afrotropicale, une espèce de *Nosopsyllus* Jordan et Rothschild, 1913 (*N. incisus* Jordan, 1933) et tout le genre *Libyastus* Jordan, 1936 (15 espèces) sont les seuls Ceratophyllidés endémiques. Tous sont parasites de Rongeurs arboricoles et Haddow *et al.* (1983) pensent que, au moins l'existence de *N. incisus* dans cette région serait due à un transport par Oiseaux à partir de la région paléarctique;

- en région néotropicale, il faut noter que toutes les captures de Puces d'Oiseaux sont faites soit en altitude (*Ceratophyllus titicacensis* Smit, 1978 est connue et décrite des bords du Lac Titicaca à 3815 m), soit dans le sud, froid, de la Péninsule (Terre de Feu).

Chez les Ceratophyllinés, près de 300 espèces sont décrites, scindées en 41 genres et de nombreux sous-genres, la plupart d'entre eux étant liés aux Mammifères. Nous donnons par ordre alphabétique la liste des genres ou sous-genres inféodés aux Oiseaux.

- *Callopsylla* Wagner, 1934, avec les sous-genres *Geminopsylla* Beaucournu et Aeschlimann, 1985, *Orneacus* Jordan, 1937 (deux espèces), regroupant quatre espèces, et dont les hôtes concernés vont de l'hirondelle (*Hirundo urbica*) au Gypaète (*Gypaetus barbatus*)!

- *Ceratophyllus* Curtis, 1832, avec les sous-genres *Celeophilus* Smit, 1982, *Ceratophyllus stricto sensu*, et *Emmareus* Smit, 1982 avec plus de 50 espèces et de nombreuses sous-espèces; la gamme d'Oiseaux parasités est tout aussi large : Passériformes, Laridés, Phalacrocoracidés, Falconiformes...

- *Dasypsyllus* Baker, 1905 où tous les sous-genres sont liés aux Oiseaux : *Avesopsylla* Fox et Anduze, 1947, *Dasypsyllus stricto sensu*, *Neornipsyllus* Smit, 1976. Le genre *Dasypsyllus* bien que peu riche en taxa, l'ensemble comptant huit espèces (et des sous-espèces) est connu des régions orientale, paléarctique, néarctique et néotropicale. Les hôtes sont essentiellement des Passériformes.

- *Glaciopsyllus* Smit et Dunnet, 1962, genre monotypique (*G. antarcticus* S. et D., 1962), Puce de Procellariidés, seulement signalée de trois sites en Antarctique. C'est la seule Puce connue de ce continent. Elle est nettement apparentée à *Dasypsyllus*. Son écologie sera évoquée plus loin.

- *Megabothris* Jordan, 1933 : ce genre riche de 17 espèces est scindé en quatre sous-genres dont l'un, *Kueichenlipsylla* Smit, 1983, a deux représentants dont l'un parasite les Mustelidés (Carnivora) et l'autre des Passériformes, Turdidés et Fringillidés. Ceci n'est pas sans rappeler le cas de *Rosickyiana* Smit, 1972, sous-genre monospécifique de *Ceratophyllus*, parasite de l'hermine, *Mustela erminea*, en région holarctique (boréo-alpine) et très proche du sous-genre nominatif inféodé, nous l'avons vu, aux Oiseaux.

- *Mioctenopsylla* Rothschild, 1922 composé de deux espèces (quatre taxa), toutes liées aux Oiseaux marins de falaises rocheuses, essentiellement *Rissa tridactyla* (Mouette tridactyle) et *Phalacrocorax* spp. (Cormorans). La répartition est holarctique, mais discontinue.

Les Amphipsyllinés, holarctiques et orientaux, renferment plus de 160 espèces et de très nombreuses sous-espèces ; un bon nombre de ces dernières nous semblent de validité douteuse car pouvant entrer dans le cadre de la variabilité du taxon nominatif. Des 14 genres admis, deux vont concerner cet article :

- *Frontopsylla* Wagner et Ioff, 1926. Ce genre, paléarctique, mais touchant la région orientale, est divisé en quatre sous-genres dont l'un nous intéresse : *Orfrontia* Ioff, 1946 avec six espèces (et de nombreuses sous-espèces!) liées aux Passériformes, en particulier Hirundinidés et Corvidés.

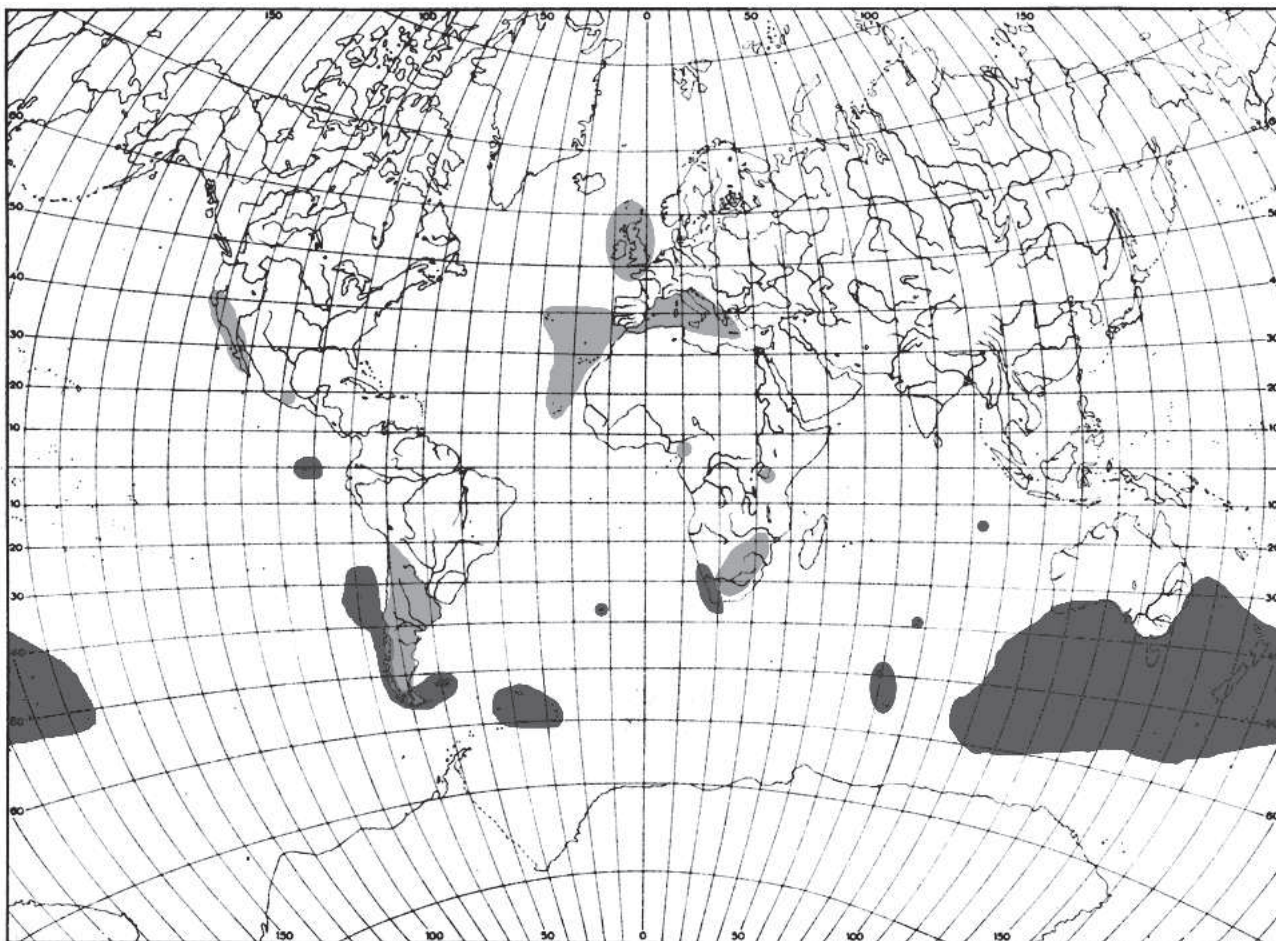


Fig. 2. – Répartition générale des Puces d'Oiseaux appartenant aux Rhopalosyllidés (en gris foncé) et aux Pulicidés (en gris clair). *Echidnophaga gallinacea* est omise de cette carte.

- *Ornithophaga* Mikulin, 1957, paléarctique, avec trois espèces connues, toutes inféodées aux Oiseaux terrestres (Passereaux, Pics, petits Rapaces?).

#### RHOPALOSYLLIDÉS (figure 2)

Cette famille d'origine manifestement néotropicale ne doit son extension à d'autres régions biogéographiques qu'au fait que l'un de ses genres, *Parapsyllus* Enderlein, 1903, est inféodé aux Oiseaux et très généralement à des espèces pélagiques. La sous-famille nominative (avec quatre genres et plus de 50 espèces) ne nous concerne pas; les parasites d'Oiseaux vont se rencontrer uniquement chez les Parapsyllinés, comptant au total six genres et près de 80 espèces.

Parapsyllinés : avant d'étudier le riche et passionnant genre *Parapsyllus*, nous souhaitons examiner le cas d'une espèce dont la spécificité pose problème, *Listronius robertsianus* (Jordan, 1933), cantonnée aux Iles Malouines.

Nous avons, en énumérant les caractères propres aux Puces d'Oiseaux, attiré l'attention sur la morphologie

des griffes tarsales qui sont lisses ou tendent vers ce stade, alors qu'elles sont striées chez les Puces de Mammifères. Le genre *Listronius* Jordan, 1942 comporte quatre espèces : *L. fortis* (Jordan et Rothschild, 1923); *L. ulus* (Jordan et Rothschild, 1923); *L. robertsianus* et *L. plesiomorphus* Beaucournu et Gallardo, 1991. Toutes, sauf *L. robertsianus*, sont inféodées aux rongeurs du sud de la région chilio-andine. Smit (1972; 1987) constate que les trois exemplaires collectés de ce dernier taxon viennent d'Oiseaux Spheniscidés ou manchots (bien que pour être rigoureux nous devons relever que l'un des spécimens provient d'un Mammifère, un ornithologiste occupé à baguer un *Eudyptes*!); Smit (1987) note "cette supposée Puce d'Oiseau a les griffes et la chebotaxie du distitarsomère pratiquement comme celles des deux espèces qui sont parasites de mammifères. Si *L. robertsianus* donne éventuellement la preuve qu'elle est une vraie Puce d'Oiseau, ce doit être une acquisition relativement récente". Notons que Smit ne pouvait connaître le quatrième taxon, mais ses descripteurs précisent que les griffes tarsales sont bien typiques de celles d'un rongeur à pelage classique.

*Parapsyllus*, uniquement lié aux Oiseaux, est riche de 22 espèces et sous-espèces, la monographie de Smit (1987) n'ayant évidemment pu prendre en compte *P. senellarti* Beaucournu et Rodhain, 1990. La répartition de ce genre va des abords de l'Antarctique (Île Heard, Île Macquarie) jusqu'aux Îles Galapagos, au sud de l'Afrique du Sud et à l'Île Amsterdam.

La spécificité la plus évidente de ces Pucés va vers les Oiseaux pélagiques : le plus souvent Procelariidés, Diomedéidés, Spheniscidés, Hydrobatidés, Pelecanoididés (Puffins, Albatros, Manchots, Pétrels). Toutefois, plusieurs espèces sont indiscutablement inféodées à des Oiseaux marins mais non pélagiques, Laridés, Stercorariidés, Phalacrocoracidés (Mouettes, Goélands, Stercoraires, Cormorans) ou à des oiseaux terrestres, Rallidés, Scolopacidés, Charadriidés, Cacatuidés, Nestoridés, Platycercidés... (Râles, Bécasses, Chevaliers, et ce que nous mêlons sous les appellations de Cacatoès, Peruches et Perroquets). La grande majorité de ces dernières espèces de Pucés est connue de la sous-région néozélandaise, zone qui, "privée" de Mammifères jusqu'à l'arrivée de l'homme et de sa cohorte d'animaux domestiques, synanthropes ou délibérément importés, avait évolué en vase clos, privilégiant, comme le Dronte ou Dodo (*Raphus cucullatus*) de l'Île Maurice, le développement d'oiseaux peu, ou non volants, tels le Kiwi (*Apteryx haastii*) et les Perroquets *Nestor notabilis* et *N. meridionalis*.

## PULICIDÉS (figure 2)

Cette famille est à considérer comme très ancienne puisqu'une pré-*Echidnophaga* est signalée par Riek (1970), du Crétacé inférieur d'Australie datable de 110 à 120 millions d'années. Des huit sous-familles actuellement reconnues et regroupant environ 190 espèces (Moeopsyllinés (monotypique), Archeopsyllinés, Xenopsyllinés, Spilopsyllinés, Puliciné, Neotunginés (monotypique), Hectopsyllinés et Tunginés), quatre vont, *pro parte*, concerner des Oiseaux. Faut-il voir dans cette relativement haute proportion, l'ancienneté de la famille, ce qui a donné plus de temps à la Puce pour le choix de l'hôte? Notre ignorance de l'époque d'apparition des Siphonaptères en tant que parasites hématophages au stade adulte, rend cette interrogation pour l'instant sans réponse.

Xenopsyllinés : plusieurs *Xenopsylla*, sur les 77 espèces décrites, appartenant à des "groupes" différents se sont inféodées aux Oiseaux de façon permanente; ce sont : *X. gratiosa* Jordan et Rothschild, 1923; *X. trispinis* Waterston, 1911 (avec une sous-espèce) et *X. moucheti* Smit, 1958. Toutes ces Pucés sont paléarctiques (sous-région méditerranéenne) ou afrotropicales.

- *X. gratiosa*, d'abord considérée comme seule représentante de son groupe (groupe "*gratiosa*") a été repla-

cée dans le groupe "*conformis*" (parasite de Rongeurs Gerbillinés) dont elle dérive manifestement (Cheetham, 1988). C'est une Puce d'Oiseaux marins pélagiques appartenant aux Procellariidés (*Puffinus*, *Calonectris*...) et Hydrobatidés (*Hydrobates*); récemment, des captures sur le Phaéton, ou "Paille-en-cul", *Phaethon aethereus* (Phaethontidés) dans les Îles du Cap Vert (E. Diaz *rec.*), étendent à la fois son spectre d'hôtes et sa répartition hors de la région paléarctique. Tout le bassin méditerranéen (depuis la Crête, à l'est), mais aussi les Canaries, les Açores, sont par ailleurs dans l'aire de distribution de cette Puce. Les sites de reproduction des hôtes, à l'exception étonnante de *Phaethon* qui niche à la surface du sol, sont des terriers creusés dans les falaises sableuses côtières; éventuellement les hôtes pouvant réutiliser des terriers de Gerbilles et, plus encore là où existe une sympatrie, ceux du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus*, hébergeant lui *X. cunicularis* issue du même complexe que *X. gratiosa*. Toutes ces Pucés (larves et adultes) évoluent dans un sol à très faible granulométrie, sans apport de litière, les imagos n'en sortant que devant un stimulus physique : entrée de l'hôte au terrier, par exemple.

- *X. trispinis trispinis* et *X. t. tenuis* Beaucournu et Kock, 1990 sont, comme de nombreuses autres Pucés d'Oiseaux, parasites d'Hirondelles en Afrique du Sud et au Kenya. *X. moucheti* du Cameroun, qui appartient au même groupe que *X. trispinis* (gr. *trispinis*), a été victime, si l'hôte n'est pas accidentel (une seule femelle est connue), d'une double déviation trophique : des rongeurs, les parasites sont passés sur Hirundinidés, et de là sur *Picathartes oreas* (Sturnidés, Picathartinés) voisin des étourneaux, mais, à la différence de ces derniers, édifiant des nids évoquant ceux des hirondelles dans la zone d'entrée des grottes (c'est un troglophile).

Spilopsyllinés : nous allons retrouver avec cette sous-famille (12 espèces et quelques sous-espèces), des conditions de déviations trophiques analogues à celles de *X. gratiosa* (cf. Beaucournu, 1980; Guiguen, 1988). Des cinq genres inclus (*Cediopsylla* Jordan, 1925 n'étant qu'un sous-genre de *Spilopsyllus* Baker, 1905; non publié), un parasite les Lagomorphes, deux divers rongeurs, mais également et surtout des Lagomorphes et leurs prédateurs ce qui est classique (cf. *supra*), et deux les Oiseaux, Oiseaux pélagiques nichant dans des terriers comme notre *Oryctolagus*. Il s'agit des genres :

- *Actenopsylla* Jordan et Rothschild, 1923 (monotypique avec *A. suavis* J. et R., 1923), néarctique, parasites d'Oiseaux apparentés aux hôtes d'*Ornithopsylla* (cf. *infra*).

- *Ornithopsylla* Rothschild, 1908 (monotypique avec *O. laetitiae* R., 1908), paléarctique (Îles Britanniques et France, Finistère : Guiguen *et al.*, 1983). Elle parasite le Puffin *Puffinus puffinus*, le Pétrel tempête, *Hydro-*

*bates pelagicus* (Procellariidés) et le Macareux moine *Fratercula arctica* (Alcidés).

• Puliciné : des quatre petits genres inclus dans cette sous-famille (*Pulex*, *Delopsylla*, *Echidnophaga* et *Phacopsylla*), *Echidnophaga* est le seul de quelque importance numérique avec, à l'heure actuelle, 22 taxa (21 espèces). *E. gallinacea* (Westwood, 1875) peut, avec beaucoup de modération, être considérée comme parasite d'Oiseaux; en fait, si cette puce abonde sur la volaille, il nous paraît que ceci est dû bien plus à des causes de promiscuité favorisantes qu'à une spécificité. *E. gallinacea* est largement répandue dans les zones tempérées chaudes et tropicales sur une liste infinie d'hôtes, essentiellement des Rongeurs. Nous ne l'avons pas inclus dans la carte de répartition.

Hectopsyllinés : quatorze espèces composent cette sous-famille néotropicale, monogénérique. Trois parasitent

les Oiseaux : *H. psittaci* Frauenfeld, 1860 ne doit pas avoir la spécificité que son nom pourrait indiquer, car elle semble pouvoir parasiter un assez vaste échantillonnage d'Oiseaux; *H. knighti* Traub et Gammons, 1950 n'est connue que par la femelle récoltée sur un Martinet (Apodidés); la troisième, non décrite, est inféodée à un Psittacidé.

## LES FAMILLES-HÔTES CONCERNÉES : LES BIOTOPES QU'ELLES PROPOSENT

(tableau II)

Nous devons le redire ici : ce qui va décider de l'existence ou de la survie et, plus encore, de l'inféodation d'une Puce à tel ou tel hôte, ce sont les conditions bio-écologiques que le nid de

Siphonaptères parasites d'oiseaux							
Familles	Sous-famille		Genres dans la ou les sous-familles concernées		Régions biogéographiques	Principales familles ou Groupes d'oiseaux parasités	Remarques
	Nombre total	Concernées	Nombre Total	Concernées			
Coptopsyllidés	0	0			Paléarctique		
Hystriochopsyllidés	2	0			Paléarctique, Holarctique, Australienne, Orientale		
Stephanocircidés	2	0			Australienne, Néotropicale		
Pygiopsyllidés	4	1	32	4	Australienne, Néotropicale, Orientale, Afrotropicale, Paléarctique ( <i>pro parte</i> )	Procellariidés, Pelecanoididés, Passériformes, Psittaciformes	
Ctenophthalmidés	10	0			Toutes sauf Antarctique		
Chimaeropsyllidés	3	0			Afrotropicale		
Ancistropsyllidés	0	0			Orientale		
Xiphiopsyllidés	0	0			Afrotropicale		
Ceratophyllidés	3	2	55	8	Toutes	Passériformes, Laridés, Phalacrocoracidés, Procellariidés, Columbidae, Anseriformes, Falconidés, Strigidés, Pucidés	
Ischnopsyllidés	2	0			Toutes, sauf Antarctique		
Malacopsyllidés	0	0					
Rhopalopsyllidés	2	1	6	2?	Néotropicale, Australienne, Sub-Antarctique, Afrotropicale <i>pro parte</i>	Procellariidés, Diomedéidés, Spheniscidés, hydrobatidés, Pelecanoididés, Laridés, Stercorariidés, Rallidés, Scolopacidés, Charadriidés, Cactuidés, Nestoridés, Psittacidés, Passériformes (rare)	La spécificité de <i>Listronius robertsianus</i> vis-à-vis des oiseaux demeure douteuse
Vermipsyllidés	2	0			Holarctique, Orientale <i>pro parte</i>		
Pulicidés	8	4	16	5	Toutes, sauf Antarctique	Passériformes (Hirundinidés, Turdidés, Fringillidés....) Procellariidés, Alcidés, Phaetontidés (?)	L'unique station de récolte sur <i>Phaeton</i> peut résulter d'une contamination par contiguïté avec des hôtes classiques (Procellariidés)

Tableau II. – Les Oiseaux hôtes d'accueil des Pucés.



l'oiseau va proposer – ou offrir – à la larve du parasite potentiel. Un exemple peut être proposé en France, les nids d'Hirondelles :

- *Hirundo urbica* sera toujours parasitée par des Siphonaptères; à quelques mètres de là, les nids de *Hirundo rustica*, a priori semblables, n'en montreront pas, ou alors il s'agira de nids recolonisés par un hôte et une puce moins exigeants (le Moineau, *Passer domesticus* et sa Puce *Ceratophyllus fringillae* (Walker, 1856), par exemple). La différence est évidente : *H. urbica* tapisse son nid de duvets, crins, brins de laines, alors que *H. rustica* ne propose qu'un sol sec, comme pratiquement le Moineau évoque ici.

Il est certain que la plupart des nids, même d'espèces écologiquement proches, vont différer par quelques détails : situation par rapport au sol, édification dans un buisson, fissure dans une falaise, trou dans un mur ou un arbre, composition du substrat interne de ce nid, nid construit de boue et/ou de salive, terrier creusé dans un sol meuble ou dans la neige, simple coupe sans confort sur le sol... Devant cette liste, qui n'est pas exhaustive, nous allons arbitrairement choisir quelques types de nids représentatifs, et voir qui sont leurs habitants, hôtes et parasites.

- Nids construits et maçonnés sur parois (falaise, entrée de grotte, par colonisation secondaire, murs ou habitations humaines). Les Salanganes (Apodidés), auteurs des célèbres "nids d'hirondelle", ne sont pas parasitées par des Siphonaptères, mais hébergent des diptères Hippoboscidés; les Hirondelles dont la coupe du nid est nue (*H. rustica*, *H. daurica*...), de même que les Martinets (Apodidés) qui, à vrai dire, ne construisent rien, sont dans la même situation (absence de Pucés, présence d'Hippoboscidés). En revanche, les Hirondelles dont le nid est intérieurement tapissé de crins, duvets, brins de laine... (ce qui, en aparté, ne limite en rien l'attraction de ce gîte pour les Cimicidés et les Hippoboscidés) vont toutes héberger des Pucés et il n'est pas rare, en région paléarctique, de trouver dans le même nid, trois à cinq taxa différents, appartenant éventuellement à deux ou trois genres. Les Pucés seront *Ceratophyllus stricto sensu*, *Callopsylla* (Ceratophyllinés), *Frontopsylla* (Amphipsyllinés) en région paléarctique pour les trois genres, *Ceratophyllus* seulement en régions néarctique et néotropicale d'altitude. Les cas de *Callopsylla (Orneacus) waterstoni* (Jordan, 1925) et de *Frontopsylla (Orfrontia) laeta* (Jordan et Rothschild, 1920) sont curieux. La quasi totalité des captures de ces pucés sont faites dans les nids d'Hirondelles construits sur des falaises rocheuses, du niveau de la mer à plus de 2500 mètres d'altitude. Les captures dans des nids placés sur des maisons sont exceptionnelles. Des paramètres encore inconnus sont donc à rechercher. En région afrotropicale, ce sont des transfuges du genre *Xenopsylla* qui vont apparaître

dans les nids d'Hirondelles (cf. *supra*). Bien que ces cas africains ne puissent être remis en question (sauf, peut-être, l'hôte de *X. moucheti*), il convient de noter la très grande rareté de ces collectes (figures 1 et 2).

- Un cas particulier est représenté par les nids d'Oiseaux marins du type de la Mouette tridactyle, *Rissa tridactyla* : quelques brins de varechs et d'herbes sèches tapissant une coupe de boue séchée et collée au rocher, retiennent les œufs et les oisillons. En zone boréale, ce sera, en plus de certains *Ceratophyllus stricto sensu* et d'*Emmareus*, le site de *Miostenopsylla*.

- Nids tressés et enrichis de multiples brins de végétaux, mousses, feuilles mortes et, épaissis à l'intérieur, de couches de duvets, etc. Les Hôtes types sont les Passériformes : Turdidés (comme Rouge-gorge et Rouge-queue), Fringillidés (Pinson), Paridés (Mésange), Troglodytidés (Troglodyte, Cincle d'eau), certains Corvidés (Crave, Chocard). Mais on peut noter aussi des Oiseaux très divers et pour ne citer que des Oiseaux paléarctiques : le Cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*), le Colvert (*Anas platyrhynchos*), la Poule d'eau (*Gallinula chloropus*), le Pigeon (*Columba livia*, seul columbidé ouest-paléarctique à héberger des Pucés, ses congénères ne faisant que de maigres planchers à claire-voie impropres à la survie des larves), divers Rapaces (genre *Asio*, en particulier). Les Pucés sont : *Ceratophyllus stricto sensu*, *Emmareus* et, pour les Passereaux dont l'épaisseur du nid garantit une forte hygrométrie, le genre *Dasyopsyllus*.

- Nids creusés dans le sol : là encore, ceux qui utilisent ce type de gîtes sans le matelasser au niveau de la coupe de nidification, de duvets ou autres substances "confortables", n'auront le plus souvent pas de Siphonaptères; ce sera le cas du Guêpier (*Merops*...) ou du Martin-pêcheur (*Alcedo*...), en régions paléarctique, néarctique, afrotropicale. A fortiori, la simple coupe à la surface du sol où les Gallinacés déposent leurs œufs, leur permet d'éviter ce parasitisme; le cas d'*E. gallinacea* est particulier, nous l'avons dit. En revanche, l'Hirondelle de rivage (*Riparia riparia*) et ses consœurs néarctiques (*Petrochelidon* spp.), les Pétrels (*Puffinus*, *Calonectris*,...) paléarctiques, les Hydrobates (*Oceanodroma* spp.) néarctiques, les Alcides (*Fratercula arctica* paléarctique et *Lunda cirrbata* néarctique) vont héberger des Pucés, si minimes que soient leurs efforts pour rendre accueillante la chambre de nidification. Le cas des Hirondelles de rivage est sans surprise, elles hébergent *Ceratophyllus stricto sensu*. Mais tous les Oiseaux marins énumérés vont en climats tempérés holarctiques, comme dans le cas de *Xenopsylla gratioiosa* évoqué plus haut, hériter de Pucés de Lagomorphes. *Ornithopsylla* et *Actenopsylla* dérivent, nous le rappelons, de Pucés de "Lapins" (*Oryctolagus*, *Sylvilagus* et *Romerolagus*) (Beaucournu, 1980), lagoon

morphes dont l'origine ou la répartition actuelle est néarctique. Le cas des Oiseaux marins de l'hémisphère sud est un peu arbitrairement regroupé avec celui des nicheurs de zones froides, étudié ci-dessous.

- Nids placés ou creusés dans la neige et/ou la glace superficielle. *A priori*, le cas peut paraître extrêmement proche du précédent. Un facteur biotique très important va cependant être présent et modifier le comportement des parasites : c'est le froid régnant dans ce gîte. Ainsi que nous l'avons écrit plus haut, la température va inciter les imagos à se réfugier en permanence sur les poussins, mais également les larves qui en "profitent" pour devenir hématophages. En première hypothèse, le nid établi à la surface du sol nu est recouvert par une neige tardive où l'Oiseau nidificateur a, par sa chaleur corporelle, fait fondre très localement celle-ci : imagos et larves vont se trouver souvent exclusivement sur l'hôte (adultes ou oisillons). Plus exceptionnellement, le nid-terrier y est creusé. Ceci a été montré par de nombreux auteurs : Bell *et al.*, 1988, puis Whitehead *et al.*, 1991, en Antarctique; Chastel & Beaucournu, 1992, aux îles Kerguelen; Guiguen *et al.*, 1993, en Sibérie, *inter alia*. Les Pucés concernées ici sont *Glaciopsyllus* (Ceratophyllidé) et *Parapsyllus* (Rhopalopsyllidé).

## CONCLUSIONS

Ces diverses listes confortent ce que l'on sait de l'évolution des Siphonaptères :

- le parasitisme aviaire par des Pucés est un phénomène accidentel, sporadique, montrant une spécificité beaucoup plus écologique que phylétique;
- ce parasitisme a capté ces transfuges dans les régions biogéographiques où leurs hôtes primaires sont apparus, ou ont évolué;
- les pré-requis, biologiques et écologiques demandés aux hôtes Mammifères, sont conservés lorsque le parasite opte pour un autre phylum, en l'occurrence, les Oiseaux.

## RÉFÉRENCES

- BEAUCOURNU J.C. Sur les *Typhloceras* et *Atyphloceras* de France (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 1974, 10, 129-148.
- BEAUCOURNU J.C. Notes sur les *Ceratophyllidae* (Siphonaptera) de la faune française parasites de mammifères (1<sup>ère</sup> partie : répartition, biologie). *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 1976, 12, 199-213.
- BEAUCOURNU J.C. Les Ectoparasites du Lapin de garenne, *Oryctolagus cuniculus* : apports à son histoire. *Bulletin mensuel de l'Office National de la Chasse, N° Sp. Sciences et Techniques*, 1980, 23-35.
- BEAUCOURNU J.C. Les Siphonaptères et leurs hôtes : rapports phylétiques, convergences et déviations. In : Deuxième symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés, 13-17 avril 1981. *Mémoires de Muséum d'Histoire Naturelle, n.s., série A, Zoologie*, 1982, 123, 203-208.
- BEAUCOURNU J.C. Poux et Pucés... Témoins ou faux témoins de l'Histoire de leurs hôtes? *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1993, 118, 11-24.
- BEAUCOURNU J.C. & GALLARDO M.H. Contribution à la faune du Chili. Pucés nouvelles de la moitié nord (Siphonaptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1989, 94, 181-188.
- BEAUCOURNU J.C. & GALLARDO M.H. Siphonaptères du Chili : description de quatre espèces nouvelles (Siphonaptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1991, 96, 185-203.
- 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 Pucés de France et du Bassin Méditerranéen occidental. In : Faune de France, n° 76, Fédération française des Sociétés de Sciences naturelles, 1990, 548 p.
- BEAUCOURNU J.C., MAHAMAT TAHIR T., BRANQUET F. & HORAK I.G. Données complémentaires sur la morphologie, l'anatomie et les possibles interactions hôte-parasite de *Phacopsylla inexpectata* (Smit, 1950) (Insecta : Siphonaptera : Pulicidé). *Parasite*, 1996, 3, 69-75.
- BEAUCOURNU J.C. & SOUNTSOV V.V. Pucés nouvelles ou peu connues du Vietnam. *Ctenophthalmidae* et *Pygiopsyllidae* (Siphonaptera). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1999, 104, 77-83.
- BELL P.J., BURTON H.R. & VAN FRANEKER J.A. Aspect of the biology of *Glaciopsyllus antarcticus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) during the breeding season of a host (*Fulmarus glacialisoides*). *Polar Biology*, 1998, 8, 403-410.
- CHABAUD A.G. Spectre d'hôtes et évolution des Nématodes parasites de vertébrés. In : Deuxième Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés, 13-17 avril 1981. *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, n.s., série A, Zoologie*, 1982, 123, 73-84.
- CHASTEL O. & BEAUCOURNU J.C. Notes sur la spécificité et l'éco-éthologie des pucés d'oiseaux aux Îles Kerguelen (Insecta, Siphonaptera). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 1992, 67, 213-220.
- CHEETHAM T.B. Male genitalia and phylogeny of Pulicoidea (Siphonaptera). *Theses zoologicae, volume 8*, Ronald Fricke éd. 1988, 224 p.
- DEGEILH B., GILOT B., GUIGUEN C. & BEAUCOURNU J.C. A propos de récolte de pucés (Siphonaptera) au drapeau. *Bulletin de la Société française de Parasitologie*, 1993, 11, 253-258.
- GUIGUEN C. Anthroponoses et Oiseaux marins : contribution à l'étude des ectoparasites hématophages des espèces nicheuses sur les côtes françaises continentales et insulaires. Thèse, Doctorat en Biologie Humaine, Université Aix-Marseille II, 1988, 326 p.

- GUIGUEN C. & BEAUCOURNU J.C. Oiseaux, parasites et insularisation : le biotope rocheux. Le pigeon biset, *Columba livia*, hôte primitif de diverses biocénoses. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 1992, 67, 209-213.
- GUIGUEN C., MONNAT J.Y., LAUNAY H. & BEAUCOURNU J.C. Ectoparasites des Oiseaux en Bretagne : II. Siphonaptères. *Revue française d'Entomologie (n.s.)*, 1983, 5, 144-146.
- GUIGUEN C., YESOU P. & BEAUCOURNU J.C. Notes sur *Ceratophyllus vagabundus vagabundus* (Boheman, 1865), au Lac Baïkal (Siphonaptera, Ceratophyllidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 1993, 98, 28.
- HADDOW J.F., TRAUB R. & ROTHSCHILD M. Distribution of Ceratophyllid fleas and notes on their hosts, 42-163. *In* : Traub R., Rothschild M. & Haddow J.F. The Rothschild Collection of Fleas. The Ceratophyllidae : key to the genera and host relationships, with notes on their Evolution, Zoogeography and Medical importance. Rothschild & Traub Eds, Academic Press, London, 1983, XV + 288 p.
- 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.
- HUMPHRIES D.A. Function of Combs in Ectoparasites. *Nature*, 1967, 215, 319-320.
- MARDON D.K. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. VI: Pygiopsyllidae. British Museum, 1981, 298 p.
- PEUS F. Zur Kenntnis der Flöhe Deutschlands (Schluss) (Insecta, Siphonaptera): IV. Faunistik und Oekologie der Säugetierflöhe. *Zoologische Jahrbücheri* (Iena), 1972, 99, 408-504.
- RIEK E.F. Lower Cretaceous fleas. *Nature*, 1970, 227, 746-747.
- SMIT F.G.A.M. One some adaptative structures in Siphonaptera. *Folia parasitologica* (Praha), 1972, 19, 5-17.
- SMIT F.G.A.M. Classification of the *Siphonaptera*, *In*: Synopsis and classification of living organisms, Parker S.P. ed. McGraw-Hill, New York (Siphonaptera : vol. 2), 1982, 557-563.
- SMIT F.G.A.M. An illustrated catalogue of the Rothschild collections of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol VII : Malacopsylloidea (Malacopsyllidae and Rhopalopsyllidae). Oxford University Press, 1987, 380 p.
- SUNTSOV V.V. & SUNTSOVA N.I. Origin and genesis of natural and anthropogenic plague foci: ecological, geographical and social aspects. Ecological and epidemiological aspects of plague in Vietnam, Korzum L.P. & Suntsov V.V. eds, 2003, 109-134 (en russe, résumé anglais).
- TRAUB R. The hosts of the Ceratophyllid fleas, 164-187. *In*: Traub R., Rothschild M. & Haddow J.F. The Rothschild Collection of Fleas. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships, with notes on their Evolution, Zoogeography and Medical importance. Rothschild & Traub eds, Academic Press, London, 1983, XV + 288 p.
- TRAUB R. & ROTHSCHILD M. Evolution of the Ceratophyllidae, 188-201. *In*: Traub R., Rothschild M. & Haddow J.F. The Rothschild Collection of Fleas. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships, with notes on their Evolution, Zoogeography and Medical importance. Rothschild & Traub eds, Academic Press, London, 1983, XV + 288 p.
- WHITEHEAD M.D., BURTON H.R., BELL P.J. ARNOULD J.P.Y. & ROUNSEVELL D.E. A further contribution on the biology of the Antarctic flea, *Glaciopsyllus antarcticus* (Siphonaptera: Ceratophyllidae). *Polar Biology*, 1991, 11, 379-383.

Reçu le 6 décembre 2004  
 Accepté le 27 janvier 2005