

Sex-ratio chez les puces (Insecta : Siphonaptera) d'Ambohitantely, Hautes Terres Centrales de Madagascar

H. Rico Randrenjarison Andrianiaina^{1,2,3}, Jean-Claude Beaucournu⁴, Voahangy Soarimalala², Sébastien Boyer⁴ & Steven M. Goodman^{2,5}

¹Mention Zoologie et Biodiversité Animale, Faculté des Sciences, Université d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : andrianiainarandrenjarison@yahoo.fr

²Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : voahangysoarimalala@gmail.com

³Unité d'Entomologie Médicale, Institut Pasteur de Madagascar, BP 1274, Ambatofotsikely, Antananarivo 101, Madagascar

E-mail : sboyer@pasteur-kh.org

⁴Laboratoire de Parasitologie médicale, Faculté de Médecine, 2 Avenue du Professeur Léon Bernard, 35043 Rennes cedex, France

E-mail : jc.beaucournu@gmail.com

⁵Field Museum of Natural History, 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA

E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

Résumé

Le sex-ratio a été étudié chez les siphonaptères ectoparasites d'espèces introduites et natives de petits mammifères terrestres. L'échantillonnage a été mené durant deux saisons (fin des saisons humide et sèche) dans un site situé dans les Hautes Terres Centrales de Madagascar (Ambohitantely). Des captures de petits mammifères ont été réalisées pendant dix jours durant les deux saisons où 289 petits mammifères furent capturés, représentant douze espèces endémiques et quatre espèces introduites. L'inspection de chaque animal a permis de dénombrer un total de 339 puces réparties en neuf espèces, toutes endémiques de Madagascar. Les résultats ont mis en évidence que seule *Synopsyllus estradei* présente un sex-ratio nettement en faveur des femelles ce qui reflète la tendance générale observée chez les insectes ectoparasites. Une variation saisonnière de ce sex-ratio a également été observée en fonction des espèces. Enfin, une affinité du sexe du parasite à celui de l'hôte pendant une saison donnée a également été notée.

Mots clés : puces, siphonaptères, sex-ratio, petits mammifères, Ambohitantely

Extended abstract

The sex ratio of Siphonaptera (fleas), ectoparasites of small endemic (Afrosoricida: Tenrecidae, and Nesomyidae: Nesomyinae) and introduced (Soricidae and Muridae) mammals, was investigated based on field collections made at the end of the wet season (31 March to 9 April 2014) and the dry season (15 to 25 October 2014) at a site in the Central Highlands of Madagascar (Réserve Spéciale d'Ambohitantely).

The study site, located in central Madagascar, is 140 km northwest of Antananarivo along Route National No.4 (towards Mahajanga). Ambohitantely is located on the Ankazobe Tampoketsa (plateau) between longitude 47°12' and 47°20'E, and latitude 18°04' and 19°14'S, and the elevational range falls between 1550 and 1662 m above sea-level.

Small mammals were captured during the two sessions, each 10 days, using the same protocol: 1) two styles of live traps, Sherman and National (baited with peanut butter), in a ratio of 1:4, and approximately 70% placed on the ground and the balance in arboreal sets; these traps were intended to capture Nesomyinae and Muridae rodents and to a lesser extent Tenrecidae; and 2) three lines of pit-fall traps employed to trap Tenrecidae and to a lesser extent rodents. This latter type of trap was composed of 11 plastic buckets, each with a capacity of 15 l, placed 10 m apart, buried in the earth so the upper rim was flush with the ground surface, and with a 100 m long and 0.75 m high plastic drift fence stapled to vertical posts and bisecting each bucket.

During the two field surveys, 289 individual small mammals were captured, including 12 endemic and four introduced species. Each of these individuals was inspected for ectoparasites, yielding a total of 339 flea specimens, composed of two genera and nine species (*Synopsyllus estradei*, *S. fonquerniei*, *Paractenopsyllus duplantieri*, *P. grandidieri*, *P. kerguisteli*, *P. petiti*, *P. rouxi*, *P. vauceli*, and *P. viettei*). All of these flea species are endemic to Madagascar and, surprisingly given the number of non-native small mammals captured, no introduced

flea was collected. As the trapping and handling techniques between the two surveys were in parallel, it is possible to compare seasonal differences in aspects of the ecology of the collected fleas and their hosts, including sex-ratios.

The results for the nine species of identified fleas indicate that the sex-ratio was not equal for males and females and in most cases in favor of females; this is similar to the pattern found in different species of ectoparasites, including fleas. In *S. estradei*, female fleas outnumbered males and this result was statistically significant (Wilcoxon, $W = 224$, $P = 0.027$). Some seasonal variation in the sex ratio of fleas was also observed. In addition, certain flea species show apparent preferences to the sex of the host, as well as showing seasonal variation.

Key words: fleas, siphonaptera, sex-ratio, small mammals, Ambohitantely

Introduction

La théorie de l'évolution admet comme règle l'égalité de distribution des sexes dans la progéniture pour des individus à reproduction sexuée (Fisher, 1930). Cependant un sex-ratio (i.e. le rapport du nombre de mâle sur le nombre de femelles) déséquilibré est souvent observé dans une population naturelle. Chez les insectes parasites comme les poux, certaines mouches et les puces, le sex-ratio est généralement biaisé en faveur des femelles (Marshall, 1981 ; Dittmar *et al.*, 2011 ; Pap *et al.*, 2013).

Beaucournu *et al.* (2012) confirment également cette notion de prédominance des femelles parmi les puces (Siphonaptera) : « Chez les Siphonaptères, le sex-ratio lors des collectes de terrain est normalement en faveur des femelles, de l'ordre de 0,6 à 0,9, mais ces chiffres varient selon que l'on étudie les puces prélevées sur l'hôte ou dans son nid, ou dans sa litière ». Ils expliquent que la variation du rapport mâle / femelle peut être due à une différence de comportement d'un sexe à l'autre. De plus, le développement des larves vers le stade adulte influe aussi la distribution du sexe ratio chez les puces (Klein, 1966), avec une longévité plus importante chez les femelles.

Dans l'intention de mieux comprendre les aspects de l'histoire naturelle des siphonaptères à Madagascar, particulièrement la distribution de leur sex-ratio chez les petits mammifères de Madagascar, des collectes de puces ont été réalisées lors de deux saisons (humide et sèche) sur les Hautes Terres Centrales. Suite à de récents travaux en systématique

sur les puces de Madagascar (Duchemin, 2003a, 2003b, 2004 ; Duchemin & Ratovonjato, 2004 ; Hastriter & Dick, 2009 ; Beaucournu & Laudisoit, 2014 ; Beaucournu & Goodman, 2014 ; Beaucournu *et al.*, 2015 ; Goodman *et al.*, 2015), les aspects de la taxonomie et la distribution de ce groupe sont relativement bien connus. Dans le contexte de cette étude, le sex-ratio a été étudié chez chaque espèce de puce durant les deux saisons pour déterminer si ce facteur écologique pourrait aussi affecter la distribution des sexes. Ces facteurs écologiques ont des effets sur le développement des puces jusqu'au stade adulte et modifie ainsi quantitativement et qualitativement la faune pulicidienne dans une localité donnée. Aussi, une analyse d'affinité au niveau des sexes a été entreprise entre l'hôte et le parasite pour comprendre si le sex-ratio des espèces de puces ont tendance à être plus sur les hôtes femelles, par exemple, en saison de reproduction.

Méthodologie

Localité de collecte, hôtes et parasites

Les investigations ont été menées dans les Hautes Terres Centrales de Madagascar à la fin de la saison des pluies du 31 mars au 09 avril 2014, et à la fin de la saison sèche du 15 au 23 octobre 2014. Le site d'étude est situé dans la région d'Analamanga, District d'Ankazobe, Réserve Spéciale d'Ambohitantely (18°11'45,5"S ; 47°17'14,0"E) à 1600 m d'altitude (Figure 1). Le site est qualifié de forêt humide de montagne (Ratsirarson & Goodman, 2000 ; Langrand, 2008), avec certaines parties qui sont dégradées.

Méthode de collecte

L'échantillonnage des mammifères a été réalisé par des piégeages permettant la capture d'animaux vivants. En effet, la collecte de puces ne peut pas être réalisée sur des animaux morts dans les pièges. Des pièges standards « National » et « Sherman » ont été utilisés. Ces pièges capturent préférentiellement les rongeurs ; ils ont été appâtés avec du beurre de cacahuètes (Goodman *et al.*, 2015). Les seconds pièges sont des pièges « pitfall » non appâtés, qui permettent de capturer de petites tenrecidés (Goodman *et al.*, 2015). Les petits mammifères ont été identifiés d'après la clef de détermination de Soarimalala & Goodman (2011).

La collecte des puces a été standardisée. Tout d'abord chaque animal piégé et vivant a été placé directement dans un sac de maintien propre en tissu.

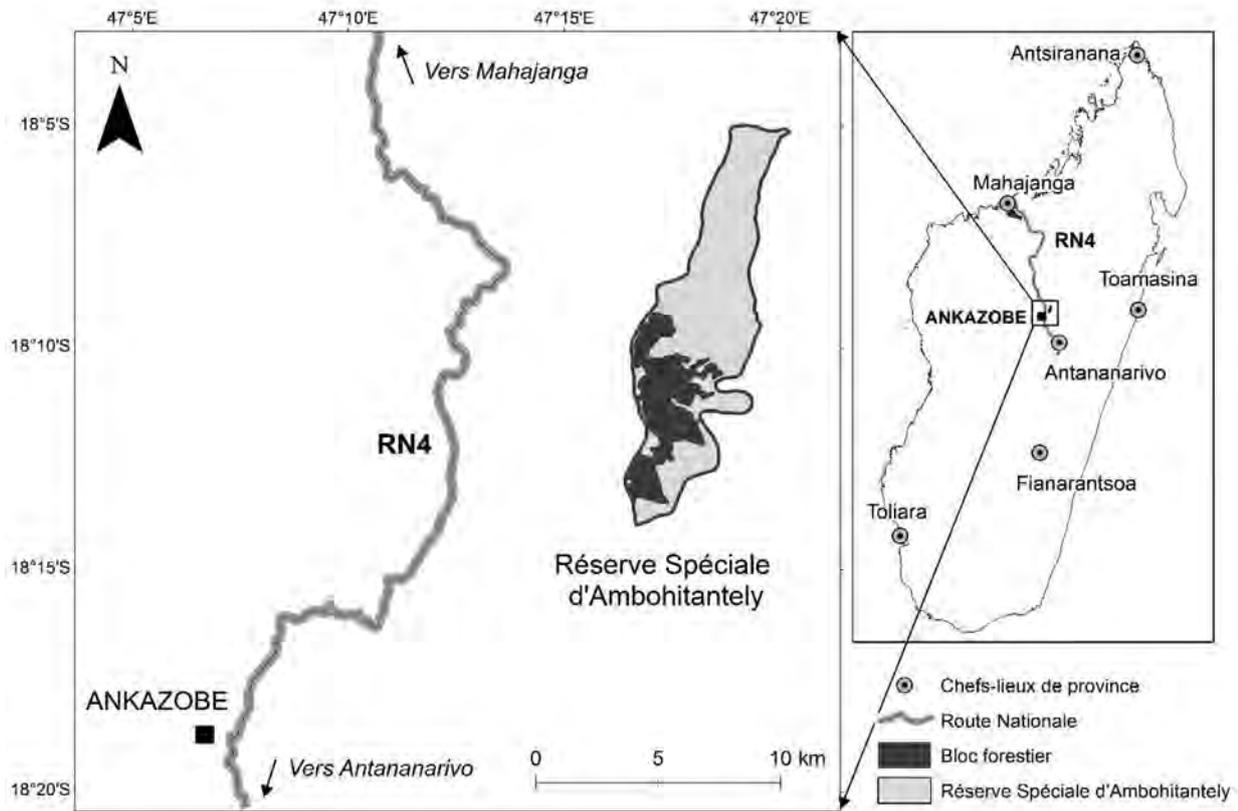


Figure 1. Carte montrant l'emplacement de la Réserve Spéciale d'Ambohitantely sur les Hautes Terres Centrales de Madagascar.

Ensuite, l'animal fut tué par ponction cardiaque et placé dans une grande bassine en plastique. Chaque spécimen a été brossé sur tout le corps suivant le sens des poils, puis à rebrousse-poil. Ainsi, en brossant ou en soufflant sur le pelage du mammifère, les puces dérangées sautent hors de l'hôte dans la bassine et peuvent être récupérées (Baltazard & Eftekhari, 1957).

Les puces sont conservées dans des tubes étiquetés en fonction du numéro de l'hôte et contenant de l'éthanol à 90 %. Entre chaque manipulation, les pochons, ou sacs, ont été retournés pour vérifier s'il reste encore des puces. Tous les ustensiles (bassine, brosse, pince, etc.) ont été essuyés et vérifiés après chaque manipulation pour éviter le transfert de parasites d'un spécimen à un autre.

Détermination des puces

L'identification des puces collectés se fait généralement sous loupe binoculaire et en se basant sur des clés de déterminations relatives aux genres. En revanche, pour une diagnose spécifique, un montage entre lame et lamelle est nécessaire. A ce niveau de l'identification, il est souvent utile d'utiliser

des clés concernant la région d'où provient l'insecte : pour la faune malgache, la dernière révision est celle de Duchemin (2003a, 2003b) et par les autres articles de taxonomie plus récents (Duchemin & Ratovonjato, 2004 ; Hastriter & Dick, 2009 ; Beaucournu & Goodman, 2014 ; Beaucournu *et al.*, 2015).

Analyses des données

Le sex-ratio a été étudié pour chaque espèce de puces recensées durant les deux sessions de piégeages en utilisant les tests non paramétriques Wilcoxon et Mann-Whitney selon l'appariement des données. Ces tests permettent de calculer si le sex-ratio est biaisé en faveur d'un sexe quelconque suivant les saisons de collecte et le sexe de l'hôte.

Résultats

Les mammifères collectés et inspectés pour leurs ectoparasites comprennent deux groupes endémiques et deux groupes introduits. Les tenrecidés de la famille des Tenrecidae (appartenant à l'ordre des Afrosoricida) et des rongeurs de la sous-famille des Nesomyinae (appartenant à la famille des Nesomyidae) sont endémiques, tandis

que les rongeurs de la famille des Muridae et les musaraignes de la famille des Soricidae sont introduits (Soarimalala & Goodman, 2011). Aucune puce n'a été trouvée parmi les membres de cette dernière famille, alors que l'inverse est ordinairement observé à Madagascar en dehors des forêts (Lavature *et al.*, 1998).

Un total de 339 puces a été collecté sur 289 petits mammifères. Les siphonaptères collectés dans cette étude appartiennent à deux genres endémiques : *Paractenopsyllus* Wagner & Roubaud, 1938 (Ceratophyllidae, Leptopsyllinae) et *Synopsyllus* Wagner, 1932 (Pulicidae, Xenopsyllinae). Il s'agit des neuf espèces suivantes : *Synopsyllus estradei*, *S. fonquerniei*, *Paractenopsyllus duplantieri*, *P. grandidieri*, *P. kergueli*, *P. petiti*, *P. rouxi*, *P. vauceli* et *P. viettei* (Tableau 1). Aucune espèce de puce introduite n'a été trouvée sur les petits mammifères échantillonnés.

Le Tableau 1 résume le sex-ratio des neuf espèces collectées durant les deux saisons. Seule l'espèce *S. estradei*, qui a été collectée à la fin de la saison des pluies, présente une différence significative du sex-ratio en faveur des femelles (Wilcoxon, $W = 224$, $P = 0,027$; Tableau 1). Les proportions de mâles et de femelles chez les autres espèces ne montrent pas de différences significatives.

Il existe également une variation saisonnière du sex-ratio chez chaque espèce de puces qui a été collectée pendant les deux saisons (Figure 2). Le sex-ratio de *S. fonquerniei* est en faveur des mâles pendant la saison des pluies et en faveur des femelles pendant la saison sèche. A l'inverse, chez *Paractenopsyllus grandidieri*, le sex-ratio est en faveur des femelles pendant la saison des pluies et en faveur des mâles pendant la saison sèche.

Enfin, chez *P. petiti*, le sex-ratio qui est en faveur des mâles pendant la saison des pluies devient équilibré pendant la saison sèche.

Pour une espèce de puce donnée, l'abondance est supérieure durant la saison humide, par rapport à la saison sèche (par exemple, *S. estradei* [Mann-Whitney, $U = 91$, $P = 0,001$] et *P. grandidieri* [Mann-Whitney, $U = 45$, $P = 0,009$]) or dans certains cas cette mesure est similaire entre les deux saisons (par exemple *S. fonquerniei* [Mann-Whitney, $U = 11$, $P = 0,131$] et *P. duplantieri* [Mann-Whitney, $U = 31$, $P = 0,958$]). Le seul cas où le nombre d'individus collectés d'une espèce de puce est élevé durant la saison sèche est pour *P. vauceli*, suggérant une biologie et une adaptation particulière de cette espèce mais la différence n'est pas significative (Mann-Whitney, $U = 6$, $P = 0,560$).

Le sex-ratio des différentes espèces de puces durant la saison des pluies varie selon le sexe de l'hôte (Figure 3) et les hôtes mâles semblent héberger plus de puces mâles que de puces femelles, avec l'exception de *S. estradei*. Néanmoins, les variations statistiquement significatives ne sont observées que chez *S. fonquerniei* (Mann-Whitney, $U = 21$, $P = 0,019$) et *P. petiti* (Mann-Whitney, $U = 36$, $P = 0,005$). Au contraire, pendant la saison sèche, la tendance est inverse (Figure 4) : dans la majorité des cas, les hôtes femelles hébergent plus de puces mâles que de puces femelles avec les seules exceptions de *S. fonquerniei* et *P. duplantieri*. Selon les statistiques, la variation significative du sex-ratio n'est constaté que chez *P. grandidieri* (Mann-Whitney, $U = 28$, $P = 0,010$). Aucune variation significative n'est constatée chez *P. vauceli* (Mann-Whitney, $U = 6$, $P = 0,148$) malgré le nombre élevé de puces mâles chez les hôtes femelles.

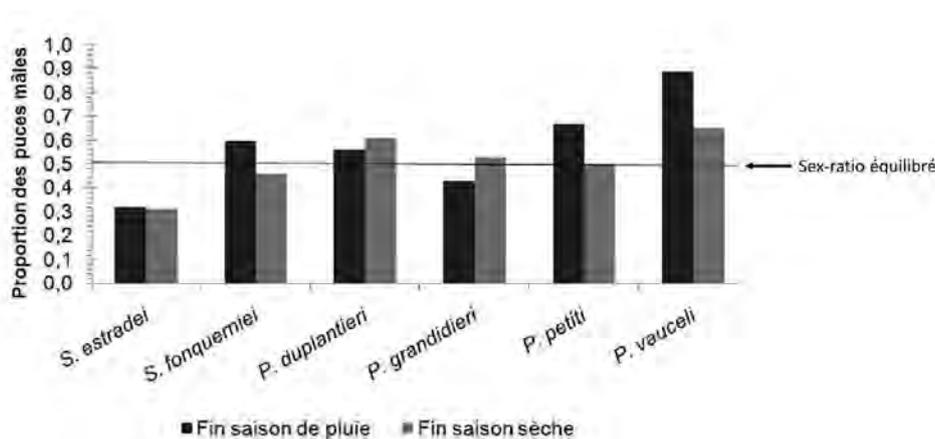


Figure 2. Variations saisonnières du sex-ratio chez les différentes espèces de puces recensées durant les deux saisons d'échantillonnages.

Tableau 1. Distribution des sex-ratios (male : femelle) suivant les espèces hôtes. Les espèces mises en caractère normal sont les espèces capturées en avril (saison des pluies) et en caractère gras en octobre (saison sèche). Le sex-ratio et les statistiques associées sont présentées uniquement pour les espèces de puces représentées par au moins trois spécimens par hôte. NA = non applicable.

Puces	Hôtes	Nombre de puces mâles	Total des mâles	Nombre de puces femelles	Total des femelles	Sex-ratio	Test de Wilcoxon
<i>Synopsyllus estradei</i>	<i>Microgale longicaudata</i>	0	16	1	34	-	W = 224, P = 0,027
	<i>Eliurus majori</i>	1		0		-	
	<i>Rattus rattus</i>	15		33		0,45	
	<i>Microgale cowani</i>	1	5	2	11	0,50	W = 35, P = 0,240
	<i>Microgale dobsoni</i>	0		4		-	
	<i>Setifer setosus</i>	1		3		0,33	
	<i>Eliurus majori</i>	1		0		-	
	<i>Mus musculus</i>	0		1		-	
	<i>Rattus rattus</i>	2		1		2,00	
<i>Synopsyllus fonquerniei</i>	<i>Rattus rattus</i>	15	15	10	10	1,50	W = 108, P = 0,280
	<i>Setifer setosus</i>	12	12	9	14	1,33	W = 43, P = 0,310
	<i>Eliurus majori</i>	0		1		-	
	<i>Rattus rattus</i>	0		4		-	
<i>Paractenopsyllus duplantieri</i>	<i>Microgale cowani</i>	4	24	4	19	1,00	W = 127, P = 1
	<i>Microgale dobsoni</i>	19		11		1,72	
	<i>Microgale longicaudata</i>	1		1		-	
	<i>Rattus rattus</i>	0		3		-	
	<i>Microgale cowani</i>	19	33	10	21	1,90	W = 120, P = 0,134
	<i>Microgale dobsoni</i>	14		7		2,00	
	<i>Microgale majori</i>	0		3		-	
<i>Setifer setosus</i>	0		1		-		
<i>Paractenopsyllus grandidieri</i>	<i>Eliurus majori</i>	0	23	2	31	-	W = 100, P = 0,100
	<i>Rattus rattus</i>	23		29		0,79	
	<i>Microgale dobsoni</i>	0	8	1	7	-	W = 29,5, P = 0,873
	<i>Eliurus majori</i>	6		3		2,00	
	<i>Eliurus minor</i>	0		1		-	
	<i>Rattus rattus</i>	2		2		1,00	
<i>Paractenopsyllus kerguisteli</i>	<i>Microgale cowani</i>	0	0	3	3	-	NA
<i>Paractenopsyllus petiti</i>	<i>Microgale dobsoni</i>	4	10	1	5	4,00	W = 16, P = 0,281
	<i>Microgale gymnorhyncha</i>	5		2		2,50	
	<i>Rattus rattus</i>	1		2		0,50	
	<i>Microgale cowani</i>	1	3	3	6	0,33	W = 5, P = 0,577
	<i>Microgale dobsoni</i>	2		3		0,67	
<i>Paractenopsyllus rouxi</i>	<i>Microgale cowani</i>	1	1	0	0	-	NA
<i>Paractenopsyllus vauceli</i>	<i>Microgale cowani</i>	1	8	1	1	-	W = 15, P = 0,053
	<i>Microgale dobsoni</i>	7		0		-	
	<i>Microgale cowani</i>	9	11	6	6	1,50	W = 39, P = 0,243
	<i>Microgale dobsoni</i>	2		0		-	
<i>Paractenopsyllus viettei</i>	<i>Microgale cf. cowani</i>	2	2	0	0	-	NA
	<i>Microgale cowani</i>	1	1	0	0	-	NA

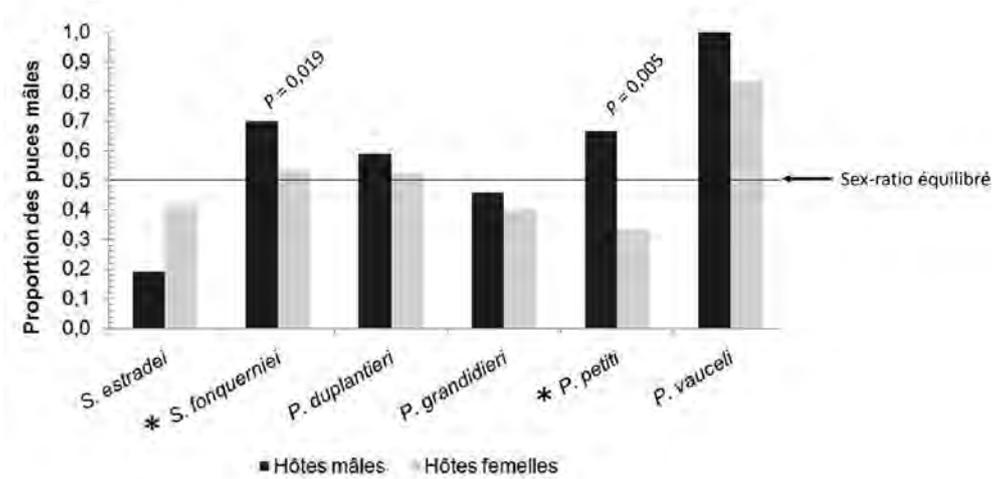


Figure 3. Sex-ratio chez les puces en fin de saison des pluies vis-à-vis du sexe de l'hôte.

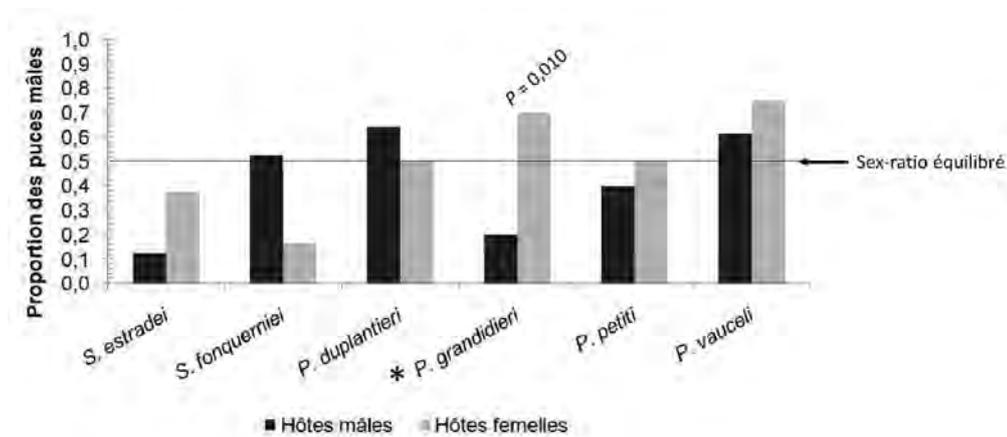


Figure 4. Sex-ratio chez les puces en fin de saison sèche vis-à-vis du sexe de l'hôte.

Discussion

Nos résultats sur les puces ectoparasites de petits mammifères d'Ambohitantely apportent quelques éclaircissements sur les différences de sex-ratio des puces en fonction de la saison et des hôtes.

Ils indiquent un sex-ratio biaisé en faveur des femelles chez *Synopsyllus estradei*, en concordance avec les données de la littérature (Beaucournu *et al.*, 2012 ; Libois, 2014). L'explication de cette différence pourrait provenir de deux facteurs, qui sont généralement associés aux puces. Premièrement, la femelle ingère plus de sang que le mâle (Pollitzer, 1954 ; Marshall, 1981 ; Franc, 1994), pouvant entraîner une plus grande longévité par rapport aux mâles. Deuxièmement, le besoin énergétique plus important des femelles de se gorger de sang pour la production de centaines, voire de milliers d'œufs (Pollitzer, 1954 ; Marshall, 1981 ; Franc, 1994), pourrait également favoriser la présence de la femelle sur l'hôte.

Dans la plupart des cas, à l'exception de *S. estradei*, le sex-ratio tend vers un équilibre. Chez certaines espèces de puces (*P. kerguisteli*, *P. rouxi* et *P. viettei*), les faibles abondances de puces collectées n'ont pas permis d'observer de différences. Toutefois, des variations et des tendances du sex-ratio ont déjà été décrites par quelques auteurs en dehors de Madagascar. Par exemple, Krasnov (2008) a observé que les puces femelles sont souvent plus abondantes que les mâles chez une grande variété d'espèces dans différentes localités du monde. Nous tenons à préciser que des enquêtes sur les puces ont été effectuées sur des animaux pris aux pièges hors de leur réseau de terriers, dans lesquels le sex-ratio des puces collectées pourrait être différent (Linsdale & Davis, 1956).

Il semblerait que les variations saisonnières affectent aussi le sex-ratio des siphonaptères. En effet, ces variations, déjà observées à Madagascar, modifient quantitativement et qualitativement la

faune des siphonaptères dans une localité donnée (Beaucournu & Fontenille, 1993). Selon nos données, les résultats concernant *S. fonquerniei* montrent un excès de mâles pendant la saison des pluies avec de plus un léger excès de femelles pendant la saison sèche (Figure 2). Ceci pourrait s'expliquer par la différence de longévité et de résistance entre puces mâles et femelles (Klein, 1966), aussi que bien d'autres facteurs, comme leurs déplacements.

D'autres facteurs peuvent également influencer le sex-ratio des siphonaptères. En guise d'exemple, la variation du sex-ratio selon l'âge physiologique des puces a déjà été décrite dans le contexte d'une étude de suivi de population de *S. fonquerniei* (Klein, 1966). La dominance des mâles chez les néonates aurait tendance à se changer en une prédominance des femelles chez les individus âgés : autrement dit, la survie des mâles serait plus courte que celle des femelles (Klein, 1966).

Les données obtenues à Ambohitantely donnent aussi un aperçu d'autres aspects de l'écologie des puces. Comme précédemment observé à Madagascar (Beaucournu & Fontenille, 1993), certaines différences saisonnières ont été observées sur la densité et les préférences de puces pour certains hôtes. Par exemple, quelques individus de *P. kerguisteli* et *P. rouxi* ont été capturés uniquement lors de la saison des pluies sur l'hôte *Microgale cowani*, mais sur un échantillon très faible et peut-être non représentatif.

Sur les 289 individus de petits mammifères des écosystèmes forestiers traités dans cette étude, plus de la moitié sont des espèces introduites, comprenant 123 exemplaires (42,6 %) de *Rattus rattus* et 17 (5,9 %) de *Mus musculus*. Cependant, aucune puce d'espèces introduites n'a été identifiée. Cette situation est notablement différente dans les milieux ruraux et urbains lorsque la faune de puces est exclusivement composée d'espèces introduites sur des hôtes introduits (Duplantier & Duchemin, 2003). Cela suggère aussi une compétition plus difficile pour les espèces introduites dans les milieux naturels, probablement due à une adaptation plus ancienne des espèces autochtones dans ce milieu, comparativement aux milieux habités par l'homme qui sont plus récents. A Ambohitantely, des différences saisonnières importantes au niveau de l'abondance des puces sur les petits mammifères introduits ont été observées. Pendant la saison des pluies, l'espèce *S. fonquerniei*, connue pour être vecteur de la peste bubonique (Chanteau, 2006), a été retrouvée uniquement sur *R. rattus*. Comparativement, cette

espèce a été trouvée sur deux autres espèces de petits mammifères indigènes pendant la saison sèche, avec un nombre réduit de puces sur *R. rattus*. De même, pour *P. grandidieri*, pendant la saison humide, *R. rattus* a été l'hôte dominant, bien que cette espèce de puce fût également détecté sur une espèce de rongeur endémique. Pendant la saison sèche, cette espèce a été présente sur un plus grand nombre d'hôtes mammifères endémiques, avec une plus faible densité sur *R. rattus*. Enfin, *S. estradei* montre une tendance similaire avec *P. grandidieri*, vis-à-vis le nombre d'hôtes.

Aucune spécificité envers les hôtes n'a été démontrée à Ambohitantely pour l'ensemble des espèces de puces (Goodman *et al.*, 2015). Il semble qu'il n'y ait pas d'exemple clair de co-spéciation entre les puces et les hôtes, ceux-ci étant d'origines phylogénétiques très différentes (Jansa & Weksler, 2004 ; Poux *et al.*, 2005). Les résultats illustrent la plus grande importance de l'environnement local par rapport aux relations phylogénétiques de l'hôte. L'observation de l'absence locale présumée des espèces de puces introduites est intéressante et la dynamique de cet événement est importante d'un point de vue écologique.

L'existence d'une variation saisonnière du sex-ratio de certaines espèces de puces sur leurs hôtes semble confirmée par notre étude. Des études sur le long terme, avec ainsi des effectifs plus importants pourraient permettre de mieux apprécier les variations du sex-ratio, de la phénologie et de la densité des puces au cours du temps, et ceci tant sur les hôtes que dans leurs nids ou litières. Cette étude permettrait aussi de mesurer plus efficacement des associations hôtes/parasites encore méconnues jusqu'ici avant de se pencher sur les problématiques d'adaptation et de co-évolution des différentes espèces en présence.

Remerciements

Nous tenons à remercier « Madagascar National Parks » et le Ministère de l'Environnement et des Forêts de Madagascar qui ont bien voulu nous délivrer le permis de recherche pour ce travail. Notre reconnaissance aux divers institutions qui ont pu collaborer pour la réalisation de ce projet (la Mention Zoologie et Biodiversité Animale, le Centre de Recherche et de Veille sur les Maladies Emergentes dans l'Océan Indien [CRVOI] et l'Institut Pasteur de Madagascar). Les études sur le terrain ont été généreusement financées par une subvention au CRVOI du Fonds de développement FEDER-

POCT régionale européenne, La Réunion, projet ParamyxOI et le projet « StopRats » de l'Union Européen, « European Development Fund » (FED 2013330-223). Nous voudrions aussi remercier Pablo Tortosa, David Wilkinson, Yann Gomard, Malala Nirina Rakotomanga, Beza Ramasindrazana et Achille P. Raselimanana pour nous avoir apporté leurs aides durant les travaux de terrain. Nous remercions Vincent Robert pour les conseils et les commentaires qu'il nous a donnés pour la finalisation de cette étude.

Références bibliographiques

- Baltazard, M. & Eftekhari, M. 1957.** Techniques de récolte, de manipulation et d'élevage des puces de rongeurs. *Bulletin World Health Organization*, 16: 436-440.
- Beaucournu, J.-C. & Fontenille, D. 1993.** Contribution à un catalogue des puces de Madagascar (Insecta : Siphonaptera). *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar*, Edition spéciale: 1-48.
- Beaucournu, J.-C. & Goodman, S. M. 2014.** Une nouvelle espèce de puce du genre *Paractenopsyllus*, endémique de Madagascar (Siphonaptera : Ceratophyllidae : Leptopsyllinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 119: 427-431.
- Beaucournu, J.-C. & Laudisoit, A. 2014.** Une nouvelle espèce de puce du genre *Tsaractenus* (Siphonaptera, Ceratophyllidae, Leptopsyllinae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 119: 299-305.
- Beaucournu, J.-C., Degeilh, B., Mergey, T., Munoz-Leal, S. & Gonzalez-Acuna, D. 2012.** Le genre *Tunga* Jarocki, 1838 (Siphonaptera : Tungidae). I-Taxonomie, phylogénie, écologie, rôle pathogène. *Parasite*, 19: 297-308.
- Beaucournu, J.-C., Randrenjarison Andrianiaina, H. R. & Goodman, S. M. 2015.** Puces d'Ambohitantely, Madagascar : Spécificité et phénologie. *Malagasy Nature*, 9: 39-48.
- Chanteau, S. 2006.** *Atlas de la peste à Madagascar*. IRD Editions, Paris.
- Dittmar, K., Morse, S., Gruwell, M., Mayberry, J. & DiBlasi, E. 2011.** Spatial and temporal complexities of reproductive behavior and sex ratios: A case from parasitic insects. *PLOS One*, DOI: 10.1371/journal.pone.0019438.
- Duchemin, J.-B. 2003a.** Biogéographie des puces de Madagascar. Thèse de Doctorat (Parasitologie), Université de Paris XII, Faculté de Médecine, Paris.
- Duchemin, J.-B. 2003b.** Two new fleas (Siphonaptera: Ceratophyllidae: Leptopsyllinae) of Madagascar: *Tsaractenus rodhaini* sp. n. and *Paractenopsyllus (Consobrinopsyllus* n. subgen.) *goodmani* sp. n. *Parasite*, 10: 351-358.
- Duchemin, J.-B. 2004.** Leptopsyllines from Madagascar (Insecta: Siphonaptera: Ceratophyllidae): Description of five new species of *Paractenopsyllus* Wagner, (1938). *Parasite*, 11: 59-70.
- Duplantier, J.-M. & Duchemin, J.-B. 2003.** Introduced small mammals and their ectoparasites : A description of their colonization and its consequences. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1191-1194. The University of Chicago Press, Chicago.
- Duchemin, J.-B. & Ratovonjato, J. 2004.** Description de trois nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* (Siphonaptera : Leptopsyllinae) de Madagascar. *Parasite*, 11: 253-260.
- Fisher, R. A. 1930.** *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, U.K.
- Franc, M. 1994.** Puces et méthodes de lutte. *Revue Science et Technique de l'Office International des Epizooties*, 13(4): 1019-1037.
- Goodman, S. M., Randrenjarison Andrianiaina, H. R., Soarimalala, V. & Beaucournu, J.-C. 2015.** The fleas of endemic and introduced small mammals in Central Highland forests of Madagascar: Faunistics, species diversity, and absence of host specificity. *Journal of Medical Entomology*, 52 (5): 1135-1143.
- Hastriter, M. W. & Dick, C. W. 2009.** A description of *Paractenopsyllus madagascarensis* sp. n. and the female of *Paractenopsyllus raxworthyi* Duchemin & Ratovonjato, (2004) (Siphonaptera: Leptopsyllidae) from Madagascar with a key to the species of *Paractenopsyllus*. *ZooKeys*, 13: 43-55.
- Jansa, S. A. & Weksler, M. 2004.** Phylogeny of muroid rodents: Relationships within and among major lineages as revealed by nuclear IRBP gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 256-276.
- Klein, J.-M. 1966.** Données écologiques et biologiques sur *Synopsyllus fonquerniei* Wagner et Roubaud, 1932 (Siphonaptera), puce du rat péridomestique, dans la région de Tananarive. *Cahiers ORSTOM, Série Entomologie Médicale et Parasitologie*, 4 (8): 3-29.
- Krasnov, B. R. 2008.** *Functional and evolutionary ecology of fleas*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Langrand, O. 2008.** La Réserve Spéciale d'Ambohitantely. In *Paysages naturels et biodiversité de Madagascar*, ed. S. M. Goodman, pp. 537-545. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Laventure, S., Rasoamanana, B., Boisier, P., Rasolomaharo, M., Rahilison, L., Randriantsoa, J., Andrianirina, Z., Chanteau, S., Duplantier, J.-M., Rakoto, L., Eppel, G., Andriamahefazafy, B., Randriantsimaniry, D. & Roux, J. 1998.** Epidémie de peste urbaine à Majunga, côte ouest de Madagascar. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 91 (1): 85-86.
- Libois, R. 2014.** Les puces des oiseaux de Belgique : Inventaire et hôtes. *Aves*, 51 (4): 217-230.
- Linsdale, J. M. & Davis, B. S. 1956.** Taxonomic appraisal and occurrence of fleas at the Hastings Reservation in central California. *University of California Publications in Zoology*, 54: 293-370.
- Marshall, A. G. 1981.** *The ecology of ectoparasitic insects*. Academic Press, London.

- Pap, P. L., Adam, C., Vagasi, C. I., Benko, Z. & Vincze, O. 2013.** Sex ratio and sexual dimorphism of three lice species with contrasting prevalence parasitizing the house sparrow. *Journal of Parasitology*, 99 (1): 24-30.
- Pollitzer, R. M. D. 1954.** Insects vector. In Plague. *Monograph series of the World Health Organization*, 22 (7): 333-427.
- Poux, C., Madsen, O., Marquard, E., Vieites, D. R., de Jong, W. W. & Vences, M. 2005.** Asynchronous colonization of Madagascar by the four endemic clades of primates, tenrecs, carnivores, and rodents as inferred from nuclear genes. *Systematic Biology*, 54 (5): 719-730.
- Ratsirarson, J. & Goodman, S. M. 2000.** Généralités sur la forêt d'Ambohitantely. Dans Monographie d'Ambohitantely, eds. J. Ratsirarson & S. M. Goodman. *Recherche pour le Développement, Série Sciences Biologique*, 16: 5-9.
- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011.** *Les petits mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.