

Puces (Insecta : Siphonaptera) d'Ambohitantely, Madagascar : Spécificité et phénologie

Jean-Claude Beaucournu¹, H. Rico
Randrenjarison Andrianiaina^{2,3} & Steven M.
Goodman^{3,4}

¹Laboratoire de Parasitologie médicale, Faculté de
Médecine et Institut de Parasitologie de l'Ouest, 2
Avenue du Professeur Léon Bernard, 35043 Rennes
cedex, France

E-mail : jc.beaucournu@gmail.com

²Département de Biologie Animale, Université
d'Antananarivo, BP 906, Antananarivo (101),
Madagascar

³Association Vahatra, BP 3972, Antananarivo 101,
Madagascar

E-mail : andrianiainarandrenjarison@yahoo.fr,
sgoodman@vahatra.mg

⁴Field Museum of Natural History, 1400 South Lake
Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA

E-mail : sgoodman@fieldmuseum.org

Résumé

Nous présentons les résultats de récoltes de puces, ou siphonaptères, des genres *Paractenopsyllus* (Ceratophyllidae, Leptopsyllinae) et *Synopsyllus* (Pulicidae, Xenopsyllinae) obtenues à partir de petits mammifères collectés lors d'inventaires biologiques effectués en 2014 sur un site de forêt de montagne, à Ambohitantely, dans les Hauts Plateaux malgaches. Parmi les mammifères hôtes étudiés, mentionnons la famille endémique des Tenrecidae (tenrecs endémiques appartenant aux Afrotheria), la sous-famille Nesomyinae (rongeurs endémiques appartenant aux Nesomyidae) et deux familles introduites appartenant aux Muridae (rongeurs) et aux Soricidae (musaraignes) ; cette dernière famille n'a pas livré de puces. Les inventaires ont été menés à la fin des saisons sèche et humide, livrant 288 hôtes appartenant à 11 taxa endémiques (*Tenrec ecaudatus*, *Setifer setosus* et sept *Microgale* spp. [Tenrecidae] ; *Eliurus majori* et *E. minor* [Nesomyinae]) et quatre introduits (*Rattus rattus* et *Mus musculus* [Muridae] et *Suncus murinus* et *S. etruscus* [Soricidae]). Ces hôtes ont montré neuf espèces de siphonaptères, toutes endémiques. Nous mettons l'accent sur la taxonomie de ces puces et divers aspects de leur morphologie.

Mots clés : Madagascar, endémisme, siphonaptères, mammifères, *Paractenopsyllus*, *Synopsyllus*, Tenrecidae, Nesomyinae, Muridae

Extended abstract

While a considerable amount of work has been conducted on the alpha-taxonomy of endemic fleas (Siphonaptera) of Madagascar, with numerous new species being described, little is known in natural forest settings about their host specificity and seasonal phenology. Data are presented herein on the flea species of the genera *Paractenopsyllus* (Ceratophyllidae, Leptopsyllinae) and *Synopsyllus* (Pulicidae, Xenopsyllinae) collected from small mammals during 2014 surveys of a montane humid forest site in the Central Highlands, located in the ex-province d'Antananarivo, région d'Analamanga, Réserve Spéciale d'Ambohitantely, along the Sentier Botanique, 18°11'45.5"S, 47°17'14.0"E, at approximately 1600 m above sea-level. The site was visited on two occasions in 2014, at the end of the rainy season from 31 March to 9 April and at the end of the dry season from 15 to 23 October. A combination of pitfall traps, placed in three different lines, each 100 m long, and Sherman and National traps were employed; during each season, the trapping effort and trap placement were largely in parallel.

The mammal host groups included the endemic family Tenrecidae (endemic tenrecs of the order Afrotheria) and subfamily Nesomyinae (endemic rodents of the family Nesomyidae) and two introduced families Muridae (rodents) and Soricidae (shrews); no fleas were recovered from the latter family. In total, 288 individual small mammals were captured (193 during the March-April visit and 95 during the October visit), including nine endemic Tenrecidae (*Tenrec ecaudatus*, *Setifer setosus*, and *Microgale* spp. (*M. cowani*, *M. dobsoni*, *M. gymnorhyncha*, *M. longicaudata*, *M. majori*, *M. parvula*, and *M. cf. cowani*); two endemic Nesomyinae (*Eliurus majori* and *E. minor*) and introduced species including Muridae (*Rattus rattus* and *Mus musculus*) and Soricidae (*Suncus murinus* and *S. etruscus*). These animals yielded 344 fleas of nine endemic species of the genera *Paractenopsyllus* (*P. duplantieri*, *P.*

grandidieri, *P. kerguisteli*, *P. petiti*, *P. rouxi*, *P. vauceli*, and *P. viettei*) and *Synopsyllus* (*S. fonquerniei* and *S. estradei*). This paper focuses on the taxonomy of these nine flea species and different aspects of their morphology and systematics.

Key words: Madagascar, endemism, Siphonaptera, mammals, *Paractenopsyllus*, *Synopsyllus*, Tenrecidae, Nesomyinae, Muridae

Introduction

Dans l'intention, entre autres, de mieux comprendre la spécificité et l'écologie des puces du genre endémique *Paractenopsyllus* Wagner, 1938, un programme intensif de piégeage de petits mammifères sur un site situé dans les Hautes Terres centrales de Madagascar a été mené, dans la forêt d'Ambohitantely. Les groupes de mammifères cibles comprennent une famille endémique de Madagascar, les Tenrecidae, composé d'une radiation monophylétique, ainsi qu'une sous-famille endémique de rongeurs, Nesomyinae (Soarimalala & Goodman, 2011). Parmi les Tenrecidae, le genre *Microgale* Thomas, 1862 est le plus riche en espèces, espèces qui à bien des égards ressemblent aux musaraignes et sont souvent appelés les « musaraigne-tenrecs ». Classiquement membres de cette famille, ils ont été considérés comme faisant partie de l'ordre des insectivores, mais aujourd'hui, ils sont clairement rattachés à une autre branche des mammifères et sont connus sous le nom d'Afrotheria. Deux autres groupes de petits mammifères se rencontrent également sur le site de l'étude, tous les deux introduits à Madagascar, et comprennent des rongeurs de la famille des Muridae et des musaraignes de la famille Soricidae.

Matériels et méthodes

Le biotope de collecte

Lors de deux visites en 2014 à la Forêt d'Ambohitantely, située dans les Hauts Plateaux de Madagascar, les petits mammifères ont été échantillonnés. Le site inventorié, de type composé de forêt humide de montagne partiellement perturbée, est situé à Madagascar : ex-province d'Antananarivo, région d'Analamanga, Réserve Spéciale d'Ambohitantely, sur le sentier botanique, 18°11'45,5"S, 47°17'14,0"E, à 1 600 m d'altitude (Figure 1). L'étude a été faite à la fin de la saison des pluies du 31 mars au 9 avril 2014, et à la fin de la saison sèche du 15 au 23 octobre 2014. Les efforts et techniques d'échantillonnages sont

largement comparables entre les deux visites. Pour plus d'informations sur le site, nous renvoyons à Ratsirarson & Goodman (2000) et Langrand (2003). Pour plus de détails sur les techniques de piégeage des petits mammifères et d'autres détails sur la façon dont les hôtes ont été étudiés voir Goodman *et al.* (2015).

Résultats et interprétations

Les petits mammifères collectés

Le nombre de petits mammifères capturés lors de la première visite de terrain était de 193 et pendant la deuxième visite de 95 pour un effort de piégeage identique. La liste des hôtes est, curieusement, un peu différente entre les deux périodes de piégeages, tant quantitativement que qualitativement. Au cours de la première série, 74 hôtes (42 % des animaux capturés) furent trouvés parasités par des siphonaptères, livrant 200 puces ; au cours de la seconde, 52 hôtes parasités (47 % des animaux capturés) livrant 142 puces : l'intensité du parasitisme sur les hôtes est le même : 2,70 puces par hôte dans la première série, 2,68 dans la seconde.

Dans la série d'avril (nous négligeons la date du 31 mars, par commodité), le rat noir introduit (*Rattus rattus* [Linné, 1758]) est omniprésent et abondant, représentant, avec 49 exemplaires porteurs de puces, les 2 / 3 des hôtes parasités. Ce rongeur était accompagné par une seule espèce de rongeur Nesomyinae endémique, du genre *Eliurus* Milne-Edwards, 1885, avec *E. majori* Thomas, 1895 (deux exemplaires), et de cinq espèces de « musaraigne-tenrecs » toutes appartenant au genre endémique *Microgale* : *M. cowani* Thomas, 1882, *M. dobsoni* Thomas, 1884, *M. gymnorhyncha* Jenkins, Goodman & Raxworthy, 1996, *M. longicaudata* Thomas, 1882 et *M. cf. cowani*.

Dans la série d'octobre, le rat noir introduit est relativement rare (six exemplaires), mais on trouve un spécimen de souris (*Mus musculus* Linné, 1758) et, pour les rongeurs Nesomyinae, nous avons deux espèces d'*Eliurus* (*E. majori* et *E. minor* Major, 1896) regroupant six individus. Les Tenrecidae sont représentés par deux genres, *Setifer* Frieriep, 1806, avec *S. setosus* (Schreber, 1777), absent des captures précédentes qui est représenté par neuf spécimens porteurs de puces, et de nouveau, *Microgale*, avec seulement trois espèces, *M. cowani*, *M. dobsoni* et *M. majori* Thomas, 1895 ; cette dernière espèce ne présente qu'un seul exemplaire.

À l'exception du rat noir (*Rattus*), de la souris (*Mus musculus*) et des musaraignes (*Suncus* spp.), tous

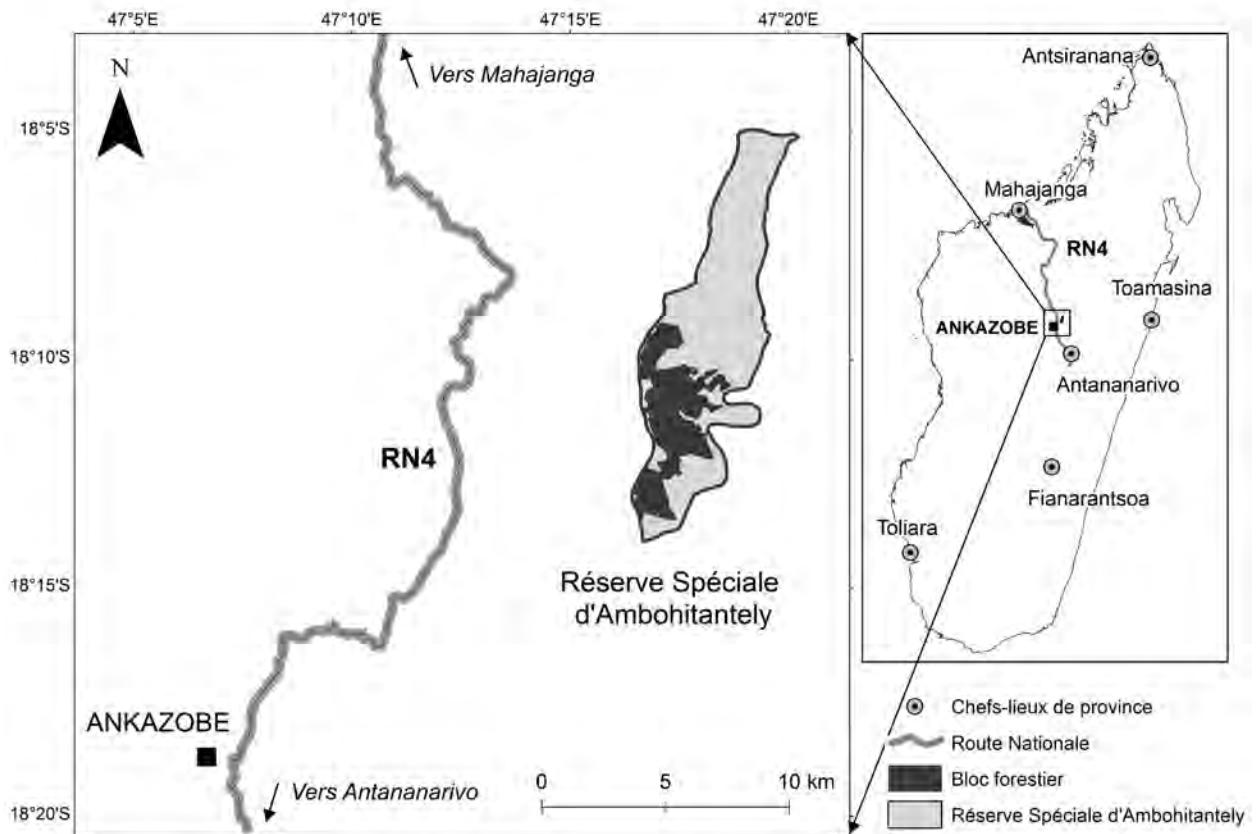


Figure 1. Carte montrant l'emplacement de la Réserve Spéciale d'Ambohitantely sur les Hautes Terres centrale de Madagascar.

les micromammifères capturés sont endémiques, de même que toutes les puces qui furent collectées.

Les siphonaptères collectés

Le genre le mieux représenté dans nos captures est *Paractenopsyllus* (Ceratophyllidae, Leptopsyllinae), genre riche à ce jour de 19 espèces, 18 étant des *Paractenopsyllus* sensu stricto, une seule appartenant au sous-genre *Consobrinopsyllus* Duchemin, 2003 (cf. Beaucournu & Goodman, 2014). Sept espèces ont été collectées, toutes appartenant au sous-genre nominatif, ce qui sur un territoire aussi petit et homogène serait impensable pour n'importe quel autre genre en d'autres régions, quelles soient afrotropicale, holarctique, orientale, etc... (Beaucournu & Lorvelec, 2014). Les espèces collectées sont les suivantes, citées par ordre d'ancienneté de description : *P. kerguisteli* Wagner, 1938, *P. grandidieri* Klein, 1965, *P. petiti* Klein, 1965, *P. viettei* Klein, 1965, *P. vauceli* Klein, 1965, *P. rouxi* Duchemin, 2004 et *P. duplantieri* Duchemin, 2004.

De plus, deux espèces de *Synopsyllus* Wagner & Roubaud, 1932 (Pulicidae, Xenopsyllinae), autre genre endémique comprenant cinq espèces, ont été

trouvées : *S. fonquerniei* Wagner & Roubaud, 1932 et *S. estradei* Klein, 1964.

Espèces collectées en fonction du mois de collecte et de l'hôte parasité

Paractenopsyllus kerguisteli : sur *Microgale cowani*, 0 en avril, trois exemplaires en octobre.

P. grandidieri : sur *Rattus rattus*, 55 exemplaires en avril, quatre en octobre.

sur *Eliurus majori*, deux en avril, neuf en octobre.
sur *E. minor*, hôte non collecté en avril, une en octobre.

sur *M. dobsoni*, 0 en avril, une en octobre.

P. petiti : sur *R. rattus*, trois en avril, 0 en octobre,

sur *M. dobsoni*, quatre en avril, cinq en octobre.

sur *M. cf. cowani*, une en avril, hôte non collecté en octobre.

sur *M. gymnorhyncha*, sept en avril (sur un hôte), hôte non collecté en octobre.

P. viettei : sur *M. cf. cowani*, deux en avril, hôte non collecté en octobre.

sur *M. cowani*, 0 en avril, une en octobre.

P. vauceli : sur *M. cowani*, deux en avril, 15 en octobre.

sur *M. dobsoni*, six en avril, deux en octobre.

- P. rouxi* : sur *M. cowani*, 0 en avril, une en octobre.
P. duplantieri : sur *R. rattus*, trois en avril, 0 en octobre.
 sur *M. cowani*, huit en avril, 29 en octobre.
 sur *M. dobsoni*, 28 en avril, 21 en octobre.
 sur *M. cf. cowani*, une en avril, hôte non collecté en octobre.
 sur *M. longicaudata*, trois en avril, hôte non collecté en octobre.
S. fonquerniei : sur *R. rattus*, 23 en avril, quatre en octobre.
 sur *Mus musculus*, hôte non collecté en avril, une en octobre.
 sur *E. majori*, 0 en avril, une en octobre.
 sur *Setifer setosus*, hôte non collecté en avril, 21 en octobre.
S. estradei : sur *R. rattus*, 50 en avril, trois en octobre.
 sur *M. musculus*, hôte non collecté en avril, une en octobre.
 sur *E. majori*, une en avril, une en octobre.
 sur *M. cowani*, 0 en avril, trois en octobre.
 sur *M. dobsoni*, 0 en avril, quatre en octobre.
 sur *M. longicaudata*, une en avril, hôte non collecté en octobre.
 sur *S. setosus*, hôte non collecté en avril, quatre en octobre

Commentaires taxonomiques sur chaque espèce

Nous envisagerons successivement, les éléments de diagnose (en nous limitant aux mâles) et les hôtes de chaque espèce.

***Paractenopsyllus kerguisteli* Wagner, 1938**

Cette espèce, bien mal connue alors qu'elle fut décrite la première dans ce genre, se caractérise, en dehors de sa taille (plus de 3 mm chez le mâle) et de sa cténidie dont nous parlerons plus loin, par une rangée de soies frontales non spiniformes, un tergite VIII à angle postero-supérieur anguleux, un sternite VIII massif non échancré postérieurement, un basimère piriforme, un apex du phallosome « plat » sans expansion hyaline.

Nos collectes ne comportent que des femelles (comme ce fut le cas pour l'exemplaire de 2007, signalé par Beaucournu & Goodman, 2014, mais exemplaire un peu aberrant qui, après nouvel examen, s'est révélé appartenir à *P. vauceli* et cela, bien sur, peut faire peser un doute sur nos diagnoses). Rappelons que la description de Wagner, insuffisante, fut complétée par Klein &

Grenier (1965 pour le mâle, 1969 pour la femelle) à partir d'exemplaires considérés comme lectotypes et ce sont les dessins de ces articles qui illustrent le *Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas*, concernant ce genre. D'emblée, un caractère de diagnose est à noter : si Hopkins & Rothschild (1971), Duchemin (2003a, 2004), Hastriter & Dick (2009) mettent prioritairement le nombre d'épines (ou dents) de la cténidie pronotale (supérieur à 28) pour isoler *kerguisteli*, puis *madagascariensis* Hastriter & Dick, 2009, des autres taxa, mais ceci n'était pas retenu par Klein & Grenier (1965, 1969), à juste titre à notre avis. Nous avons en collection deux mâles et une femelle « types » de *Ctenopsylla madagascariensis* Roubaud (*madagascariensis* écrit ici avec deux « i »), espèce non décrite mais admise comme synonyme de *P. kerguisteli* par Duchemin (2003a). Nos exemplaires, indiscutablement conspécifiques de *P. kerguisteli*, ont une cténidie de 30 épines chez les mâles et de 34 chez la femelle. Hors, de nombreux exemplaires de *P. grandidieri* Klein, 1965 nous montrent des cténidies comportant 34 épines, particulièrement chez les femelles. Rappelons que les genitalia du mâle, comme le contour du sternite VII chez la femelle sont bien différenciables chez ces trois espèces, *P. kerguisteli*, *P. grandidieri* et *P. madagascariensis*. Les deux premières de ces espèces sont, morphologiquement, très apparentées à notre avis, parenté que Duchemin (2003a) ne retient pas.

Beaucournu & Goodman (2014) notent que *P. kerguisteli*, seul taxon identifié de 1898 à 1962, ne fut apparemment retrouvé qu'en 2007. Il faut également souligner que les hôtes publiés pour ce taxon jusqu'en 1962, ne figurent pas dans notre liste de captures : *Tenrec ecaudatus* (Schreber, 1777) et *Nesoryctes (recte Oryzorictes) tetradactylus* Milne-Edwards & A. Grandidier, 1882.

On doit noter que le nom spécifique « *madagascariensis* », fut créé et noté comme sp. nova sur des lames marquées « types » par Roubaud entre les deux guerres, pour des puces que cet auteur rattachait au genre *Ctenopsylla* (actuellement *Leptopsylla*), collectées sur la Grande Ile à Vinanitelo, sur *Oryzorictes tetradactylus*, par G. Grandidier, le 24 septembre 1898. La description de cette espèce ne fut pas publiée, toutefois, Roubaud avait transmis à Wagner trois exemplaires (un mâle et deux femelles) d'une puce congénérique à son avis, provenant d'un autre lot et elle fut décrite par ce dernier auteur, seul, sous le nom de *Paractenopsyllus kerguisteli* genre et

espèce nouveaux, qui la dédia « au collecteur le Dr. Kerguistel » et il écrit :

« Cette puce a été recueillie par le docteur Kerguistel, à Madagascar, secteur de Moramanga, au nombre de quinze exemplaires dont trois sur les chiens, et tous les autres sur les rats ou dans leur nid. Les exemplaires se trouvent dans le service du professeur Roubaud à l'Institut Pasteur (Paris), aux collections d'Entomologie médicale » (Wagner, 1938).

Il est absolument évident que la mention de chiens comme hôtes de cette puce est erronée. Plus tard, Roubaud & Girard (1943) écrivent :

« Au cours de prospections effectuées dans la forêt de l'Est (de Madagascar),... un certain nombre de rongeurs non encore identifiés ont été capturés au piège... Sur un *Rattus* (sp.?) plusieurs spécimens de puces répondant exactement à la description de *Paractenopsyllus kerguisteli* ont pu être identifiés. D'autre part, d'assez nombreux exemplaires de la même puce ont été reconnus parmi des ectoparasites recueillis, beaucoup plus anciennement, en 1910, sur un spécimen d'*Insectivore* en provenance de la région d'Antsirabé, l'*Oryzoryctes* (sic) *tetradactylus* A. Milne Edwards et A. Grandidier.... Les exemplaires recueillis sur *Oryzoryctes* se sont montrés généralement de plus grande taille et pourvus d'une denticulation plus nombreuse au peigne que ceux provenant des rats de forêt, dans nos examens. Précisons que le réservoir de la spermathèque est irrégulièrement ovalaire comme chez *Ct. musculi* » (recte *Leptopsylla segnis*, caractère inexact, d'ailleurs).

Manifestement, il y avait là au moins deux espèces. De Meillon (1950) publie une note où il reprend les données de la littérature et y ajoute ses rares collectes personnelles. Pour le genre *Paractenopsyllus*, il écrit seulement :

« *Paractenopsylla Kerguisteli* (sic) : Roubaud & Girard (1943) found a tube of specimens collected by Grandidier in 1910 (Antsirabe) off *Nesoryctes* (recte *Oryzoryctes*) *tetradactylus*, this animal then probably represents the true host » ; il cite trois localités : « Moramanga (type loc.) ; Antsirabe ; in forest two days march from Rogez on Tananarive-Tamatave line ».

Il est important de noter que, à l'exception des zones proches d'Antsirabe, *Oryzoryctes tetradactylus* n'est pas connue de ces deux autres localités (Soarimalala & Goodman, 2011) et donc l'hôte peut avoir été mal identifié : il pourrait s'agir de *O. hova* A. Grandidier, 1870, ce qui avait été suggéré par Duchemin (2003a).

Plus tard, Klein & Grenier (1969) (Ce dernier fut le successeur de Roubaud au Laboratoire d'Entomologie de l'Institut Pasteur.) écrivent :

« L'un de nous a pu retrouver, dans les collections de l'Institut Pasteur de Paris, l'un des syntypes mâles de la série de *P. kerguisteli*, récoltés par Kerguistel en 1935 dans la région de Moramanga. C'est malheureusement, à notre connaissance, le seul spécimen subsistant de cette série dont le type n'a apparemment pas été désigné ; nous le considérerons comme lectotype ». La préparation porte, selon ces auteurs, les indications suivantes « X...3, mâle, Ex rats, Moramanga, 1935, *Paract. kerguisteli*, P. Grenier dét., 1962, N° 23, Institut Pasteur, Paris, Collection Kerguistel. »

et ils le décrivent de nouveau. En note infrapaginale, ces auteurs notent que « Trois mâles (de la série étudiée par Roubaud & Girard [1943]), viennent d'être confiés par C. Toumanoff au British Museum (N.H.), de sorte que leur identification sera prochainement connue ». Hopkins & Rothschild (1971) dans le « Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas, volume V: Leptopsyllidae and Ancistropsyllidae » citent six des huit espèces connues (ceci compte-tenu des délais d'impression du Catalogue par rapport aux articles de Klein) et répondent à l'attente de Klein & Grenier (1965) à propos de *P. kerguisteli* :

« Three males from this batch received from Dr Toumanoff on loan in 1955 appeared to be conspecific with those of *Tring*, presented by Professeur Roubaud, which were stated to have been collected in 1946, near Tananarive, from Centetes [now Tenrec] *ecaudatus* ». Ces exemplaires sont identifiés comme *P. kerguisteli* par Smit, in « Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas ».

Rappelons que Toumanoff faisait partie du Laboratoire d'Entomologie de l'Institut Pasteur de Paris et qu'il décrivit, avec Fuller, *Ancistropsylla roubaudi*, espèce-type du genre *Ancistropsylla*, seul genre de la Famille *Ancistropsyllidae*. Smit & Wright (1965) précisent que celle-ci ne contient aucun syntype de *P. kerguisteli* et que les seuls exemplaires

qu'ils ont examinés sont les trois mâles adressés par le Dr Toumanoff : « *specimens collected in 1910 from an Insectivore belonging to the Tenrecidae (Oryzoryctes or Nesoryctes tetradactylus), from the "region d'Antsirabé"* ». Par ailleurs, les deux préparations microscopiques de « *Ctenopsylla madagascariensis* » citées plus haut, sont marquées de l'écriture de Roubaud : « *Ctenopsylla madagascariensis, types / Oryzoryctes tetradactylus, Vinanitelo, Madagascar. G. Grandidier 24.9.98* » (l'année de récolte est évidemment 1898).

Si l'on rassemble toutes les données publiées sur les *Paractenopsyllus* collectés jusqu'en 1962, année de la description de la deuxième espèce de ce genre, *P. pauliani* Lumaret, nous obtenons (en tête nous indiquons l'année de collecte) :

- 1898, sur *Oryzoryctes tetradactylus*, Vinantelo (= Vinanitelo), deux mâles, une femelle = *Ctenopsylla madagascariensis* sp. nova Roubaud (*nomen nudum*).
- 1910, sur *Oryzoryctes* (sic) *tetradactylus*, Antsirabe, « assez nombreux exemplaires » (= *kerquisteli* ? teste Roubaud & Girard). Ils sont généralement plus grands et les dents de la cténidie pronotale sont plus nombreuses que chez les exemplaires de rats de forêt (Roubaud & Girard, 1943).
- 1910, sur *Nesoryctes tetradactylus* « a tube of specimens collected by Grandidier » (De Meillon, 1950).
- 1910, sur *Oryzoryctes* (sic) *tetradactylus*, Antsirabe, cinq mâles, trois femelles = *kerquisteli* ; désignation d'une femelle allo-lectotype (Klein & Grenier, 1969).
- 1935, sur « chiens et rats », Moramanga, 15 exemplaires = *kerquisteli* sp. nova (Wagner, 1938).
- 1935, sur « rats », Moramanga, un mâle lectotype de *kerquisteli* Wagner (Klein & Grenier, 1965).
- 1938, sur *Rattus* (sp. ?), Forêt de l'Est, plusieurs spécimens = *kerquisteli* (teste Roubaud & Girard) (Roubaud & Girard, 1943).
- 1938, sur *Rattus rattus*, forêt orientale, région de Rogez, un mâle = *kerquisteli* ; deux femelles = *pauliani* (Klein & Grenier, 1969).
- 1946, sur *Tenrec ecaudatus*, près d'Antananarivo, deux mâles, une femelle = *kerquisteli* (Hopkins & Rothschild, 1971).
- 1960, sur *Eliurus myoxinus* Milne Edwards, 1855, région d'Ifanadiana, versant oriental, description de *P. pauliani* sp. nova (un mâle holotype, une femelle allotype) par Lumaret (1962). Cet auteur,

dans sa « *Faune de Madagascar* » ne signale aucune nouvelle collecte de *P. kerquisteli*.

- de 1965 à 2014, 17 autres espèces vont être décrites : Klein (1965a, 1965b, 1967), Duchemin, seul (2003b, 2004) ou en collaboration avec Ratovonjato (2004), Hastriter & Dick (2009) et Beaucournu & Goodman (2014).

Duchemin (2003a) complète cette liste bibliographique en citant *Microgale dobsoni*, sur des sources bibliographiques que nous ignorons, et cet auteur note « Pas de nouveau spécimen collecté ». Il redonne la répartition connue, toujours d'après la littérature : « Hautes Terres Centrales (Ambositra, Antsirabe) et pente orientale (Andasibe, Rogez), Vinanitelo ». Nos collectes ne modifient pas la répartition générale de l'espèce, mais apportent simplement un hôte nouveau, « une musaraigne-tenrec », *M. cowani*.

***Paractenopsyllus grandidieri* Klein, 1965**

Il s'agit, comme pour *kerquisteli*, d'une espèce de relativement grande taille, avec une cténidie pronotale pouvant montrer jusqu'à 37 épines (Klein, 1965a). La sétation frontale est entièrement composée de soies fines, comme chez *kerquisteli* ; les genitalia mâles sont caractéristiques : tergite VIII à angle postéro-supérieur pointu, sternite VIII échancré sur son bord postérieur, basimère arrondi, apex du phallosome à angulation postérieure nette, sans expansion hyaline.

Cette espèce fut décrite sur 10 exemplaires prélevés sur un rongeur endémique, *Eliurus myoxinus webbi* (les types) et sur *Rattus rattus*. Actuellement, *E. webbi* Ellerman, 1949 est considéré comme « bonne espèce », mais Duchemin (2003a) écrit :

« *L'hôte-type est décrit comme Eliurus myoxinus, identification peut-être caduque, peut-être E. majori (nos collections) ou E. tanala, à noter Gymnurus [sic pour Gymnuromys] roberti et Nesomys rufus, rongeurs endémiques et Microgale fotsifotsy (Jenkins, Raxworthy & Nussbaum, 1997), insectivore* ».

Dans nos collectes, cette puce montre une affinité incontestable pour les rongeurs : le rat, hôte le mieux représenté mais non endémique ne peut être évidemment l'hôte primitif évidemment ; dans nos récoltes, il a livré 59 exemplaires. Mais nous notons aussi des *E. majori* avec 11 spécimens, et *E. minor* avec un spécimen (sur le seul *E. minor* examiné). Nous avons un unique exemplaire sur « musaraigne-tenrec », en l'occurrence *M. dobsoni*, pour un total de

20 hôtes de cette espèce et de 51 pour l'ensemble des *Microgale* capturés. Il s'agit donc bien d'une puce inféodée aux rongeurs.

La répartition de cette espèce est : Analavory, Amboasary-Est (Klein, 1965a), Mangamila (Anjozorobe) (Hopkins & Rothschild, 1971), Tsinjoarivo (1400 m) et plus au sud, Andringitra et Marohosy, à des altitudes relativement basses (800 et 725 m) (Duchemin, 2003a). « *A noter, ajoute cet auteur, que les deux derniers sites, très méridionaux par rapport aux précédents montrent des spécimens avec des lobes uniques des sternites VII des femelles très nettement allongés, sans mâles associés (voir P. oconnori)* ». Il semble très vraisemblable qu'il s'agisse de cette dernière espèce ou de *P. madagascarensis* Hastriter & Dick, 2009. Il ne nous a pas été possible d'examiner *P. oconnori*.

***Paractenopsyllus petiti* Klein, 1965**

Le mâle de *P. petiti* se caractérise par un tergite VIII ovale, plus haut que large, un sternite VIII quadrangulaire, avec un bord postérieur massif, sans échancrure, peu riche en soies, un basimère étroit montrant une concavité sur son bord postérieur et un phallosome dont l'apex est « carré » sans prolongement hyalin. C'est, comme les deux suivantes, une espèce de petite taille.

Ce taxon fut décrit à partir de 10 exemplaires (six mâles, quatre femelles) prélevés sur *Nesogale dobsoni* (= *Microgale dobsoni*) à Amboasary-Est, district d'Anjozorobe, à l'exclusion de la femelle allotype collectée à Analavory, même district. Cette espèce est retrouvée par Klein & Uilenberg (1966) : une femelle sur *Nesomys rufus* Peters, 1870 (Nesomyinae), hôte *a priori* aberrant, en décembre 1964 ; Beaucournu & Fontenille (1993) signale une femelle sur *M. talazaci* Major 1896, en avril 1985, à Périnet (district de Moramanga) ; Duchemin (2003a) récolte *P. petiti* en abondance « 166 spécimens dont cinq seulement proviennent de rongeurs endémiques...*Microgale dobsoni* et *M. taiva* Major, 1896 semblent être des hôtes de choix... ». Dans une assez longue série de collectes dispersées dans l'Est de l'Île, nous avons retrouvé cette puce à plusieurs reprises sur *M. taiva*, *M. talazaci*, *M. thomasi* Major, 1896, *M. cowani*, *M. dobsoni*, *Hemicentetes semispinosus* (G. Cuvier, 1798) tous Tenrecidae et sur *N. rufus* et *Eliurus grandidieri* Carleton & Goodman, 1998, rongeurs. Ceci confirme, s'il en était besoin, l'inféodation de *P. petiti* aux Tenrecidae et particulièrement aux espèces du genre *Microgale*.

***Paractenopsyllus viettei* Klein, 1965**

Le mâle de *P. viettei* est immédiatement caractérisé par son phallosome dont le lobe apico-dorsal porte trois épines et le lobe apico-ventral, deux expansions rétrogrades pointues. De plus, on peut noter un tergite VIII quasi circulaire, un sternite VIII relativement court et échancré à son extrémité postérieure, un basimère à apex large, un télomère doucement courbé.

Paractenopsyllus viettei fut décrit à partir d'une série de huit mâles et de 25 femelles, tous prélevés sur *Rattus rattus* en janvier 1965, « dans le massif de l'Ankaratra, à Antsampandrano (19°36'S – 47°04'E), canton d'Ambohibary, district d'Antsirabe » (Klein, 1965a). Duchemin (2003a) cite comme hôtes, en dehors du rat, *Microgale dobsoni* et un rongeur endémique, et accidentel, *Brachyuromys betsileoensis* (Bartlett, 1880). Nos rares collectes, trois exemplaires, ne montrent cette puce que sur des *Microgale*, *M. cf. cowani* et *M. cowani*.

***Paractenopsyllus vauceli* Klein, 1965**

Bien que son individualisation ne soit pas contestable, *P. vauceli* n'est pas toujours de diagnose facile, le problème venant, en partie, de l'apex hyalin du phallosome, bien développé, mais dont le contour est assez variable. Il se séparera particulièrement de *P. rouxi* qui montre également un lobe hyalin important, bien que de forme un peu différente, par l'apex du télomère à bords convergents (divergents chez *P. rouxi*). Exceptionnellement, nous évoquerons la femelle qui montre une spermathèque allongée, associée à un *ductus* dont les sinuosités sont proches de celles de *kerquisteli* et de *grandidieri*.

Cette espèce fut décrite sur 14 exemplaires : holotype et allotype sur *Nesogale dobsoni* (Klein, 1965b) :

« dans la forêt orientale de Madagascar, à Analavory, canton de Betatao, district d'Anjozorobe, X et XII-1964...un mâle et une femelle paratypes, avec les mêmes indications ; sept mâles et trois femelles, sur le même hôte, Amboasary-Est, dans le même district, XII-1964 ; un mâle paratype, sur *Nesomys rufus* Peters, 1870, Amboasary-Est, même date ».

L'hôte-type est actuellement considéré comme *Microgale dobsoni* ; *Nesomys* est un rongeur, hôte ici accidentel.

Nos collectes, huit exemplaires en avril, 17 en octobre, furent faites sur *M. dobsoni* et *M. cowani* :

doit-on y voir une approche de la phénologie de cette espèce ?

***Paractenopsyllus rouxi* Duchemin, 2004**

La morphologie de cette espèce a déjà évoqué à propos de l'espèce précédente : nous n'y reviendrons pas. Pour Duchemin (2004) « *This species is close to P. grandidieri and P. randrianasoloi with which it shares the large size and a pronotal comb with numerous spines* ».

Elle fut décrite sur 14 exemplaires prélevés essentiellement sur des *Eliurus*, *E. majori* et *E. tanala* Major, 1896. Notre unique exemplaire collecté sur *M. cowani*, ne confirme pas cette spécificité, mais ceci est sans signification évidemment.

***Paractenopsyllus duplantieri* Duchemin, 2004**

Cette espèce est, avec *P. viettei*, l'une des plus « typées » dans le sous-genre nominatif : par sa petite taille certes, mais aussi par son basimère et son sternite VIII.

Elle fut décrite d'après sept exemplaires, tous collectés sur Tenrecidae. Des récoltes ultérieures (Duchemin, 2004) confirment ces données et huit *Microgale* (*taiva*, *longicaudata*, *cowani*, *dobsoni*, *thomasi*, *drouhardi* [G. Grandidier, 1934], *fotsifotsy*, *soricoides* [Jenkins, 1993]) et une *Oryzorictes* (*O. hova* A. Grandidier, 1870) sont signalés comme hôtes. Dans nos collectes, hormis trois exemplaires sur *Rattus*, les 40 autres proviennent de *Microgale* : *dobsoni* (20 hôtes : 49 *duplantieri*), *cowani* (27 hôtes : 37 *duplantieri*), cf. *cowani* et *longicaudata* (une ou deux hôtes chacun : quatre *duplantieri* en tout). Sur *M. cowani*, il y avait presque quatre fois plus d'exemplaires de cette puce en octobre, mais sur *M. dobsoni*, la puce était plus fréquente en avril, qu'en octobre. La phénologie semble donc inexploitable.

***Synopsyllus fonquerniei* Wagner & Roubaud, 1932**

Ce Pulicidae, est l'espèce-type du genre endémique *Synopsyllus* (Wagner & Roubaud, 1932a). Espèce dédiée au Dr. Fonquernie, elle fut décrite sous le nom de « *fonquernii* », nom émendé en *fonquerniei* par Hopkins & Rothschild (1953). Elle fut décrite d'après un seul mâle, prélevé sur « *Mus rattus alexandrinus* », actuellement *Rattus rattus* ; quelques mois plus tard, Wagner & Roubaud (1932b) donnaient la description de la femelle et rectifiaient la spécificité en donnant les « Hérissons et Tanrecs de Madagascar » comme hôtes habituels. On peut rappeler qu'une espèce

de *Synosternus*, genre apparenté afrotropical et paléarctique, est parasite d'un « vrai » hérisson, e.g. *Paraechinus*.

Parmi les cinq *Synopsyllus* actuellement connus, deux se caractérisent par la présence chez le mâle d'une touffe de soies épaisses et courbes sur le bord postérieur du sternite VIII : ce sont *S. fonquerniei* et *S. smiti* Lumaret, 1962. La première ne montre que quatre soies, généralement, à cet emplacement, *S. smiti* six ; de plus, l'apophyse mobile du clasper est large ($L / l = 1,5$) chez la première, alors qu'elle est plus allongée chez *S. smiti* ($L / l = 2,5$). Nos collectes montrent, si l'on excepte le rat (27 exemplaires sur 55 hôtes), une inféodation manifeste à *Setifer setosus* avec 21 exemplaires sur 11 hôtes. Cependant, aucun *Microgale*, qui est également des Tenrecidae, n'a livré cette puce. Dans un article important sur cette puce, Klein (1966) estime que l'hôte primitif est très probablement *S. setosus*. Duchemin (2003a) propose, soit ce Tenrecidae, soit *Hemicentetes semispinosus*, autre insectivore, « soit un rongeur terrestre, préférant les biotopes ouverts tel que le genre *Brachyuromys*... ». Pour Klein, comme pour Duchemin, la forte infestation du rat est cependant manifeste.

La phénologie ne montre pas de préférence saisonnière.

***Synopsyllus estradei* Klein, 1964**

Cette puce est bien caractérisée chez la femelle par la forme de sa spermathèque ; le mâle montre une seule soie antesensiliale et une plaque pénienne dont l'apex est discrètement, mais indiscutablement, recourbé vers le haut.

Synopsyllus estradei fut décrit d'après trois exemplaires, deux mâles et une femelle. Plus tard, Klein & Uilenberg (1966) font le point sur l'écologie et la spécificité de cette espèce et notent qu'aucun hôte primitif ne peut être désigné, le rat étant le plus parasité ; cette notion est précisée par Duchemin (2003a) « *Les hôtes sont nombreux et si Rattus rattus est l'hôte principal, les hôtes secondaires se trouvent fréquemment parmi les insectivores... Les probables hôtes primitifs des Xenopsyllinae... sont essentiellement des rongeurs* ». Pour ces auteurs, l'altitude supérieure à 1000 m est un facteur obligatoire.

Dans nos récoltes, ce *Synopsyllus* est plus fréquent que le précédent nous montrant 68 exemplaires dont 50 sur *Rattus* en avril. Les autres sont dispersées sur divers Tenrecidae dont

Setifer setosus et trois *Microgale* (*cowani*, *dobsoni*, *longicaudata*) et deux rongeurs, un *Eliurus* et un exemplaire de *Mus musculus*. Ceci recoupe les données déjà publiées.

La phénologie est totalement biaisée par l'abondance du rat en avril : cet hôte, rare en octobre, totalise la majorité des exemplaires de *S. estradei*.

Discussion

Sur un plan faunistique, la répartition temporelle des hôtes est surprenante puisque, par exemple le rat est très abondant en avril et quasiment absent en octobre : est-ce dû à la répercussion des captures de printemps, ou une mortalité liée à une épizootie, telle que la peste à *Yersinia pestis* ? Inversement, *Setifer setosus*, absent en avril est représenté par neuf individus en octobre. Cette espèce hiberne pendant la saison sèche-froide (mars-avril jusqu'au octobre-novembre) et son absence en avril est donc normale, sans relation avec la raréfaction du rat.

Sur un plan taxonomique, la « surprise » dans ces collectes vient de la présence de *P. kerguisteli*, représenté seulement, et malheureusement, par des femelles. Les autres puces, dont certaines très abondantes comme *P. duplantieri*, ne nous apportent aucun renseignement nouveau.

Remerciements

Nous tenons à remercier le Département de Biologie Animale, Université d'Antananarivo, « Madagascar National Parks » et le Ministère de l'Environnement et des Forêts de Madagascar pour leur aide dans différents aspects administratifs et l'octroi de permis de recherche pour mener à bien ce travail. Les études sur le terrain ont été généreusement financées par une subvention du Centre de Recherche et de Veille sur les Maladies Emergentes dans L'Océan Indien (CRVOI) du Fonds de développement FEDER-POCT régionale européenne, La Réunion, projet ParamyxOI et du projet « StopRats » (European Union, European Development Fund FED2013330-223). Nous tenons à remercier Yann Gomard, Malala Rakotomanga, Beza Ramasindrazana, Achille Raselimanana, Voahangy Soarimalala, Pablo Tortosa et David Wilkinson pour leur aide précieuse sur le terrain. Figure 1 a été gracieusement dessiné par Mbola Herivololona Rakotondratsimba. Nous sommes reconnaissants envers Lance Durden et Jean-Bernard Duchemin pour leurs corrections sur les versions antérieures de cet article.

Références bibliographiques

- 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. & Lorvelec, O. 2014.** Mise à jour taxonomique et répartition des puces du genre *Ctenophthalmus* Kolenati 1856 en région paléarctique occidentale (Insecta : Siphonaptera : Ctenophthalmidae). *Annales de la Société entomologique de France* (N.S.), 50: 219-247.
- De Meillon, B. 1950.** The Madagascar Siphonaptera. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar*, 4: 67-73.
- Duchemin, J.-B. 2003a.** *Biogéographie des puces de Madagascar*. Thèse de Parasitologie, Faculté de Médecine de Créteil, Université de Paris XII-Val de Marne, Val de Marne.
- Duchemin, J.-B. 2003b.** Two new fleas (Siphonaptera: Ceratophyllidae: Leptopsyllinae) of Madagascar: *Tsaractenus rodhaini* n. sp. and *Paractenopsyllus* (*Consobrinopsyllus* n. subgen.) *goodmani* n. sp. *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.
- Duchemin, J.-B. & Ratovonjato, J. 2004.** Description de trois nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* (Siphonaptera : Leptopsyllinae) de Madagascar. *Parasite*, 11: 253-260.
- 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*. DOI: <http://dx.doi.org/10.1093/jme/tjv113>.
- 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.
- Hopkins, G. H. E. & Rothschild, M. 1953.** *An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History), Volume I, Tungidae and Pulicidae*. Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Hopkins, G. H. E. & Rothschild, M. 1971.** *An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History), Volume V, Leptopsyllidae and Ancistropsyllidae*.

- Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- Klein, J.-M. 1964.** Une nouvelle espèce de *Synopsyllus* (Insecta, Siphonaptera) de la forêt orientale de Madagascar, *S. estradei* sp. n. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 57: 150-157.
- Klein, J.-M. 1965a.** Nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* Wagner, 1938, puces de Madagascar: *P. grandidieri* n. sp., *P. petiti* n. sp. et *P. viettei* n. sp. (Siphonaptera). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 70: 95-104.
- Klein, J.-M. 1965b.** *Paractenopsyllus vauceli* n. sp., une nouvelle puce de la forêt orientale malgache (Siphonaptera). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 70: 157-160.
- 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 O.R.S.T.O.M., série Entomologie Médicale*, 8: 2-29.
- Klein, J.-M. 1967.** Nouvelles puces de Madagascar, *Paractenopsyllus randrianasoloi* n. sp., *P. albignaci* n. sp. et *Dinopsyllus tsaratananae* n. sp. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 72: 300-310.
- Klein, J.-M. & Grenier, P. 1965.** Redescription de *Paractenopsyllus kerguisteli* Wag., 1938 et *P. pauliani* Lum., 1962. Clé de détermination des espèces connues dans le genre *Paractenopsyllus* Wag., 1938 (Siphonaptera). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 70: 287-295.
- Klein, J.-M. & Grenier, P. 1969.** Puces de Madagascar. Description complémentaire de *Paractenopsyllus kerguisteli* Wagner, 1938 et clé illustrée de détermination des espèces du genre *Paractenopsyllus* Wagner (Siphonaptera). *Cahiers O.R.S.T.O.M., série Entomologie Médicale, Parasitologie*, 7: 329-339.
- Klein, J.-M. & Uilenberg, G. 1966.** Données faunistiques et écologiques sur les puces de Madagascar (Siphonaptera). *Cahiers O.R.S.T.O.M., série Entomologie Médicale*, 4: 31-60.
- Langrand, O. 2003.** Réserve Spéciale d'Ambohitantly. In *The natural history of Madagascar*, eds. S. M. Goodman & J. P. Benstead, pp. 1472-1476. The University of Chicago Press, Chicago.
- Lumaret, R. 1962.** *Insectes Siphonaptères*. In *Faune de Madagascar, Publications de l'Institut de Recherche Scientifique de Tananarive-Tamatave*, 15: 1-109.
- Ratsirarson, J. & Goodman, S. M. (eds.). 2000.** Monographie de la Forêt d'Ambohitantly. Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo, *Recherches pour le Développement, Série Sciences Biologiques*, 16: 1-152.
- Roubaud, E. & Girard, G. 1943.** Observations sur deux pulicides de la Faune de Madagascar. *Bulletin de la Société de Pathologie exotique*, 36: 279-281.
- Smit, F. G. A. M. & Wright, L. M. 1965.** Notes on the Wagner collection of Siphonaptera in the Zoologisches Museum, Hamburg. *Mitteilungen Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 62: 1-54.
- Soarimalala, V. & Goodman, S. M. 2011.** *Les petits mammifères de Madagascar*. Association Vahatra, Antananarivo.
- Wagner, J. 1938.** Sur un Cténopsyllide nouveau de Madagascar, *Paractenopsyllus kerguisteli* n. sp. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 31: 224-228.
- Wagner, J. & Roubaud, E. 1932a.** Sur un Pulicide nouveau, parasite des rats domestiques à Madagascar. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 25: 327-332.
- Wagner, J. & Roubaud, E. 1932b.** Sur un Pulicide nouveau, parasite des rongeurs et insectivores de Madagascar. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 25: 962-964.