Université de Paris XII - Val de Marne

Faculté de Médecine de Créteil

Ecole doctorale : Sciences de la Vie et de la Santé

Interaction Hôtes-Parasites

Thèse de doctorat

Parasitologie

Jean-Bernard DUCHEMIN

Biogéographie des puces de Madagascar

Thèse dirigée par Monsieur le Professeur Jean-Claude BEAUCOURNU

Soutenue publiquement le 16 décembre 2003

Jury :

Pr. Volker MAHNERT rapporteur

Pr. Michel FRANC rapporteur

Pr. François RODHAIN examinateur

Pr. René HOUIN examinateur

Pr. Jean-Claude BEAUCOURNU directeur

Certains taxons décrits dans cette thèse sont encore sous presse ; selon le Code International de Nomenclature Zoologique, ils doivent être considérés ici comme *nomina nuda*, ce mémoire n'ayant pas les normes de distribution et de tirage exigées par ce Code.

Nous exprimons ici toute notre gratitude aux membres du jury et plus particulièrement aux rapporteurs de ce mémoire, Monsieur le Professeur V. Mahnert, Directeur du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève et Monsieur le Professeur M. Franc, de l'Ecole Vétérinaire de Toulouse pour l'intérêt porté à ce travail.

A Monsieur J.-C. Beaucournu, Professeur à la Faculté de Médecine de Rennes, pour nous avoir guidé au long de ce travail. Pour sa patience et sa disponibilité, même à longue distance, qu'il trouve ici l'expression de notre profonde gratitude.

A Monsieur François Rodhain, Professeur à l'Institut Pasteur de Paris, pour ses qualités humaines et pédagogiques qui ont suscité chez nous la passion pour l'entomologie médicale. Qu'il trouve ici l'expression de notre sincère reconnaissance.

A Monsieur René Houin, Professeur à la Faculté de Médecine de Créteil, pour sa constante disponibilité et l'aide fournie dans les situations compliquées voire inextricables ! Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de nos plus vifs remerciements.

A Monsieur le Professeur J.-F. Roux et Monsieur le Docteur P. Mauclère, Directeurs de l'Institut Pasteur de Madagascar, et à Madame le Docteur S. Chanteau, Responsable du Programme Peste, pour nous avoir encouragé à parcourir les forêts malgaches pour y attraper des puces. Qu'ils trouvent ici l'expression de nos respectueux remerciements.

A Messieurs Jean-Marc Duplantier, Mammalogiste de l'IRD et Steve Goodman, Mammalogiste du WWF – Madagascar et du Chicago Field Museum, pour avoir partagé leurs connaissances et donné le goût du travail de terrain, si possible avec marche d'approche.

Aux membres des équipes des Unités Entomologie et Peste de l'Institut Pasteur de Madagascar, pour m'avoir supporté, les bons et les mauvais jours.

A la salle de café de l'Institut Pasteur de Madagascar (puis celle du CERMES), pour toutes les idées qui naissent dans le marc de café et pour celles qui finissent sur le clavier de l'ordinateur.

A Isabelle et nos enfants, pour tous les jours.

Table des matières

Table des matières 7
Liste des tableaux 11
Liste des figures 12
Préambule 14
Première Partie : Introduction à la biogéographie des puces de Madagascar 20
La biogéographie 22
Qu'est ce que la biogéographie ? 22
Limites de l'étude 22
Biogéographie de Madagascar 24
Situation géographique 24
Sols 25
Climat 25
Températures 25
Pluviométrie 26
Durée de la saison sèche 26
Bioclimats 26
La végétation 27
Les Puces (Insecta : Siphonaptera) de Madagascar – Parasy gasy 30
Introduction 30
Les puces dans le monde 31
Les puces à Madagascar 31
Conclusion 37
Deuxième partie : Taxonomie et systématique des puces de Madagascar (articles parus ou sous presse) 41
Deux nouvelles puces (Siphonaptera: Ceratophyllidae: Leptopsyllinae) de Madagascar: *Tsaractenus rodhaini* n. sp. et *Paractenopsyllus* (*Consobrinopsyllus* n. subgen.) *goodmani* n.sp 43
Introduction 44
Tsaractenus rodhaini n. sp. 44

Consobrinopsyllus n. subgen. of *Paractenopsyllus* Wagner, 1938 50
Paractenopsyllus goodmani n. sp. 51
Discussion 55
Leptopsyllinae de Madagascar (Insecta: Siphonaptera : Ceratophyllidae):description de cinq nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* Wagner, 1938 59
Introduction 60
Paractenopsyllus rouxi n. sp. (in MS) 61
Paractenopsyllus ratovonjatoi n. sp. (in MS) 64
Paractenopsyllus duplantieri n. sp. (in MS) 66
Paractenopsyllus juliamarinus n. sp. (in MS) 68
Paractenopsyllus gemelli n. sp. (in MS) 70
Discussion 73
Description de trois nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* (Siphonaptera : Leptopsyllinae) de Madagascar. 81
Introduction 83
Paractenopsyllus beaucournui n. sp. (in MS) 83
Paractenopsyllus oconnori n. sp. (in MS) 86
Paractenopsyllus raxworthyi n. sp. (in MS) 88
Clef d'identification des espèces connues de Leptopsyllinae de Madagascar 91
Discussion 96
Catalogue actualisé des puces de Madagascar 101
Pulicidae 103
Ctenophthalmidae 116
Ceratophyllidae 120
Ischnopsyllidae 134
Conclusion 136
Clé des puces de Madagascar 137
Section I – Genres 138
Section 2 - Genre *Xenopsylla* 143
Section 3 - Genre *Synopsyllus* 145
Section 4 - Genre *Lagaropsylla* 148
Section 5 - Genres *Tsaractenus* et *Paractenopsyllus* 149

Section 6 - Genre *Dinopsyllus* 159
Section 7 - Genre *Ctenocephalides* 161
Troisième partie : Biogéographie 164
Biogéographie écologique 166
Matériels et Méthodes 166
Résultats 170
Systématique et analyse morphologique de certaines puces de Madagascar 179
Ceratophyllidae – Leptopsyllinae 179
Pulicidae 183
Analyse moléculaire de certaines puces de Madagascar 185
Matériels et Méthodes : 185
Résultats – Les Leptopsyllinae 189
Phylogénie 193
Résultats - les Xenopsyllinae 198
Résultats – Les Ceratophyllidae 199
Biogéographie de la peste 209
La peste à Madagascar : faune endémique et foyers selvatiques 211
Historique 211
La transmission de la peste à Madagascar de nos jours 212
La peste urbaine 213
La limite de 800 mètres 213
La faune des mammifères de Madagascar : 214
La puce endémique, *Synopsyllus fonquerniei*, devenue parasite du rat introduit *Rattus rattus* 216
Les foyers forestiers de peste. 218
Conclusion 220
Conclusion générale 223
Bibliographie 227
Annexes : 241
Annexe1 - Glossaire des termes utilisés en Taxonomie et morphologie 241
Annexe 2 - Protocole d'extraction ADN 244
Annexe 3 - Alignement des séquences 245
Annexe 4 – Liste des rongeurs (Rodentia) et insectivores (Lipotyphla) de Madagascar…251

Liste des tableaux

Tableau 1 : Echelles biogéographiques 23
Tableau 2 : Bioclimats retenus par Koechlin *et al*. (1974) 27
Tableau 3 : Distribution des familles de Siphonaptères dans le monde 32
Tabeau 4 : Sous-famille Leptopsyllinae 34
Tableau 5 : Liste des puces de Madagascar, avant les nouvelles espèces décrites plus loin. .. 37
Tableau 6 : Liste des sites échantillonnés 167
Tableau 7 : Indices globaux de diversité des puces par site 171
Tableau 8 : Matrice de présence / absence des puces endémiques par site 172
Tableau 9 : Matrice des caractères morphologiques des espèces de Leptopsyllinae endémiques de Madagascar 181

Liste des figures

Figure 1. Bioclimats (d'après Koechlin *et al.*) 28
Figures 2 à 9. *Tsaractenus rodhaini* n. sp 57
Figures 10 à 17. *Paractenopsyllus (Consobrinopsyllus) goodmani* n. sp. 58
Figures 18 à 25. *Paractenopsyllus rouxi* n. sp (in MS)……..……..…...75
Figures 26 à 33. *Paractenopsyllus ratovonjatoi* n. sp. (in MS)……..…….……76
Figures 34 à 41. *Paractenopsyllus duplantieri* n. sp. (in MS) 77
Figures 42 à 49. *Paractenopsyllus juliamarinus* n. sp. (in MS)……..……..……...78
Figures 50 à 57. *Paractenopsyllus gemelli* n. sp. (in MS) 79
Figures 58 à 61. *Paractenopsyllus beaucournui* n. sp. (in MS) 98
Figures 63 à 67. *Paractenopsyllus oconnori* n. sp. (in MS)..... 99
Figures 68 à 72. *Paractenopsyllus raxworthyi* n. sp. (in MS)..... 100
Figure 73. Index *fonquerniei* des hôtes parasités selon leurs espèces..... 109
Figure 74. Index *fonquerniei* et longitudes des sites forestiers, toutes espèces hôtes confondues……. 110
Figure 75. Répartition géographique de *P. kerguisteli*, *P. grandidieri*, *P. pauliani* et *P. petiti* 123
Figure 76. Répartition géographique de *P. viettei, P. vauceli, P. randrianasoloi* et *P.albignaci* 126
Figure 78. Répartition géographique de *P. ratovonjatoi, P. oconnori, P. beaucournui* 129
Figure 79. Répartition géographique de *P. raxworthyi* et *P. goodmani*..... 131
Figure 80. Répartition du genre *Tsaractenus* 133
Figure 81. Relation Surface et Richesse Spécifique pour les pays d'Afrique australe 136
Figures 82 à 105. Illustrations de la clef d'identification des genres …….....136
Figure 106. Carte des sites forestiers échantillonnés 167
Figure 107. Richesse spécifique en fonction de l'altitude……..170
Figure 108. Dendrogramme des sites selon la présence des puces endémiques, projeté sur le relief de Madagascar (images I. Jeanne) 173
Figure 109. Dendrogramme des sites selon la présence des mammifères endémiques…..…174

Figure 110. Résultats de l'analyse croisée des deux matrices d'abondances dans les sites des puces et des micro-mammifères 175
Figure 111. Analyse inter-classes selon la température de la répartition des puces dans les sites forestiers 177
Figure 112. Analyse inter-classes selon les domaines bioclimatiques de la répartition des puces dans les sites forestiers. 177
Figure 113. Phylogénie morphologique des Leptopsyllinae endémiques de Madagascar..... 183
Figure 114. Cladogramme de Ceratophyllidae basé sur le gène rARN 16S 190
Figure 115. Cladogramme des Leptopsyllinae de Madagascar basé sur la région D3 du gène rARN 28S. 192
Figure 116. Cladogramme (ancré arbitrairement sur les Ceratophyllinae) des Leptopsyllinae de Madagascar avec 3 espèces de Ceratophyllinae. 194
Figure 117. Arbre non ancré basé sur la morphologie des Leptopsyllinae endémiques de Madagascar et sur le spectre d'hôtes. 197
Figure 118. Cladogramme de Pulicidae, analyse en maximum de vraisemblance. 198
Figure 119. Arbre phylogénétique basé sur l'analyse des séquences de l'ARN 28S des Ceratophyllidae en maximum de vraisemblance et en parcimonie. 200
Figure 120. Cladogramme des aires de répartition des taxons de Siphonaptères traités dans la figure 119 de phylogénie des Ceratophyllidae. 201
Figure 121. Schéma de propagation de la peste à Madagascar depuis son introduction en 1898. 212

Préambule

La relation évidente entre les mammifères et les puces a, depuis le début du XXème siècle, suscité de nombreux travaux. Une réflexion sur l'adaptation du parasite à son hôte, largement menée par Smit (1972) et Traub (1980a) mais aussi un axe zoogéographique ont été suivis, amplifiés par la « renaissance » de la théorie de Wegener de la tectonique des plaques.

Au premier plan, il faut souligner l'importance du travail réalisé par les auteurs (C. H. E. Hopkins, M. Rothschild, D. Mardon et F. G. A. M. Smit) lors de la rédaction du Catalogue des puces de la collection Rothschild du British Museum of Natural History de 1953 à 1987. Les renseignements d'ordre biogéographique y sont nombreux et couvrent la majorité des espèces.

D'une manière générale, Traub (1972, 1980b), a posé les bases solides d'une zoogéographie des puces. Deux grandes théories sont développées :

- Que les ectoparasites primitifs ne parasitent que des vertébrés primitifs, tandis que les puces et poux les plus récemment différenciés ne parasitent que les espèces de mammifères les plus récentes. De même les ectoparasites (acariens, tiques, puces et poux) ne parasitent que des vertébrés au moins aussi «jeunes» qu'eux ; c'est à dire que, par exemple, les puces ne parasitent pas de reptiles, ou que les poux (Anoplura) ne parasitent ni les chauve-souris ni les oiseaux. Traub (*op. cit.*) pose ici un postulat relatif à deux échelles de temps et deux niveaux taxonomiques (ordres, espèces). Cette généralisation n'est pas réellement démontrée.

- Les faunes pulicidiennes d'affinités australes sont les plus anciennes (Stephanocircidae, Rhopalopsyllidae, Doratopsyllinae, Pygiopsyllidae et Pulicidae) tandis que les familles le plus souvent réparties dans l'hémisphère Nord sont les plus récentes (Ceratophyllidae). Les relations entre les puces de l'hémisphère Sud se font au niveau des familles ou des sous-familles, pas au niveau des genres.

Plus récemment, Cheetham (1988), par l'analyse cladistique des caractères sexuels mâles des Pulicidae, pose les bases d'une réflexion solide sur les distributions des genres et espèces de cette famille.

De nombreux auteurs lors de révisions de genres ont traité de la question biogéographique. Parmi ceux-ci, et à titre d'exemples, citons quelques travaux pour leur intérêt direct ou indirect dans la faune pulicidienne malgache: Ménier & Beaucournu (1999), qui révisent le genre *Ctenocephalides* et proposent une hypothèse de distribution des espèces du genre largement basée sur la dispersion. Durden & Beaucournu (2000), qui étudient le genre *Sigmactenus* dans l'archipel indonésien, là encore, tirent partie de la structure en archipel du terrain d'étude pour proposer des voies de spéciation sur les différentes îles.

Toutes ces études s'attachent à étudier la répartition des différents taxons à l'échelle des continents et / ou des îles. A l'opposé, d'autres travaux, s'attachant à l'écologie, utilisent une échelle beaucoup plus précise et s'intéressent aux mécanismes déterminant les distributions à l'échelle du biotope (pour exemple : Krasnov *et al.*, 1997, 1998). De même de nombreuses études s'intéressent aux facteurs de risque de peste et précisent la distribution des puces et de leurs hôtes en fonction des milieux.

Les puces de Madagascar ont déjà fait l'objet de telles recherches. De Meillon (1950), à l'occasion d'une mission de récolte, établit un premier catalogue des puces de Madagascar. Lumaret (1962) publie un travail nettement plus étoffé dans la collection de la « Faune de Madagascar » et, au delà de la démarche systématique, ébauche déjà quelques propositions quant à l'origine de la faune pulicidienne malgache. Klein, à l'issue de ses nombreux travaux descriptifs réalisés dans les années soixante, rédige avec Uilenberg une synthèse de l'écologie des puces de Madagascar (1966), essentiellement axée sur les hôtes mais aussi sur la distribution spatiale des différentes espèces. Traub (1980b) rattache la majorité de la faune malgache à un fonds africain, complété par un apport paléarctique, en s'appuyant sur l'hypothèse d'un rattachement de Madagascar à la Somalie avant la fragmentation du Gondwana. Beaucournu & Fontenille, en 1993, publient le dernier catalogue des puces de Madagascar et la discussion finale pose les bases des hypothèses des origines africaines de la faune pulicidienne malgache, tout en soulignant les affinités orientales des Leptopsyllinae endémiques malgaches.

Dès lors, que justifie la poursuite du travail rapporté ici ?

D'abord une série récente et importante de travaux réalisés sur le terrain en collaboration avec les mammalogistes a permis la récolte d'une grande quantité de spécimens. Une partie de ces

récoltes s'est faite dans le cadre d'études concernant la peste et permettent un lien solide entre le champ « zoologique » et le champ médical.

D'autre part plusieurs études sur le peuplement mammalien de Madagascar (Jansa *et al*., 1999 ; Yoder *et al*., 1996, 2003 ; Olson & Goodman, 2003) apportent de nouvelles lumières quant aux processus aboutissant à l'actuel panorama malgache. Les liens évidents entre les mammifères-hôtes et les puces, liens plus ou moins durables, permettent des rapprochements quant aux hypothèses des peuplements concernant les deux « communautés ».

Une dent d'allure marsupiale a été retrouvée à Madagascar (Krause, 2001) et prouve la présence de mammifères pré-placentaires à Madagascar. De nombreuses études phylogénétiques, morphologiques et moléculaires ont étudié les lémuriens (Yoder *et al.*, 1996), les carnivores (Yoder *et al.*, 2003) et les rongeurs (Jansa *et al.*, 1999). Même si les lémuriens, comme tous les primates n'apparaissent pas dans les hôtes habituels des puces (hormis l'homme, et encore s'agit-il d'un phénomène de capture), ceux-ci permettent la comparaison des différents ordres de mammifères soulignant l'importance des phénomènes de dispersion dans le peuplement mammifères de Madagascar. Ce phénomène a été également prouvé pour les caméléons mais dans un sens opposé. Raxworthy *et al.* (2002) ont montré l'inadéquation d'un modèle de vicariance des caméléons basé sur la fragmentation du Gondwana. Ils proposent une hypothèse plus parcimonieuse de dispersion des caméléons à partir d'un foyer d'origine malgache vers l'Afrique et les îles de l'Océan Indien, ceci étant corroboré par des données moléculaires et morphologiques.

Paulian (1975) souligne l'intérêt de la théorie de dérive des continents pour l'étude de Madagascar. Plusieurs travaux réalisés par des géophysiciens tentent de préciser les dates de séparation de Madagascar de l'Afrique, puis de l'Inde (Storey *et al*., 1995 ; Fröhlich, 1996 ; McCall, 1997). L'étude des faunes fossiles permet aussi cette appréciation, sans toujours être en accord avec les précédentes.

Enfin les progrès et la disponibilité actuels des outils de biologie moléculaire permettent de proposer des phylogénies basées sur l'étude de gènes. Les puces ont, jusqu'à présent, peu fait l'objet d'études publiées de phylogénies moléculaires. Fait exception le travail de Whiting (2002), explorant les relations entre les Mécoptères et les Siphonaptères. Il propose aussi une phylogénie interne aux Siphonaptères. L'échelle spatiale et temporelle qui s'y rattache est là aussi très grande et s'intéresse plus aux continents et aux origines des familles de puces qu'à leurs espèces.

Enfin Madagascar fait l'objet d'une recherche active sur la biogéographie. En témoignent les 966 pages des deux livres récents rapportant les actes des deux derniers colloques de biogéographie de Madagascar (Lourenço, 1996 ; Lourenço & Goodman, 2000.). Les objets d'études portent sur la flore, la faune, vertébrée et invertébrée. De nombreux concepts et méthodologies développés lors de l'étude des fourmis (Fisher, 1996), des scorpions (Lourenço, 1996b) ou des collemboles (Betsch, 2000), méritent une attention toute particulière et peuvent trouver un prolongement dans leur adaptation à l'étude des puces.

Enfin, soulignée par Paulian (1996), l'urgence d'une telle exploration trouve sa justification dans le rythme actuel de disparition des biotopes naturels que constituent les forêts primaires de Madagascar sous la pression démographique et agricole. Le modèle extraordinaire et naturel d'isolement que constitue l'île-continent de Madagascar doit pouvoir profiter aux générations suivantes et les données présentées aujourd'hui servir de base aux réflexions futures.

Nous verrons successivement une brève présentation de la discipline biogéographique, puis une introduction à la biogéographie de Madagascar. Afin d'éclairer au mieux les questions traitées nous rappellerons quelques traits de la biologie des puces pouvant intervenir dans leur distribution. Suivra le chapitre de taxonomie et systématique où seront détaillés les descriptions des nouvelles espèces découvertes, un catalogue actualisé des espèces décrites de Madagascar et une clef d'identification. Les études de biogéographie proprement dites seront présentées ensuite en respectant une échelle spatiale sur trois niveaux. Enfin les liens avec la peste, à l'origine de ces travaux, seront soulignés dans la derniére partie.

Première Partie : Introduction à la biogéographie des puces de Madagascar

La biogéographie

Qu'est ce que la biogéographie ?

La biogéographie peut être définie comme l'étude spatio-temporelle des diversités biologiques, de leur origine, de leur évolution, et de leur régulation dans des espaces hétérogènes et changeants (Blondel, 1995). Cette problématique de diversité biologique peut être envisagée à de multiples échelles de temps et d'espace, des faunes continentales aux systèmes populationnels locaux. Ces différents niveaux d'échelles font appel à des systèmes biologiques emboîtés en lien les uns avec les autres. Les causes de variation de diversité sont nombreuses : le temps, l'hétérogénéité spatiale, le climat, les coactions interspécifiques…
Toutes ces causes sont le plus souvent intriquées et n'agissent pas de manière linéaire si bien qu'il est illusoire de construire un modèle les intégrant toutes, à tous les niveaux d'échelle. Néanmoins la hiérarchisation des niveaux d'échelle peut nous permettre d'aborder ces interactions avec les outils qui conviennent qu'il s'agisse de biologie moléculaire ou d'analyses statistiques.

Limites de l'étude

Nous devons donc ici poser quelques limites à l'étude de cette biodiversité, en s'appuyant d'abord sur l'espace. Il nous paraît important, d'appréhender trois niveaux d'intégration de la biodiversité :

- Niveau continental, en considérant le peuplement des puces de Madagascar dans son ensemble et dans les relations qu'il entretient ou a entretenu avec les autres continents. Ce niveau est bien entendu fortement soumis aux connaissances actuelles, pas toujours complètement établies, sur l'isolement de Madagascar du reste du Gondwana.
- Niveau régional, en s'appuyant sur la distribution des différentes espèces à travers le pays, notamment les puces endémiques. Comme pour de nombreux autres systèmes biologiques (poissons Cichlidae des grands lacs africains, oiseaux de Méditerranée, primates des

forêts d'Afrique centrale…), un tel assemblage fait souvent appel aux variations climatiques pléistocènes (Blondel, 1995).

- Niveau local, écologique, qui permettra le plus facilement de s'intéresser aux interactions interspécifiques, que ce soit dans le cadre de relations hôtes / parasites, de compétition ou de pathogénie.

Il est, dans le cadre du travail présenté ici, impossible de couvrir ces trois niveaux dans leur ensemble. Nous nous attacherons cependant à définir trois approches différentes pour ces différents niveaux.

Tableau 1. Echelles biogéographiques

	Espace	Temps	Diversité observée	Processus	Méthodes
Paléobiogéographie	Ile/continent	Dizaines millions années	Familles – Genres	Isolement de Madagascar	Biologie moléculaire (28S)
Biogéographie historique	Massifs Montagneux	Milliers années	Espèces	Refuges éco-climatiques	Morphologie – Biologie moléculaire (16S)
Biogéographie écologique	Biotopes - Forêts	Actuel ?	Association espèces – Communautés	Fragmentation	Analyse multivariée

Nous verrons donc successivement une introduction sur la géographie de Madagascar et ses bioclimats, puis un rappel des particularités biologiques des puces et des données disponilbes du peuplement pulicidien de Madagascar avant la présente étude et leurs conséquences sur les questions posées et les méthodologies de recherche adoptées.

Biogéographie de Madagascar

Texte original : Jeanne I, Randremanana R, Robert V, Ariey F, Tombo M.L, Wilmé L, Ranivoarisoa S & Duchemin J.B. 2001. Biogéographie de Madagascar *in* « *Atlas du Paludisme* », Institut Pasteur de Madagascar Ed., Antananarivo. http://www.pasteur.mg/AtlasPalu/index.html

Situation géographique

Il est maintenant bien établi qu'un ensemble constitué par Madagascar et la péninsule indienne s'est détaché de l'Afrique il y a environ 165 millions d'années, au niveau de l'actuelle côte Somalie - Kenya - Tanzanie. Depuis cette date, Madagascar aurait constamment été séparé de l'Afrique par un détroit, l'actuel Canal de Mozambique. La partition entre Madagascar et l'Inde a été plus tardive et est estimée vers 88 millions d'années (Storey *et al*., 1995).

Bien que sa superficie ne soit que de 587 000 km2, sa longueur de 1 500 km et sa plus grande largeur de 370 km, l'île de Madagascar est considérée comme une île-continent aux aspects très variés, en contraste tranchant avec les autres îles du voisinage : Les Comores, La Réunion, Maurice, de superficies beaucoup plus réduites et d'origine volcanique récente. Située entre 12° et 25°30' de latitude sud, Madagascar est traversée au sud par le Tropique du Capricorne.

L'évolution de la flore et de la végétation de Madagascar reflète l'histoire géologique et tectonique de l'île et sa présente position dans l'Océan Indien.

Madagascar possède une remarquable variété de types de milieux naturels, depuis les forêts tropicales perhumides dans le nord-est, où la moyenne des précipitations annuelles dépasse 3500 mm avec 12 mois pluvieux, aux fourrés épineux des zones sub-arides à l'extrême sud-ouest qui reçoivent moins de 350 mm de pluie par an avec parfois 12 mois secs.

Du fait d'un relief accentué, les gradients de variation écologique sont le plus souvent particulièrement brusques et les transitions très brutales entre les types de végétation. Le point culminant est à 2 876 m (Tsaratanana) et les dénivellations importantes sont traduites par de forts gradients écologiques. L'altitude des régions centrales est toujours élevée, généralement supérieure à 1 000 mètres. Elles s'opposent aux régions côtières, basses et moins tourmentées.

Le profil transversal de l'île est marqué par une forte dissymétrie entre les deux versants: à l'Est, l'altitude s'élève rapidement et on atteint les régions centrales par une falaise escarpée. De ce fait les plaines côtières orientales sont très étroites. Vers l'Ouest par contre le relief s'abaisse de façon beaucoup plus progressive vers des régions basses plus étendues.

Sols

On retrouve une grande variété de sols et, là aussi, une nette opposition entre les régions orientale et centrale, à climat humide, et les régions occidentale et méridionale, plus sèches.
Du fait de l'intensité de l'érosion, les formations pédologiques anciennes ont souvent subi un important décapage de sorte que beaucoup de sols actuels sont formés à partir d'anciens produits d'altération déjà plus ou moins profondément remaniés. Mais partout, la nature de la végétation marque profondément les horizons superficiels et peut ainsi être responsable d'une morphologie actuelle surimposée à celle du paléosol.

Climat

Débordant à peine de la zone tropicale australe, Madagascar doit son climat, d'une part à sa position entre l'Océan Indien et le Canal du Mozambique, « mer fermée » ne jouant pratiquement aucun rôle régulateur, et d'autre part, à son contexte géographique: latitude, continentalité, courants marins et surtout relief.

Températures

Sur la côte Est, l'alizé et la proximité du courant chaud sub-équatorial masquent l'influence de la latitude, qui redevient importante sur le reste de l'île. A l'Ouest, les conditions continentales l'emportent sur les conditions océaniques, le Canal du Mozambique intervenant peu comme régulateur thermique. Enfin, les minima thermiques correspondent aux régions les plus élevées de l'île. D'une façon générale, les températures les plus élevées correspondent à la saison humide, les basses températures se situent durant les mois les plus secs.
Les variations climatiques sont très rapides en fonction de l'altitude ou de l'opposition des versants. Les gradients les plus accentués se situent par exemple du Nord au Sud, au niveau des seuils de Mandritsara (ou de la Manara-Nord), d'Ivohibe (ou de la Manara-Sud) et enfin le long de l'axe de la chaîne anosyenne qui termine, au Nord de Tolagnaro, l'échine de reliefs Nord-Sud qui traverse Madagascar. Il y a là d'après Battistini (1996) une véritable "faille

pluviométrique". Ces seuils correspondent d'ailleurs à des frontières phytogéographiques importantes.

Pluviométrie

Schématiquement on distingue 4 grandes zones :

- les régions orientales aux totaux annuels supérieurs à 1600 mm et où les lignes d'égale pluviosité s'ordonnent selon un sens méridien parallèle au rivage,
- le Sud, caractérisé par la faiblesse des précipitations et où l'effet de continentalité aggrave la sécheresse de l'intérieur,
- une bande de relative forte pluviosité au voisinage de l'extrême nord jusqu'à l'Ouest d'Antananarivo, où les forts totaux sont dus à la mousson estivale,
- les Hautes Terres Centrales et du Sud ainsi que les régions côtières occidentales à pluviosité moyenne où se conjuguent pluies de mousson et d'alizé mais aux apports relativement faibles.

Durée de la saison sèche

On distingue 5 grandes régions :

- l'Est toujours humide,
- le Sud avec 11 ou 12 mois secs,
- l'Ouest où la saison sèche s'étale sur 6 à 7 mois avec, dans le Sud-Ouest un maximum de 8 à 9 mois dû à la continentalité,
- les plateaux s'asséchant progressivement vers l'Ouest,
- l'extrême Nord, autour d'Antsiranana, au-delà de l'interruption due aux massifs montagneux retrouve une sécheresse comparable à celle de l'Ouest.

Bioclimats

Le jeu simultané des différentes influences de température, de pluviosité et de durée de la saison sèche amène une diversité climatique régionale extrême, depuis des types très humides, jusqu'à des types presque arides, avec des variations altitudinales de grande amplitude (Fig. 1). L'extrême diversité des formations végétales rend parfaitement compte de cette variabilité.

De toute évidence, la sécheresse (total des pluies, durée de la saison sèche) joue souvent un très grand rôle comme facteur limitant pour la végétation. Mais un autre élément est représenté par les minima thermiques. Ces minima peuvent être extrêmement accusés dans les régions d'altitude, avec des conséquences biologiques importantes. A faible altitude également, sur la côte Est par exemple, les basses températures de l'hiver austral pourraient avoir sur les végétaux des effets non négligeables.

Tableau 2: Bioclimats retenus par Koechlin *et al*. (1974)

	Pluviométrie moyenne annuelle	Durée de la saison sèche	Température moyenne annuelle
1. perhumide chaud	> 2 000 mm	0	21 à 24°
2. perhumide tempéré	> 1 850 mm	< 1 mois	21 à 23°
3. perhumide froid	2 000 mm	3 mois à < 50 mm	15,5°
4. humide chaud	1 400 à 2 300 mm	3 à 6 mois	25 à 26 °
5. humide tempéré	1 000 à 2 000 mm	2 à 3 mois	19,5°
6. humide frais	1 200 à 1 500 mm	4 à 5 mois	17 à 18,5°
7. humide froid	1 200 à 1 900mm	4 à 5 mois	14 à 17°
8. subhumide tempéré ou frais	950 à 1 500 mm	4 à 6 mois	18 à 21°
9. subhumide chaud	1100 à 1600 mm	6 à 7 mois	24 à 27°
10. semi-aride	500 à 900 mm	6 à 7 mois	23 à 26°
11. sub-aride	350 mm	9 à 12 mois	24°

La végétation

Divers éléments ont une grande importance pour la compréhension de la végétation (Lowry *et al*., 1997) et parmi eux, l'asymétrie du profil transversal de l'île, l'opposition structurale et pédologique entre les régions orientales d'une part et occidentale d'autre part et la séparation

de l'île en un certain nombre de régions naturelles bien tranchées. Enfin, les phénomènes d'érosion, du fait de l'état avancé de la dégradation de la végétation, prennent ici une ampleur considérable. Perrier de la Bâthie (1921) met, le premier, clairement en évidence les principaux caractères de la phytogéographie malgache.

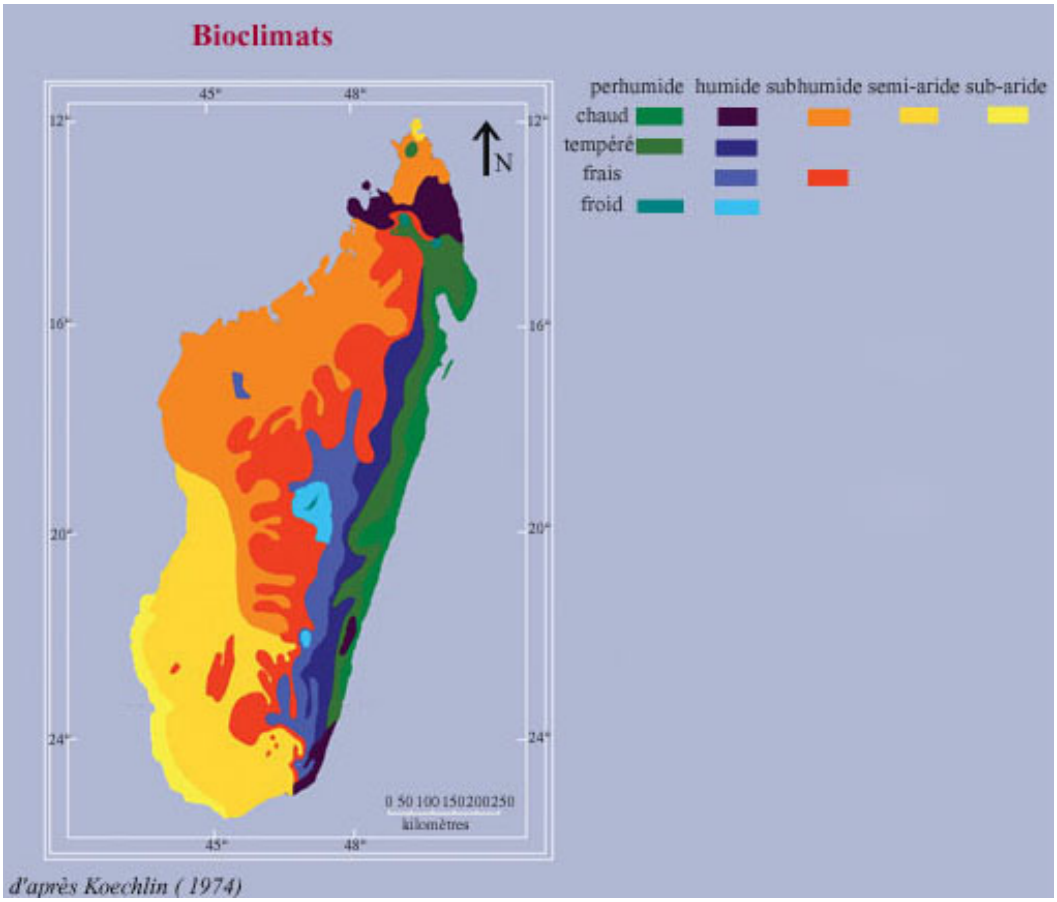


Figure 1. Bioclimats (d'après Koechlin *et al*., 1974)

- L'opposition entre végétation primitive et végétation modifiée. La végétation primitive, très riche en espèces, endémiques pour la plupart, est représentée presque uniquement par des associations ligneuses complexes extrêmement variées en fonction du climat et des sols. La végétation modifiée est très pauvre en espèces, presque toutes introduites ou à large répartition géographique. Il s'agit de recrus forestiers, appelés « savoka » ou de formations graminéennes. Très homogène, cette végétation varie peu dans les différentes régions de l'île.

- L'opposition entre deux ensembles : flore du vent et flore sous le vent. La frontière se situe aux environs de la cote 800 m sur le rebord occidental du plateau central. Elle est fixée par les conditions climatiques. Les deux flores sont effectivement très distinctes. La flore du vent occupe les régions Est et Centre, directement soumises à l'action des alizés

qui apportent constamment une humidité importante. Ces vents provoquent des chutes de pluies abondantes toute l'année sur le flanc oriental de l'île. Dans les régions centrales, ils sont encore assez chargés d'humidité pour provoquer pendant l'hiver austral la formation fréquente de brouillards et de crachins qui atténuent considérablement l'aridité de la saison sèche. La flore sous le vent occupe la région ouest où les alizés réchauffés et desséchés par leur passage sur les terres, ne font qu'accentuer cette aridité. Cette flore sous le vent a donc des caractères xérophytiques marqués et on y rencontre des formes d'adaptation à la sécheresse d'autant plus nombreuses vers l'Ouest et vers le Sud. L'alimentation en eau constitue là le facteur limitant pour le développement de la végétation et les caractéristiques des sols (perméabilité, capacité de rétention, etc…) jouent alors un rôle considérable. De telle sorte que dans les régions les plus humides on a bien affaire à des climax climatiques qui s'opposent à des climax édaphiques dans l'Ouest et dans le Sud.

Les Puces (Insecta : Siphonaptera) de Madagascar – Parasy gasy

Texte original : Duchemin J.-B., Ratovonjato J., Duplantier J.-M. 2003. Fleas (Insecta : Siphonaptera), Parasy Gasy *in* "*Natural History of Madagascar"*, S. M. Goodman & J. Bensteadt, Eds. The University of Chicago Press. 687-692.
Une partie du texte original a été reprise et actualisée puis, par souci de cohérence et afin d'éviter les répétitions, incluse dans le catalogue du chapitre Taxonomie et Systématique.

Introduction

L'ordre des Siphonaptères comprend environ 200 genres et 2500 taxons, répartis dans le monde entier. Les puces ont été étudiées à la fois d'un point de vue médical, principalement en tant que vecteurs de la peste mais aussi d'un point de vue zoologique, en traitant des rapports entre l'ectoparasite et son hôte.
Les puces sont des insectes holométaboles, sans ailes, adaptés au saut et dont les adultes des deux sexes sont hématophages. La femelle pond des œufs au sol ou sur les hôtes ; les larves, vermiformes, se développent sur le substrat ou sur l'hôte et sont détritiphages. La nymphe, est immobile dans son cocon et peut correspondre à un stade de quiescence en fonction des micro- ou macro-climats.
Les adultes font leur repas lors de piqûres indolores et pluriquotidiennes. Leurs hôtes sont tous des vertébrés à sang chaud : oiseaux et surtout mammifères. Selon le temps de contact entre la puce adulte et son hôte, on distingue :

- Les puces pilicoles : elles passent la vie adulte dans le pelage de l'hôte (ou les vêtements chez l'homme), et sont très mobiles.
- Les puces nidicoles : le contact avec l'hôte lors du repas de sang se fait au moment du passage de celui-ci dans le nid ou le terrier (ou chez l'homme, une pièce d'habitation). L'adulte, tout comme les stades larvaire et nymphal passe le reste du temps dans la litière.
- Les puces fixées : Le contact est très étroit avec l'hôte puisque elles restent fixées par les pièces buccales, comme les tiques dures. Ce mode de vie est plus rare.

Les micromammifères sont des hôtes de choix pour les puces qui trouvent au sein des terriers des conditions microclimatiques adaptées à leur développement larvaire. Cependant, les associations hôtes / puces observées doivent être analysées avec prudence car elles ne découlent pas forcement d'une histoire évolutive linéaire (Beaucournu, 1981). Plusieurs mécanismes d'association peuvent être observés :

- Une origine phylétique, c'est le cas des puces de chauve-souris (cf. infra.)
- Des phénomènes de capture avec passage d'un hôte à un nouvel hôte soit par relation de prédation, soit par extinction d'un hôte soit par fréquentation du même biotope, c'est le cas avec le rat noir, *Rattus rattus*, espèce exploratrice.
- Exigence de microclimat des phases pré-adultes au niveau des terriers ou des nids.

Les puces dans le monde

Sur les 14 familles de Siphonaptères (Smit, 1982), seules quatre sont présentes à Madagascar, ce sont celles qui ont la répartition la plus large au niveau du globe (Tableau 3). Cependant, parmi ces quatre familles, existent des espèces endémiques, voire même des genres endémiques pour deux d'entre elles.

Sur les trente espèces de puces récoltées à Madagascar (Table 5), six sont des espèces introduites, en contact étroit avec l'homme que ce soit directement (*Pulex irritans* Linné, 1758) ou par l'intermédiaire d'animaux domestiques ou commensaux. Ces espèces ont une large distribution, cosmopolite ou tropicale et leur arrivée sur l'île, mal datée, est liée à l'histoire du peuplement humain de l'île.

Les puces à Madagascar

Les travaux visant les puces à Madagascar ont d'abord concerné la peste et ont été réalisées dans un premier temps au niveau des foyers épidémiques (Robic, 1937; Girard, 1942); ils ont permis de décrire le genre *Synopsyllus* Wagner & Roubaud, 1932 et l'espèce *S. fonquerniei* Wagner & Roubaud, 1932, un des deux vecteurs majeurs sur cette île (Wagner & Roubaud, 1932a, 1932b) ainsi que sa biologie (Estrade, 1935 ; Klein, 1966). Plus tard, des études faunistiques ont permis la description de nombreuses espèces et l'augmentation des

connaissances systématiques de la faune pulicidienne de Madagascar (Lumaret, 1962 ; Klein & Uilenberg, 1966 ; Beaucournu & Fontenille, 1993).

Tableau 3 : Distribution des famille de Siphonaptères dans le monde
(d'après (Lewis, 1998) et Smit *in* (Beaucounu & Fontenille, 1993))

	Domaines biogéographiques					
Familles	Ethiopien	Oriental	Australien	Néotropical	Néarctique	Paléarctique
Ancistropsyllidae		X				
<u>Ceratophyllidae</u>	**X/-**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**
Chimaeropsyllidae	X					
Coptopsyllidae						X
<u>Ctenophtalmidae</u>	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**
Hystrichopsyllidae			X	X	X	X
<u>Ischnopsyllidae</u>	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**
Malacopsyllidae				X		
<u>Pulicidae</u>	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**	**X**
Pygiopsyllidae	X	X	X	X		X
Rhopalopsyllidae	X/-			X		
Stephanocircidae			X	X		
Vermipsyllidae		X			X	X
Xiphiopsyllidae	X					

En caractères **gras** et <u>soulignés</u>: familles présentes à Madagascar

Parallèlement l'utilisation des insecticides dans le programme de lutte contre la peste a nécessité une surveillance de leur efficacité (Coulanges *et al.*, 1983 ; Fontenille & Coulanges,

1987) qui se poursuit (Ratovonjato *et al.*, 1998, 2000). Les travaux de faunistique continuent dans le cadre de l'étude de foyers de peste selvatique (Duplantier *et al.*, 2001).

Le peuplement actuel

Famille des Ctenophtalmidae

Sous-famille des Dinopsyllinae

Les **Ctenophtalmidae** sont représentés à Madagascar par une seule sous-famille afrotropicale, les Dinopsyllinae qui ne compte qu'un seul genre, *Dinopsyllus* Jordan & Rothschild, 1913 et comprend à Madagascar trois espèces, toutes endémiques, qui appartiennent toutes au même sous-genre *Dinopsyllus*.

Famille des Ischnopsyllidae

Sous-famille des Ischnopsyllinae

Les **Ischnopsyllidae** regroupent des puces strictement liées aux chauves-souris. La division en deux sous-familles reflète celle des deux sous-ordres des méga et microchiroptères. Les Thaumapsyllinae, parasites de mégachiroptères et en particulier des genres *Eidolon* et *Rousetus*, n'ont jusqu'à présent jamais été capturés à Madagascar, bien que ces deux genres y soient présents. La deuxième sous-famille des Ischnopsyllinae compte deux genres à Madagascar, *Araeopsylla* Rothschild, 1919 et *Lagaropsylla* Jordan & Rothschild, 1921. Ils rassemblent 4 espèces dont une endémique de Madagascar et l'autre de la sous-région, les deux autres sont présentes en Afrique orientale et centrale (Beaucournu & Fain, 1983).

Famille des Ceratophyllidae

Sous-famille des Leptopsyllinae

Des trois sous-familles de **Ceratophyllidae**, seule celle des Leptopsyllinae est présente à Madagascar avec trois genres (Tableau 5). *Leptopsylla* Jordan & Rothschild, 1911 genre surtout paléarctique, ne compte qu'une espèce à Madagascar : *L. segnis* (Schönherr, 1811), puce cosmopolite liée principalement à la souris domestique, *Mus musculus,* et aux rongeurs commensaux des zones urbaines ou rurales. Les genres endémiques *Paractenopsyllus*

Wagner, 1938 et *Tsaractenus* Klein, 1968 comptaient, avant le présent travail et la description de nouvelles espèces, 9 espèces, toutes récoltées sur des micromammifères (rongeurs et Tenrecidae) de forêts d'altitude. Les hôtes habituels de cette sous-famille sont des rongeurs mais certains taxons malgaches, tout comme ceux du genre *Cratynius* Jordan, 1933 ont déjà été collectés sur des insectivores. Plusieurs caractères morphologiques, écologiques et trophiques rapprochent les genres malgaches des genres *Cratynius* et *Peromyscopsylla* I. Fox, 1939 (tableau 4).

Enfin, il faut noter l'absence de *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800), appartenant à la sous-famille des Ceratophyllinae, cosmopolite et présente dans plusieurs ports d'Afrique du Sud, ainsi que dans certaines zones de l'intérieur du pays (Segerman, 1995). Cependant sa distribution dans les ports sud-africains est grossièrement limitée au nord par le 30ème parallèle Sud et pourrait être le témoin d'un préférandum thermique trop bas pour Madagascar.

Tabeau 4: Sous-famille Leptopsyllinae

Tribu	Genres	Nb espèces	Fixation coxa I	Distribution	Hôtes principaux	Nb espèces récoltées en altitude *
Cratyniini	*Cratynius*	4	Apex du prosternum	Orientale	Insectivores	3/4
Leptopsyllini	*Paractenopsyllus*	8	‘’	Malgache	Rongeurs & Insectivores	8/8
‘’	*Tsaractenus*	1	‘’	Malgache	?	(1/1)
‘’	*Peromyscopsylla*	18	‘’	Holarctique & orientale	Rongeurs	4/18
‘’	*Leptopsylla*	16	En dessous de l'apex	Paléarctique & afrotropicale, 1cosmopolite	Rongeurs (sauf 2 sp.)	6/16
‘’	*Sigmactenus*	6	‘’	Orientale & australienne	Rongeurs	3/4

*données de Hopkins & Rothschild, 1971; Beaucournu & Sountsov, 1999.

Famille des Pulicidae

La dernière famille présente à Madagascar est celle des **Pulicidae**. Elle y compte 4 sous-familles.

Sous famille des Tunginae

La sous-famille des Tunginae originaire de la région néotropicale, mais avec 2 ou 3 espèces de l'Est de la région paléarctique, ne comprennent à Madagascar qu'une espèce : *Tunga penetrans* (Linné, 1758), puce introduite. La biologie des *Tunga* est très particulière puisque les femelles sont totalement enkystées dans le derme de l'hôte.

Sous-famille des Pulicinae

La sous-famille des Pulicinae comprend deux espèces : *Pulex irritans* Linné, 1758, d'origine néotropicale et primitivement parasite de Canidés mais parasitant de nombreux hôtes commensaux (homme, chien, porcs et très rarement les rats) et *Echidnophaga gallinacea* (Westwood, 1875), parasite d'oiseaux (volaille) trouvée très fréquemment aussi sur les rongeurs péridomestiques. Cette dernière espèce est très répandue dans les régions tropicales. Comme *T. penetrans*, *E. gallinacea* est une puce qui vit de manière quasi permanente sur l'hôte mais qui peut s'en détacher plus rapidement, étant simplement fixée et non enkystée.

Sous-famille des Archaeopsyllinae

La sous-famille des Archaeopsyllinae comprend à Madagascar deux genres : *Centetipsylla* Jordan, 1926 et *Ctenocephalides* Stiles & Collins, 1930.

Centetipsylla est un genre endémique comprenant une seule espèce, *C. madagascariensis* (Rothschild, 1900), capturée sur *Tenrec ecaudatus* et une fois sur *Rattus rattus*. Ce genre est proche d'*Archaeopsylla* Dampf, 1908, paléarctique et parasite d'Erinaceidés (hérissons).

Ctenocephalides est un genre d'origine afrotropicale puis secondairement paléarctique et oriental. Deux espèces sont présentes à Madagascar. *C. brygooi* Beaucournu, 1974, endémique et capturée sur un carnivore endémique, *Fossa fossana* et *C. felis strongylus* (Jordan, 1925) parasite de chats et chiens mais aussi parfois d'animaux en captivité (lapins, lémuriens, viverridés) et des rongeurs commensaux (Klein & Uilenberg, 1966). Elle a été importée à Madagascar par l'homme. Elle est surtout présente dans les zones anthropisées.

Sous-famille des Xenopsyllinae

La sous-famille des Xenopsyllinae est représentée à Madagascar par le genre *Xenopsylla* Glinkiewicz, 1907, largement réparti sur le monde sub et inter-tropical, et par le genre endémique *Synopsyllus* Wagner & Roubaud, 1932.

Xenopsylla comprend à Madagascar deux espèces : *X. cheopis* (Rothschild, 1903) et *X. petteri*

Lumaret, 1962. *X. cheopis* est une puce introduite à Madagascar où elle est bien implantée dans les sites anthropisés sur les rats domestiques qui lui donne une grande importance dans la transmission de la peste à l'homme. Elle a développé plusieurs résistances à différents insecticides (Coulanges & Randrianantoanina, 1985; Fontenille & Coulanges, 1987) et fait donc l'objet d'une surveillance particulière (Ratovonjato *et al.*, 1998, 2000). *Xenopsylla petteri* est une espèce endémique parasitant le rongeur également endémique *Hypogeomys antimena*, dont l'aire est très limitée. Elle est classée dans le groupe *hirsuta* par Lumaret (1962), ce qui est confirmé par Haeselbarth (1964). Les 5 autres espèces de ce groupe sont confinées à l'extrême Sud-Ouest de l'Afrique (Hopkins & Rothschild, 1953, Haeselbarth, 1964).

Enfin il faut mentionner *X. brasiliensis* (Baker, 1904), puce d'origine afrotropicale, qui, bien que présente aux Comores et à l'île Maurice (Hopkins & Rothschild, 1953), n'a jamais été trouvée à Madagascar.

Le genre endémique *Synopsyllus* rassemble 5 espèces connues. Il est proche du genre *Synosternus* Jordan, 1925 (afrotropical, paléarctique et *pro parte* oriental) et des *Xenopsylla* du groupe *hirsuta*. *Synopsyllus fonquerniei* présente une importance particulière du fait de son rôle dans les cycles de la peste à Madagascar (cf. chapitre correspondant). En effet, sa distribution sur le rat noir coïncide avec celle des cas ruraux de peste humaine sur les hautes terres. Sa compétence vectorielle (capacité intrinsèque à transmettre le bacille de la peste à l'hôte vertébré) pourrait être supérieure à celle de *X. cheopis* selon Brygoo (1967). Une surveillance de sa sensibilité aux insecticides utilisés dans la lutte contre la peste est nécessaire (Coulanges *et al.,* 1983) (Ratovonjato *et al*., non publié). C'est un parasite qui s'est très bien adapté à *Rattus rattus* qu'il parasite essentiellement dans les biotopes ouverts (rizières, savanes). Cette puce a également été récoltée sur des insectivores Tenrecinae et des rongeurs endémiques (*Eliurus sp*. et *Macrotarsomys bastardi*) (Klein & Uilenberg, 1966) ainsi que, de manière accidentelle probablement, une seule fois sur un lémurien, *Microcebus myoxinus* (= *murinus* ?) selon Roubaud & Girard (1943) ; c'est d'ailleurs la seule mention d'une puce récoltée sur un lémurien à l'état sauvage. Il est à noter que cette espèce a été retrouvée porteuse d'acariens phorétiques, *Psylloglyphus uilenbergi*, décrit par Fain en 1966 (*in* Klein & Uilenberg, 1966).

Les quatre autres espèces de *Synopsyllus* sont capturées plus rarement. *S. smiti* Lumaret, 1962 est une puce inféodée à *Macrotarsomys ingens*, rongeur connu seulement des forêts

caducifoliées de l'Ankarafantsika (Lumaret, 1962). *S. estradei* Klein, 1964 est trouvé dans les forêts à des altitudes supérieures à 1000m, essentiellement sur les rats noirs. L'hôte primitif est inconnu bien qu'il soit parfois récolté sur le rongeur *Nesomys rufus* et l'insectivore *Microgale dobsoni* (Klein & Uilenberg, 1966). *S. girardi* Klein, 1966 n'était connu que de la série type (2 exemplaires) de la région d'Anjozorobe (Klein, 1965d), mais des captures récentes le retrouvent en altitude dans les massifs du Nord et du Centre de l'île. Les hôtes sont essentiellement des rongeurs du genre *Eliurus*. *S. robici* Klein, 1966 a été capturé en un faible nombre de spécimens, dans le massif de l'Ankaratra et dans la province d'Ambositra, à une altitude d'au moins 1500m (Klein, 1965e).

Conclusion

Le rôle des puces dans la transmission de la peste a fortement orienté les recherches concernant les puces à Madagascar. Nos connaissances sont donc parcellaires à la fois sur les mammifères endémiques en tant qu'hôtes et sur les zones de basse altitude, épargnées par les épidémies de peste. Malgré cela, le catalogue actuel des puces montre un endémisme très important (77%) comparable à celui d'autres insectes hématophages de Madagascar (Duchemin *et al*., 2003) et, pour les puces, à d'autres régions insulaires, tel Sulawesi (Durden & Traub, 1990). La spécificité parasitaire des puces ne semble pas en rapport avec leur phylogénie et les transferts horizontaux au sein des lignées paraît fréquent. L'examen de leurs répartitions autorise une approche biogéographique intéressante. Au niveau continental, les affinités surtout africaines mais aussi orientales s'ancrent dans l'histoire géologique de Madagascar. A l'échelle du pays, la répartition des puces endémiques actuellement observée, notamment altitudinale, témoigne probablement d'évènements géologiques ou climatologiques plus récents, est d'une grande importance dans l'épidémiologie de la peste.

A la fois d'un point de vue zoologique, mais aussi médical, la connaissance des puces malgaches mérite d'être approfondie.

Tableau 5 : Liste des puces de Madagascar, avant les nouvelles espèces décrites plus loin. D'après (Lumaret, 1962 ; Klein & Uilenberg, 1966 ; Beaucournu & Fontenille, 1993).

Famille	**Sous-famille**	**Genre**	**Espèce**	**Descripteur**	**Répartition**
Pulicidae	Tunginae	*Tunga*	*penetrans*	(Linné, 1758)	tropicale

(suite)

Famille	Sous-famille	Genre	Espèce	Descripteur	Répartition
	Pulicinae	*Pulex*	*irritans*	Linné, 1758	cosmopolite
		Echidnophaga	*gallinacea*	(Westwood, 1875)	sub-tropicale et tropicale
	Archeopsyllinae	*Centetipsylla*	*madagascariensis*	(Rothschild, 1900)	endémique
		Ctenocephalides	*felis strongylus*	(Jordan, 1925)	africaine
		Ctenocephalides	*brygooi*	Beaucournu, 1975	endémique
	Xenopsyllinae	*Xenopsylla*	*cheopis*	(Rothschild, 1903)	tropicale
		Xenopsylla	*petteri*	Lumaret, 1962	endémique
		Synopsyllus	*fonquerniei*	Wagner & Roubaud,1932	endémique
		Synopsyllus	*smiti*	Lumaret, 1962	endémique
		Synopsyllus	*estradei*	Klein, 1964	endémique
		Synopsyllus	*girardi*	Klein, 1966	endémique
		Synopsyllus	*robici*	Klein, 1966	endémique
Ctenophtalmidae	Dinopsyllinae	*Dinopsyllus*	*brachypecten*	Smit, 1951	endémique
		Dinopsyllus	*flacourti*	Klein, 1966	endémique
		Dinopsyllus	*tsaratananae*	Klein, 1968	endémique
Ceratophyllidae	Leptopsyllinae	*Leptopsylla*	*segnis*	(Schönherr, 1811)	cosmopolite
		Paractenopsyllus	*kerguisteli*	Wagner, 1938	endémique
		Paractenopsyllus	*pauliani*	Lumaret, 1962	endémique
		Paractenopsyllus	*grandidieri*	Klein, 1965	endémique
		Paractenopsyllus	*petiti*	Klein, 1965	endémique
		Paractenopsyllus	*viettei*	Klein, 1965	endémique
		Paractenopsyllus	*vauceli*	Klein, 1965	endémique
		Paractenopsyllus	*randrianasoloi*	Klein, 1968	endémique
		Paractenopsyllus	*albignaci*	Klein, 1968	endémique
		Tsaractenus	*grenieri*	Klein, 1968	endémique
Ischnopsyllidae	Ischnopsyllinae	*Araeopsylla*	*martialis*	(Rothschild,1903)	sous-région malgache
		Lagaropsylla	*incerta*	(Rothschild, 1900)	endémique
		Lagaropsylla	*hoogstraali*	Smit, 1957	afrotropicale
		Lagaropsylla	*consularis*	Smit, 1957	afrotropicale

Deuxième partie : Taxonomie et systématique des puces de Madagascar

Nous présentons dans ce chapitre les études menées en rapport avec la description de nouvelles espèces de Leptopsyllinae et la rédaction d'un catalogue des puces de Madagascar, motivée par de nombreuses données écologiques et de répartition des puces de micro-mammiféres des forêts sempervirentes d'altitude. Pour conclure il était important de présenter une clef illustrée des puces de Madagascar, à la fois pour pouvoir reconnaître les nouvelles espèces décrites, profiter des techniques de photographies numériques pour les illustrations et fournir un outil permettant la détermination jusqu'au niveau spécifique. La dernière clef équivalente date de plus de quarante ans et ne recense que 18 espèces malgaches (Lumaret, 1962).

Les descriptions des 10 nouvelles espèces proviennent d'un article publié et deux sous presse :

- Duchemin J.-B. 2003. 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. Leptopsyllines from Madagascar (Insecta: Siphonaptera: Ceratophyllidae): description of five new species of *Paractenopsyllus* Wagner, 1938. *Parasite*, sous presse.
- Duchemin J.-B. & Ratovonjato J. Description de trois nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* (Siphonaptera : Leptopsyllinae) de Madagascar. *Parasite*, sous presse.

Conformément aux règles du code international de Nomenclature zoologique, les seules espèces dont la description est à ce jour publiée sont considérées comme effectives. Cependant, il est autorisé de nommer les espèces dont la description est acceptée pour publication selon la dénomination proposée dans les manuscrits en faisant suivre la mention (in MS), telle qu'utilisée par Hopkins & Rotchshild (1971), ce que nous faisons dans cet ouvrage.

Un glossaire des termes utilisés en taxonomie et morphologie est fourni en Annexe –1 (d'après Beaucournu & Launay, 1990)

Deux nouvelles puces (Siphonaptera: Ceratophyllidae: Leptopsyllinae) de Madagascar: *Tsaractenus rodhaini* n. sp. et *Paractenopsyllus* (*Consobrinopsyllus* n. subgen.) *goodmani* n.sp

Two new fleas (Siphonaptera: Ceratophyllidae: Leptopsyllinae) of Madagascar : *Tsaractenus rodhaini* n. sp. and *Paractenopsyllus* (*Consobrinopsyllus* n. subgen.) *goodmani* n.sp.

Summary

Following considerable sampling in Malagasy forests, two new species of endemic fleas from Madagascar are described. These are *T. rodhaini n. sp.* and *P. goodmani n. sp.*, collected on small mammals. The material of *T. rodhaini* allows us to describe the previously unknown female of the genus *Tsaractenus*. We also complete the initial description of the genus with new diagnostic characters. Although it belongs to *Paractenopsyllus*, *P. goodmani* shows many unique characteristics. To help resolve certain systematic issues involving Malagasy Leptopsyllinae we introduce the new subgenus *Consobrinopsyllus* of *Paractenopsyllus* for *P. goodmani*. Its particular condition makes us consider valuable characters of the genus *Tsaractenus*. Carrying several traits of this genus, *P. goodmani* could constitute an intermediate step between the two endemic Malagasy leptopsylline genera. Considering these new findings the actual taxonomic position of the Malagasy genera among the Leptopsyllinae is discussed.

Résumé

Deux nouvelles espèces de puces endémiques sont décrites : *T. rodhaini n. sp.* et *P. goodmani n. sp.*, toutes deux récoltées sur des micromammifères endémiques. *T. rodhaini* nous a permis de décrire la femelle du genre *Tsaractenus*, jusqu'alors inconnue. Nous avons également complété la description initiale de ce genre avec de nouveaux caractères diagnostiques. Bien qu'elle appartienne au genre *Paractenopsyllus*, l'espèce *P. goodmani* présente plusieurs

originalités. Nous avons donc choisi de créer le nouveau sous-genre *Consobrinopsyllus* du genre *Paractenopsyllus*. Seul *P. goodmani* appartient à ce nouveau sous-genre mais il permettra une meilleure classification des Leptopsyllinae malgaches. Sa situation particulière nous a permis de dégager de nouveaux caractères génériques pour *Tsaractenus*. En partageant plusieurs traits avec ce dernier genre, *P goodmani* peut constituer une étape intermédiaire entre les deux genres endémiques, les rapprochant du même coup. A la lumière de ces nouvelles données, nous discutons de la situation des genres malgaches au sein des Leptopsyllinae.

Introduction

The two leptopsylline flea genera *Paractenopsyllus* Wagner, 1938 and *Tsaractenus* Klein, 1968 contain nine described species, all endemic to Madagascar (Beaucournu & Fontenille, 1993). Only one specimen of *Tsaractenus* was previously known and the female was undescribed (Klein, 1968). After four years of field collections and examinations of large series of Leptopsyllinae fleas, we have identified several new taxa. Two new species are described in this paper. One is referred to the genus *Tsaractenus* and after examination of the holotype of *Tsaractenus grenieri* Klein, 1968 allows us to complete the description of the male members of this genus and to precisely describe the female. Another species possessing certain characters resembling *Tsaractenus*, as well as several unique characters, and belonging to *Paractenopsyllus* necessitates the description of a new subgenus of *Paractenopsyllus*.

Tsaractenus rodhaini n. sp.

Material examined

Holotype male, on the endemic shrew-tenrec *Microgale soricoides* Jenkins, 1993 (n° SMG 10533), Madagascar, Antananarivo, Ambatolampy, Tsinjoarivo, Ankazomena forest (47°50'E, 19°42'S), 1400 m, Jan. 1999, J.-M. Duplantier, J.-B. Duchemin and S. M. Goodman leg.

Allotype female on the endemic shrew-tenrec *Microgale thomasi* Major, 1896 (n° SMG 10520), same date, location and collectors.

Paratypes:

At the type-location:

On *M. thomasi* (FMNH 166182): 1f

On *M. fotsifotsy* Jenkins *et al.* 1997(FMNH 166144): 1m

Near the type location :

On *M. dobsoni* Thomas, 1884 (DT 48): 1m, (DT 60): 1m, 1f, Madagascar, Antananarivo, Ambatolampy, Tsinjoarivo, Mahatsinjo forest (47°42'E, 19°41'S), 1550 m, Jan. 1999, J.-M. Duplantier, J.-B. Duchemin and S. M. Goodman leg.

Others localities:

On *M. gracilis* (Major, 1896):1m (FMNH 167602), Madagascar, Fianarantsoa, Ambalavao, , Sandrisoa forest (47°02'E, 22° 10'S), 1600 m, Dec. 1999, S. M. Goodman and L. Andrianaivolambo leg.

On *M. dobsoni* : 1f (BMOC 96 1300 077), Madagascar, Toliara, Tolagnaro, Andohahela mountain, (46°44'E, 24°34'S), 1500 m, Nov. 1995, S. M. Goodman and B. O'Connor leg.

On *Eliurus tanala* Major, 1896: 1 (BMOC 94 0325 170), Madagascar, Fianarantsoa, Ambalavao, Andringitra National Park (46°58'E, 22°11'S), 1625 m, Dec. 1993, S. M. Goodman and B. O'Connor leg.

Hosts and distribution

The majority of hosts recorded for *T. rodhaini* belong to species of *Microgale* Thomas, 1882. The most numerous captures were made on *M. dobsoni* and *M. cowani* Thomas, 1882. Beside the species noted above can be added *M. gymnoryncha* Jenkins, Goodman & Raxworthy, 1996. Only one endemic rodent was caught carrying *T. rodhaini* : *Eliurus tanala*.

The collection sites are all situated in the central highlands at elevations ranging from 1400 to 1650 m.

Etymology

This species is named for François Rodhain, Professor at the Pasteur Institute of Paris, who guided my first steps in medical entomology.

Deposition of types

Holotype and allotype from the same host, deposited in the IRD Center of Montpellier, France (laboratory of taxonomy) where the generitype of this genus is deposited. Paratypes deposited

in the Field Museum of Natural History, Chicago, USA , Pasteur Institute of Madagascar, Pr J.-C. Beaucournu (Université Rennes, France) and in author's private collection.

Diagnosis

The male is clearly separable from that of *Tsaractenus grenieri* Klein, 1968 by genital parameres and by the broad genal process. Several specimens allow us to describe female generic characters in place of unknown female of *T. grenieri* and to add precision for the male generic characters after examining the holotype of *T. grenieri*.

Description

Head (Fig. 2 male, Fig. 3 female)

Small frontal tubercle inserted very low on the frons, just in front of the clypeus, so it may be indistinguishable and may be confused with a thickening of the clypeus. Frontal row of frons is composed of 8-9 unmodified bristles and one or two thin hairs just before the clypeus. Six long bristles in the male and 5 in the female above the mouthparts. Genal ctenidium composed of 2 nearly vertical spines with rounded apecies, the posterior longer than the anterior. The apex of the posterior spine slightly broader than the base. One stout bristle inserted behind the clypeus above the insertion of the maxillary palps. The genal process is highly dilated and rounded, broader than the two spines together. Eye sinuate on it ventral margin. Occipital chaetotaxy composed of three occipital rows : anterior of 3-5, posterior of 6-8 in female and 4-6 in males and a sub marginal row of 8-9 bristles in females and 7-8 in males; one bristle at the caudoventral angle of the occiput. Labial palps reaching the middle of the coxa. The head is characterized in the males by a deep occipital groove carrying numerous thin hairs and extending onto the prothorax. In females the falx does not reach the upper border of the head.

Thorax

Prothorax with 2 rows of bristles, the anterior row is composed of 16-17 bristles on both sides in females and 15 in males. The posterior row is of 16-17 longer bristles, the apex of the lower extending at most to the apex of the pronotal comb which is composed of 40 to 42 spines in females, and from 35 to 39 in males. Mesothorax with 4 rows of bristles, the anterior sometimes limited to one seta and with two dorsal and one ventral pseudosetae, rarely 3 in females, sometimes lacking in males. Metathorax with 4 rows of bristles. One or 2 marginal

spinelets on the posterior margin of the metanotal collar. Metepimeron with 3 rows of spines, frequently a single bristle inserted between the anterior and the median row, rarely composed of 4 bristles forming a 4th row; the anterior row of 4 to 6, the median of 1to 5 and one unique posterior bristle. Three bristles on the distal part of the inferior margin of the hind femur. False tibial combs composed of 12-14 strong bristles inserted in notches, and 3 longer bristles inserted beside the 2nd, the 8th and 13th as a general rule. Four pairs of lateral plantar bristles on hindtarsal segment V, none shifted on the plantar surface.

Abdomen (unmodified segments)

First segment with three rows, rarely 1-2 anterior bristles, the principal and posterior rows composed of 10-11 bristles for both sides and lacking marginal spinelets. On the other segments: 3 rows. Principal row of 9-14 in female, 12-14 in male. A bristle in the principal row beneath the stigmata on segment VII usually lacking in females, if present it belongs to the anterior row rather than the principal or posterior row. One marginal spinelet per side from the segment II to IV, rarely to V. Three antesensilial bristles with ratio starting from the most dorsal of male: 0,33/1/0,8, the lower bristle being constantly about twice longer than the upper one and female: 0,45/1/0,9. Sternite II with 1, rarely 2 bristles on each side, preceded by 3-9 anterior, thin bristles or hairs. Sternites III-VI each with one row of 3-4 in males and 5-6 bristles in females, preceded by 6-15 anterior, thin bristles.

Modified male segments

Tergite VIII with two long bristles and 1-5 shorter bristles, a straight, upper margin with an apical angle blunted and rounded. Sternite VIII (Fig. 4) with a slightly concave upper margin. The apical margin straight or slightly sigmoid with the upper angle rounded and the lower sometimes with a moderate notch. Two, rarely three, long and sometimes sinuate bristles at the upper angle with two, rarely one, shorter bristles and a patch of 15-21 small bristles, this patch very reduced and composed of 4-5 bristles in one specimen (FMNH 167602). This specimen has one lower bristle along the margin lacking in the other males. Three to 5 relatively long bristles on the caudoventral angle. Ten to lateral 14 bristles, the upper being the longest and the nearest to the apical angle, and 0-7 shorter bristles along the ventral margin

Clasper (Fig. 5): basimere massive with a rounded apex, manubrium smoothly curved upward and without marked angle between the vertical and horizontal portions. The posterior margin

of the manubrium with a distinct convexity and a rounded apex. Acetabular bristle not seen. Cephalodorsal arm markedly extending beyond the tip of the manubrium. Telomere long and slightly curved cephalad with parallel margins, widening near the apex which extends beyond the tip of the basimere.

Sternite IX (Fig. 6): proximal arm S-shaped with a concave anterior margin, and broadly flattened on its distal half. The most characteristic trait is a membranous junction between the proximal and distal arms of the sternite. Distal portion of the sternite IX elongated and widening from the base to the rounded apex. Setation more developed on the posterior margin. The distal lobe reniform and markedly spiculose.

Phallosome (Fig. 7) : anterior margin moderately concave and two broad lateral lobes, a thin up-curved median lobe. Hamulus with an angulated distal arm, a forward curve and a sharp apex. The lower and posterior angle of this arm is strongly sclerotized and extends downward to a strong sharp tooth. Endotendons ending in front and above the tip of the broad lamina media.

Modified female segments

Sternite VII (Fig. 8): two lobes on the posterior margin, the upper elongated with a pointed apex, the lower much reduced and asymmetrical with a rounded apex. Both lobes separated by a broad sinus. Below the lower lobe is a small sinus terminated by the lower apical angle projecting beyond the nearest lobe. It has a main row of 5-7 sub-marginal bristles, thinning dorsally, the four lower bristles long and strong and the lowest inserted on the inferior angle. An anterior row of 5-10 thinner bristles, but the lower remaining strong and with about 15 anterior thinner bristles.

Anal stylet broad (ratio L/l 1.6 – 1.9). The ventral long bristle inserted just above the middle. The apical margin of tergite VIII sinuate with a marked convexity and a pointed inferior angle.

Spermatheca (Fig. 9) : characteristic without a distinct constriction between the bulga and the hilla, only marked by the strigillae present on the bulga. Bulga ovoid or barrel-shaped with a terminal papilla and a broad hilla with a smoothly rounded apex. If we refer to the strigillae as limit between the bulga and the hilla, the latter is longer than the bulga. It should be noted that the axis of the spermatheca is often horizontal so that the hilla is hidden. In another cases the hilla is situated under the bulga. Ductus bursae elongated with poorly marked curves. Perula circular, its diameter about twice the width of the duct itself.

Dimensions

(slide-mounted insects): male 4.0 – 4.3 mm, female 4.0 – 4.7 mm

Diagnosis and complementary description of the genus *Tsaractenus* Klein, 1968.

Tsaractenus rodhaini n. sp. allows us to describe the characteristics of the genus more precisely, particularly in contrast with *Paractenopsyllus*. This description was supplemented by examination of the type of *T. grenieri* housed in the "Institut pour la Recherche et le Développement" (I.R.D, ex-O.R.S.T.O.M.), Montpellier, France.

As described by Klein (1968) several characters are found in this new species:

- large size, although overlapping with the larger species of *Paractenopsyllus*.
- dark brown color of fresh specimens.
- frontal tubercle arises low on the frons, markedly lower than the middle of the frons in *T. grenieri* and just before the clypeus in *T. rodhaini*.
- oblique frontal row extends almost to the clypeus.
- conspicuous occipital groove in the males.
- genal comb consists of two teeth with their bases in line, in contrast to the members of *Paractenopsyllus* where the lower tooth arises forward of the upper. Their relative lengths are closer in *Tsaractenus* than in *Paractenopsyllus*, in the latter the lower is markedly shorter.
- broader shape of the base of the frontal part of the head than in *Paractenopsyllus*.

Finally, others characters are found in *T. rodhaini* and *T. grenieri* but do not appear in the original description as being generic :

- three bristles on the distal part of the inferior margin of the hind femur.
- only four pairs of lateral plantar bristles on segment V of hind tarsus, none shifted onto the plantar surface.
- the proportions of the lengths of the three antepygidial bristles are almost the same in males and females.

The female of *T. rodhaini* presents several characteristics that we will consider as generic until the female of *T. grenieri* or another new species of this genus is found :

- as predicted by Klein, a larger mean size than in males.
- integricipit head.
- terminal papilla of the spermatheca.
- poorly marked junction of the hilla and bulga.
- principal axis of the spermatheca horizontal, the tip of the hilla sometimes arises under the level of the bulga.

All these characteristics confirm the generic position of the taxa as described by Klein, well separating *Tsaractenus* specimens from *Paractenopsyllus*.

Consobrinopsyllus n. subgen. of *Paractenopsyllus* Wagner, 1938

Diagnosis

Albeit this subgenus may be considered as intermediate between *Tsaractenus* and *Paractenopsyllus* (Wagner, 1938 ; Hopkins & Rothschild, 1971) if referring to diagnostic criteria, we affirm that this sub-genus belongs to *Paractenopsyllus* rather than to *Tsaractenus* considering the characters of the sexual parameres of the male as well as the female.

According to the characters shared between *Tsaractenus* and *Paractenopsyllus* we propose to name this subgenus *Consobrinopsyllus* (= first cousin flea).

The type of this subgenus is *Paractenopsyllus (Consobrinopsyllus) goodmani* n. sp. described below.

The subgeneric characters are :

- a "*Tsaractenus*-like" head :
  - low frontal tubercle although above the eye level.
  - two occipital rows of setae plus one submarginal posterior row.
  - relatively broad base of the frontal part of the head.

  but :

- without a marked occipital groove in males.
- fracticipit head in females.

- *Paractenopsyllus* generic characters :
  - two bristles on the rear margin of the hind femur.
  - five pairs of lateral plantar setae on segment V of the hind tarsus.
  - lower antepygidial setae much longer in females than in males.
  - the spermatheca with the junction between the bulga and the hilla well defined.

Finally, this subgenus is defined by a strongly sclerotized and dilated perula in the females and a sclerotized junction between the horizontal and vertical arms of the sternite IX of the males. Others species of *Paractenopsyllus* genus belong to the subgenus *Paractenopsyllus sensu stricto*, defined by the species *Paractenopsyllus kerguisteli* Wagner, 1938 as generitype. Consequently, some characters previously described as generic for *Tsaractenus* are now found in *Consobrinopsyllus n. subgen.* and have to be disregarded as diagnostic generic characters.

- three occipital rows of bristles including the submarginal one.
- the low insertion of the frontal tubercle has to be more precise and we propose the threshold of insertion at or above the level of the eye to be generic for *Tsaractenus*.

Paractenopsyllus goodmani n. sp.

Material examined

Holotype male, on the shrew-tenrec *Microgale soricoides* Jenkins, 1993 (FMNH 167507), Madagascar, Antsiranana, Andapa, Betaolana forest (49°25'E, 14°36'S), 1200 m, Nov. 1999, S. M. Goodman leg. Allotype female on the same animal.

Paratypes:

- On the same animal as the holotype and allotype: 1f
- On *M. soricoides* (SMG 10893): 1m, 1f, Madagascar, Antsiranana, Antanambao, Manongarivo Special Reserve (48°25'E, 14°01'S), 1600 m, Mar. 1999, S. M. Goodman leg.

- On *M. soricoides* (FMNH 170765): 1m, 1f, Madagascar, Fianarantsoa, Ranomafana National Park, Vatoharanana forest (47°26'E, 21°17'S), 1025 m, Oct. 2000, J.-B. Duchemin, L. Andrianaivolambo & S. M. Goodman leg.
- On *M. soricoides* (BMOC 92 1300 003) : 1f, Madagascar, Toamasina, Moramanga, Mantady Forest (47°27'E, 18°51'S), 1150 m, April 1991, B. O'Connor & S. M. Goodman leg.

Hosts and distribution

The main host recorded for this species is the endemic shrew-tenrec, *Microgale soricoides*, on which the number of fleas can be very high (25 specimens on the mammal type). Other hosts are species of the same genus: *M. cowani* Thomas, 1882, *M. fotsifotsy* Jenkins *et al.*, 1997, *M. longicaudata* Thomas, 1882, *M. gracilis* (Major, 1896) and one specimen from the endemic rodent *Eliurus grandidieri* Carleton & Goodman, 1998. Collection localities are situated either in the northern mountains at elevations ranging from 1200 to 1600 m, or on the eastern slope of the central highland at moderate altitudes at 1025 to 1150 m.

Etymology

This species is named for Steven M. Goodman, naturalist and mammalogist of the WWF Madagascar and the Field Museum of Natural History, Chicago, who shares so easily his passion for natural history and favours links between ecologists and medical biologists.

Deposition of types

Holotype and allotype deposited in the IRD Center of Montpellier, France (laboratory of taxonomy) where the most important collection of types of this genus is kept. Paratypes with BMOC prefixes deposited in the Field Museum of Natural History, Chicago, USA, where many of the hosts collected during this study are kept. Other paratypes in the Pasteur Institute of Madagascar, Pr J.-C. Beaucournu (Université Rennes, France) and the author's private collection.

Description

According to Klein's (1968) criteria, this species would be placed in the genus *Tsaractenus*. As previously cited, new criteria are proposed for this generic diagnosis and this species is considered by us a member of *Paractenopsyllus*. The species is unique in the genus *Paractenopsyllus* because of hypersclerotized areas: junction of the distal and proximal arms of sternite IX in the male and hypertrophied perula in the female. It is the only representative of the subgenus *Consobrinopsyllus n. subgen.* as described above.

Head

(Fig. 10 female, Fig. 11 male)

Frontal tubercle clearly below the middle of the frons in the both sexes unlike in many other species of *Paractenopsyllus* and markedly lower in the female. Submarginal setal row of frons composed of 9, rarely 10 unmodified bristles. Six long bristles in the male and 4 in the female above the mouthparts. Genal ctenidium of two spines, the upper longer than the lower. One stout bristle inserted behind the clypeus above the insertion of maxillary palps. The genal process is dilated apically in both sexes with a concave dorsal margin, and the process is broader and more rounded in females. Eye sinuate on its ventral margin and poorly pigmented, sometimes vestigial. Occipital chaetotaxy composed of three rows of bristles : anterior of 3 (2-4), posterior of 5, sometimes 6 and a sub marginal row of 7 bristles with one bristle at the caudoventral angle of the occiput. Labial palps reaching the middle of the coxa I or a little beyond.

Thorax

Prothorax with 2 rows of bristles, the anterior composed of 10-14 bristles on the two sides and the posterior row of 11-13 longer bristles, the apex of the lower one well beyond the pronotal comb which is composed of 26 to 27 spines in the males, from 27 to 31 in females. Mesothorax with 3 rows of bristles and with two dorsal (exceptionally one) and one ventral, (exceptionnally two) pseudosetae. Metathorax with 3-4 rows of bristles, the anterior row sometimes composed of one thin bristle. As on the mesothorax, the length of bristles increases caudally. Usually no marginal spinelet, rarely one on the metanotal collar. Metepimeron with three rows of bristles, the anterior of 2 to 4 in males, 1 to 2 in females, the median of 3 and 1 unique posterior bristle. False tibial combs present composed of 13-14 (12-15) strong bristles

inserted on notches, the lower longer and 3 longer bristles inserted on the same notches as the 2nd, the 8th and 13th as a general rule.

Abdomen (unmodified segments)

First segment with three rows of bristles, the principal and posterior composed of 10, sometimes 8-9 in females, 1 marginal spinelet on each side. On the other segments: 2 rows, with 1-3 anterior bristles on segments 2-4 sometimes lacking. Principal row of 12-15, with a bristle below the stigmata on the segment VII as a general rule, sometimes lacking in females. Three antesensilial bristles with ratio starting from the most dorsal of male: 0,35/1/0,35 and female: 0,35/1/0,9. Sternite II with 1 bristle on each side. Sternites III-VI each with one row of 3, rarely 2 long bristles in males and 3-5 bristles in females, completed by 0-1 anterior and thinner bristle.

Modified male segments

Tergite VIII with three long bristles, a convex upper margin with an apical angle about 90°.
Sternite VIII (Fig. 12) with a concave dorsal margin. The apical margin sinuate with a well or poorly marked median incision. Dorsal rounded angle projecting upwards and bearing laterally one thin bristle and 2-3 longer bristles aligned obliquely forward; 6-7 long marginal bristles in the lower angle, the length decreasing from the top to the bottom and 4-7 bristles forward, 1-2 of them strong, the others thinner.
Clasper (Fig. 13) : basimere with a broad and rounded apex and a dorsal sinuate margin. The distal and the vertical portions of the manubrium forming an angle of about 125°. Telomere long and robust with a curved anterior margin and a posterior margin with well developed setation on a marked convexity, narrowing to the rounded apex, which does not reach the apex of the basimere.
Sternite IX (Fig. 14): very characteristic with a strongly sclerotised junction of the distal and proximal arms, this area concave downward forming a yoke. Dorsally the distal third is widely dilated with a posterior lobe bearing numerous hairs and two long, thin bristles in the neighbourhood of the posterior margin. The distal portion is extended interiorly and backwards with a saddle-shaped area articulated with the hamulus.
Phallosome (Fig. 15) : dorsal lobe broad and convex with two posterior lateral lobes. Hamulus robust and complex, its distal and posterior arms with two lobes, the lower sharpened and

curved downward, the upper widening in a dorsal striped concavity. Endotendons ending beyond the apex.

Modified female segments

Sternite VII (Fig. 16) : a large asymmetrical lobe on the posterior margin, its ventral side straight, its dorsal margin sligthly convex just before the apex. The sinus broad, deep and triangular. It has a principal row of 7, rarely 8 long sub-marginal bristles, the 4-5 lower stronger bristles thinning dorsally, preceded by 6 (4-7) thinner bristles.

Anal stylet moderately elongated (ratio L/l 1.9 – 2.5).

Spermatheca (Fig. 17) : bulga slightly elongated (ratio L/l = 1.4). Hilla markedly longer than the bulga (ration H/B=1.2) with a rounded apex. Ductus bursae convex forward above a slightly sclerotised dilation. Hypertrophied, semicircular-shaped and sclerotised perula at least slightly as high as the bulga, often markedly higher.

Dimensions

(slide-mounted insects) : male 2.8 – 3.1 mm, female 3.2 – 3.6 mm

Discussion

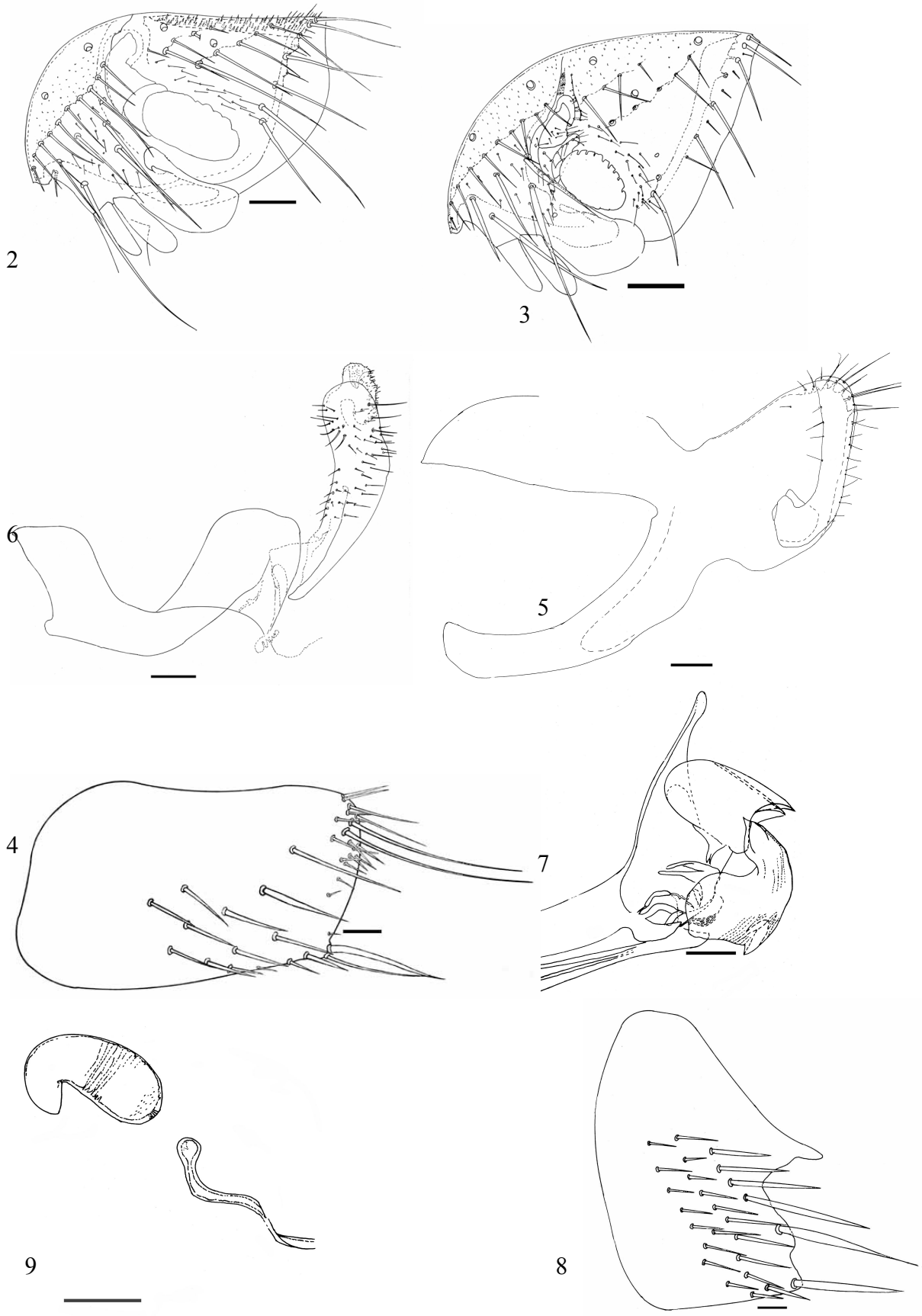
These descriptions confirm the generic status of *Tsaractenus* and *Paractenopsyllus*. The geological history of Madagascar and the common morphological traits of these two endemic species, including the shape of the head, pronounced genal process and sub-horizontal genal comb place them closer to each other than to the other genera of Leptopsyllinae. If we refer to Hopkins and Rothschild (1971) followed by Beaucournu and Fontenille (1993) concerning the position of the forecoxa attached to the apex of the prosternum, these two species are close to the Holarctic genus *Peromyscopsylla* I. Fox, 1939. This position seems coherent with the absence of central tuber (Hopkins and Rothschild, 1971) but also with the poorly defined junction between hilla and bulga observed in *T. rodhaini*. However this last character and the terminal papilla are also observed in the distant genus *Frontopsylla* Wagner & Ioff, 1926. The integricipit head of the female of *Tsaractenus* places it nearer to *Cratynius* Jordan, 1933. This last genus is the most isolated one among Oriental Leptopsyllinae. The four lateral pairs of setae without a pair on the plantar surface of the segment V of the hindtarsus in *Tsaractenus*

may be considered as of little value for classification even if it is a good generic diagnosis marker.

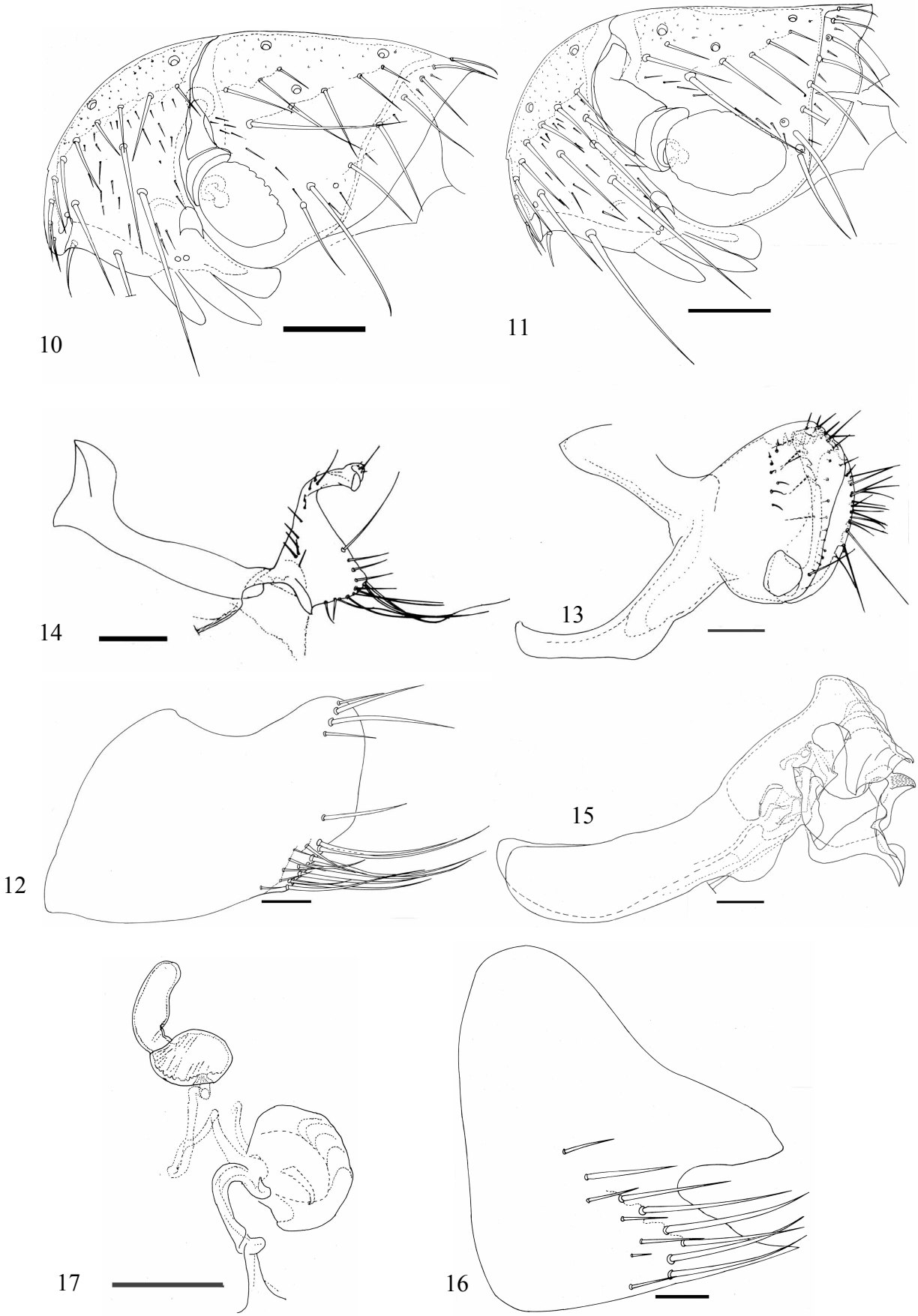
The relations between *Tsaractenus* and *Paractenopsyllus* may be highlighted by the description of *P. goodmani*. Although this species clearly belongs to *Paractenopsyllus*, the particular sexual parameres place it in a peculiar position. Tendencies toward *Tsaractenus* traits of it head and the common endemicity of these two genera make the new subgenus *Consobrinopsyllus* a strong link between these two genera and of probable common origin. All these characters seem to bring together *Tsaractenus*, *Paractenopsyllus* and *Peromyscopsylla* contrasting with the genera *Leptopsylla* Jordan and Rothschild, 1911 of probable Palaearctic origin and *Sigmactenus* Traub, 1950 found in Indo-Australian region (Durden & Beaucournu, 2000). The place of the oriental genus *Cratynius* has to be resolved and the importance given to the integricipit trait of the head probably to be minored. Malagasy genera could be of great importance in this study.

Acknowledgements:

Works have been funded by the Ministry of Health of Madagascar (credit IDA-World Bank), the WWF and the Pasteur Institute of Madagascar. Authorization for field studies has been provided by the ANGAP and Direction des Eaux et Forêts de Madagascar. We thank Dr Suzanne Chanteau, manager of the plague program of the IPM, Jean-Felix Roux and Philippe Mauclère, successive directors of the Pasteur Institute of Madagascar for encouraging field and taxonomic work on fleas. We thank Jean-Claude Beaucournu (Faculté de Médecine, Rennes, France) for helpful discussions, including the coining of "*Consobrinopsyllus*", critical reading and providing several specimens and Jacques Brunhes (IRD, Montpellier, France) for kindly providing us types of the Montpellier collection of the "laboratoire de taxonomie des vecteurs". Steven M. Goodman (Field Museum of Natural History, Chicago, USA and WWF-Madagascar) collected and identified mammalian hosts. We also thank Barry O'Connor (Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, USA) for providing us many specimens collected from mammals kept in formaldehyde, Jean-Marc Duplantier (IRD), Harald Schütz, Voahangy Soarimalala (Université d'Antananarivo, Madagascar), Lala Andrianaivolambo (IPM) for collecting mammals and all the technical staff of the Entomology Laboratory of the Pasteur Institute of Madagascar particularly Edmond "Dadajao" Rajaonarivelo for mounting specimens.



Figures 2 à 9. – *Tsaractenus rodhaini* n. sp . Echelle = 0.1 mm



Figures 10 à 17. – *Paractenopsyllus (Consobrinopsyllus) goodmani* n. sp. Echelle = 0.1 mm

Leptopsyllinae de Madagascar (Insecta: Siphonaptera Ceratophyllidae):description de cinq nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* Wagner, 1938

Leptopsyllines from Madagascar (Insecta: Siphonaptera: Ceratophyllidae): description of five new species of *Paractenopsyllus* Wagner, 1938.

Summary

Five new species of the malagasy endemic genus *Paractenopsyllus* Wagner, 1938, are described. *Paractenopsyllus rouxi* (in MS), *P. ratovonjatoi* (in MS), *P. duplantieri* (in MS), *P. juliamarinus* (in MS) and *P. gemelli* (in MS) have been collected on endemic small mammals and the black rat. Biotopes are mid-elevation rain-forests of the central highlands or the northern mountains of Madagascar. Morphological affinities between these new species and those already known provide taxonomic links within the genus. Differences in the spatial and altitudinal distributions and host ranges allow discussion of the potential factors important in the species distribution of this genus.

Résumé

Cinq nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* Wagner, 1938, genre endémique de Madagascar, sont décrites. *Paractenopsyllus rouxi* (in MS), *P. ratovonjatoi* (in MS), *P. duplantieri* (in MS), *P. juliamarinus* (in MS), *P. gemelli* (in MS) ont été collectées à partir de micromammifères endémiques de Madagascar (excepté un rat noir). Leurs biotopes se situent au sein des forêts d'altitude moyenne, au niveau des hautes terres centrales ou des massifs septentrionaux. Les affinités morphologiques entre ces nouvelles espèces ainsi que celles déjà décrites permettent des rapprochements taxonomiques. Les différences de répartition et les spectres d'hôtes variés font discuter les facteurs éventuels de l'importante radiation spécifique de ce genre.

Introduction

During four years of field collections we have examined large series of Leptopsylline fleas (Hopkins & Rothschild, 1971) and compared them with species already described by Wagner, 1938; Lumaret, 1962; Klein, 1965 a & b, Klein & Grenier, 1965; Klein, 1967; Klein & Grenier, 1969. Species of the genus *Paractenopsyllus* Wagner, 1938 : *P. kerguisteli* Wagner, 1938, *P. pauliani* Lumaret, 1962, *P. grandidieri* Klein, 1965, *P. petiti* Klein, 1965, *P. viettei Klein*, 1965, *P vauceli* Klein, 1965, *P. randrianasoloi* Klein, 1968 and *P. albignaci* Klein, 1968, were compared with specimens kept in the "Institut pour la Recherche et le Développement" (IRD, ex-O.R.S.T.O.M.) Montpellier, France. We present here the description of five additional species. We then discuss the respective place of these species among the other members of the genus.

Deposition of types

Holotypes and allotypes deposited in the IRD Center of Montpellier, France where the most important collection of types of this genus are kept. Paratypes deposited in the Field Museum of Natural History, Chicago, USA where many of the hosts collected during the campaign were deposited. Other paratypes in the Pasteur Institute of Madagascar, in the Pr J.-C. Beaucournu (Université Rennes, France) and author's collection.

Description of implicit attributes

Unless indicated otherwise, the following attributes are implicit throughout the full descriptions.

Head

Frontal tubercle situated a little below the middle of the frons in the male and lower in the female. Submarginal row of frons is composed of 9-10 bristles. Six long bristles in the male and 4 in the female above the mouthparts. Genal ctenidium composed of two spines, the upper markedly longer than the lower. One stout bristle inserted behind the clypeus above the insertion of maxillary palps. The genal process apically dilated in the two sexes, the apex more broad and rounded in females. Eye relatively large and sinuate on its inferior and internal margins. Occipital chaetotaxy composed of four occipital rows of bristles including a sub-marginal posterior row ; one unique bristle at the postero-inferior angle of the occiput. Labial palps extending to the middle of the coxa I or a little beyond.

Thorax

Prothorax with 2 rows of bristles. The length of the spines of the pronotal comb is shorter than the width of the prothorax. Mesothorax with 5, rarely 4 rows of bristles and with 2 dorsal and 1 ventral pseudosetae. Metathorax with 4-5 rows of bristles, the anterior row sometimes composed of only 1 fine bristle. As on the mesothorax, length of bristles increasing backwards. On the posterior margin 0-2 marginal spinelets (1 per side). Metepimeron with 3 rows of bristles. False tibial combs present.

Abdomen (unmodified segments)

First segments with three rows, the principal and posterior composed of 9 bristles, one marginal spinelet on each side. On the others segments: 2-3 rows without bristles beneath the stigmata on 7th segment in females. Three antesensilial bristles (ratio further given by sexe and starting from the most dorsal). Sternite II with 1 bristle on each side. Tergite VIII of male with 3 long bristles. Precise chaetotaxies of occipital, thoracic and abdominal unmodified segments will be further described. Sizes were measured on slide-mounted specimens.

Paractenopsyllus rouxi n. sp. (in MS)

(Figs 18-25)

Material examined

Holotype male, on the endemic rodent *Eliurus majori* Thomas, 1895 (FMNH 167635), Madagascar, Fianarantsoa, Ambalavao, Sandrisoa forest (47°02'E, 22°10' S), 1600m, Dec. 1999, Lala Andrianaivolambo and S. M. Goodman leg. Allotype female on the same host. Paratypes: On *E. majori*: 1f, Madagascar, Fianarantsoa, Ambalavao, Andringitra National Park (46°58'E, 22°11'S), 1625m, Dec. 1993, B. O'Connor and S. M. Goodman leg. On the endemic rodent *Eliurus tanala* Major 1896: 2m, 3 f, Andringitra National Park (46°58'E, 22°13'S), 1210m, Dec. 1993, B. O'Connor and S. M. Goodman leg. ; 1m, Sandrisoa forest (46°01'E, 22°08'S), 1300 and 1600m, Dec. 1999, Lala Andrianaivolambo and S. M. Goodman leg. On the endemic striped and spiny tenrec *Hemicentetes nigriceps* Günther, 1875: 3m, Antananarivo, Ambositra, Ankazomivady forest (47°10'E, 20°45'S), 1670m, Jan. 1998 J.-B. Duchemin, J.-M. Duplantier and S. M. Goodman leg. On the black rat *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758): 2f, same site as immediately above.

Hosts and distribution

All of the endemic rodent hosts recorded for *P. rouxi* (in MS) belong to the genus *Eliurus* Milne-Edwards, 1885. The main species are *E. majori* and *E. tanala.* Other hosts are endemic hedgehog tenrecs of the sub-family Tenrecinae: *H. nigriceps* and *Setifer setosus* (Schreber, 1777). Black rats *R. rattus* are obviously secondary hosts. All sites of collection are situated south of the latitude 20°S and correspond to the southern part of the central highlands. Elevations range from 1200m to 1670m ; the lower elevations are the more southern.

Etymology

This species is named for J.-F. Roux, Director of the Pasteur Institute of Madagascar during the recent field studies of plague in the Malagasy forests.

Diagnosis

This species is close to *P. grandidieri* and *P. randrianasoloi* with which it shares the large size and a pronotal comb with numerous spines. As well, 7th sternite of the female bears only one lobe on it posterior margin. However this lobe reaches the inferior margin of the sternite and beyond with a massive rounded apex in *P. rouxi* n. sp. (in MS). The male is separable by the shape of the dorsal lobe of the phallosome and the hamulus.

Description

Head (Fig. 18 male, Fig. 19 female)

No bristle of the frontal row thickened, the lower submarginal bristle often thin, or minute. The genal process with a concave superior margin. Occipital chaetotaxy as shown in figures 17 for male and 18 for female.

Thorax

The pronotal comb composed of 31 to 35 spines in the males, and 33 to 36 in females.

Abdomen (unmodified segments)

Antesensilial bristles ratio of male: 0,4/1/0,3 and female: 0,4/1/0,9.

Modified male segments

Tergite VIII with a straight or rarely convex upper margin with an apical angle of about 50° and curved dorsad. Sternite VIII (Fig. 20) with a slightly concave superior margin. The apical margin sinuate with a convex, rounded dorsocaudal angle bearing 5 (4-6) long bristles, with the uppermost thiner and a lightly concave lower half bearing 2-3 long bristles near the caudoventral angle. Laterally 3-4 long bristles aligned obliquely forward and downward and sometimes one thiner anterior bristle. Nine to 15 bristles near the inferior margin on the posterior half of the sternite.

Clasper (Fig. 21): Basimere with a well-marked acetabulum and the upper portion of the posterior margin slightly concave. Telomere long, moderately curved, the upper third widened with a rounded apex at the level or slightly beyond the apex of basimere. Setation well developed only on the upper third of the posterior margin.

Sternite IX (Fig. 22): Trapezoidal apical dilatation of proximal arm with a convexity on the upper margin of horizontal portion. Distal third dilated apically with a convex posterior margin bearing a patch of about 20 bristles extending to the lateral surface, with a few hairs on the anterior margin. The apex is extended cephalad by a neck and a basially rounded vertical distal lobe with a sharpened apex.

Phallosome (Fig. 23): Apex of dorsal lobe regular and rounded, extended by a ventral lobe laterally and by two lobes wrapping the apex of hamulus. Hamulus robust with a strong distal arm that is vertically striped, its apex curved forward beneath the ventral lobe of phallosome. Endotendons extending cephalad beyond the tip of the broad lamina media.

Modified female segments

Sternite VII (Fig. 24): with a lobe on the posterior margin, it apex large and rounded, extending caudoventrally beyond the inferior margin of the sternite. Its inferior margin with a concavity directed downward. It has a principal row of 5-7 strong submarginal setae with 9-14 anterior thiner bristles. Anal stylet variable (ratio L/l 2.1 – 3.7).

Spermatheca (Fig. 25): Bulga elongated (ratio L/l = 1.75), it superior margin convex, its inferior margin slightly straight, especially near the duct. Hilla shorter than the bulga (ratio H/B=0.8). Ductus bursae S-shaped. Perula rounded, markedly sclerotized in it dorsal half.

Size

Male 3.1 – 3.5 mm, female 3.5 – 3.9 mm

Paractenopsyllus ratovonjatoi n. sp. (in MS)

(Figs 26-33)

Material examined

Holotype male, on the shrew-tenrec *Microgale taiva* Major, 1896 (FMNH 172596), Antsiranana, Andapa, Marojejy National Park (14°26' S, 49°37'E), 1175m , Oct. 2001, J. Ratovonjato and S. M. Goodman leg. Allotype female on the same animal. Paratypes: on *Microgale gymnorhyncha* Jenkins, Goodman & Raxworthy, 1996 : 1m, same locality and date and from *Microgale talazaci* Major, 1896 : 1 f, same locality and date.

Hosts and distribution: All the hosts recorded for *P. ratovonjatoi* (in MS) are shrew-tenrecs of the genus *Microgale* Thomas, 1882. The main species are *M. taiva*, *M. talazaci* , *M. cowani* Thomas, 1882, *M. dobsoni* Thomas, 1884 and more rarely *M. gymnorhyncha* and *M. fotsifotsy* Jenkins, Raxworthy & Nussbaum, 1997. The second collection site is situated a few kilometres south of the type collection site (14°31'S, 49°25'E) in a forest at elevations ranging from 1250 to 1450m.

Etymology

This species is named for Dr. Jocelyn Ratovonjato, medical entomologist from the Pasteur Institute of Madagascar.

Diagnosis

This species is unique in the genus *Paractenopsyllus* but may be placed close to *P. petiti* due to the numerous spiniform frontal bristles. Immediately separable from it by the male parameres and the shape of female sternite VII.

Description

Head (Fig. 26 male, Fig. 27 female)

About five frontal bristles near the frontal tubercle are markedly spiniform, the others thickened. The upper spine of genal ctenidium moderately curved upward, especially on the inferior margin. Occipital chaetotaxy as shown in drawings.

Thorax

The pronotal comb composed of 23 to 25 spines, the ventral teeth longer than the dorsal ones, almost reaching the width of the inferior part of prothorax. No marginal spinelets on the posterior margin of metathorax.

Abdomen (unmodified segments)

One spinelet on each side on the 2 nd to 5th segments in males and from the 2 nd to the 4 th in females. Antesensilial bristles ratio male: 0,35/1/0,5 and female: 0,3/1/0,9.

Modified male segments

Tergite VIII with a short and convex upper margin and a large rounded apical angle. Sternite VIII (Fig. 28) subquadrangular with a notch on the caudoventral angle. Two long thin bristles at the upper angle with 2 stronger long bristles laterally. Two long strong bristles on the ventral angle with 8-10 shorter bristles near the notch in the caudoventral margin.

Clasper (Fig. 29): basimere immediately separable from that of other *Paractenopsyllus* by the sclerotized recurvated postero-dorsal angle, opposing the apex of the telomere and forming two sides of a strong pincer. Posterior border of the basimere markedly convex at the level of the acetabulum with a single thin acetabular bristle. The vertical portion of the manubrium bears a notch on the third superior portion of the anterior border. Telomere robust and straight, the anterodorsal angle curved cephalad, sclerotized and beak-shaped. A fine vertical row of small bristles on the external face.

Sternite IX (Fig. 30): distal third with a regular row of 9 marginal bristles on the straight cephalic border. A large patch of about twenty fine bristles on the upper two-thirds of the posterior border and the lateral surface. The apex narrow with a distal lobe situated inside both the vertical part of sternite IX and the hamulus. This distal lobe is laterally flattened and fan-shaped caudally.

Phallosome (Fig. 31): characterized by a large and triangular dorsal lobe ending in a narrow, rounded apex. Hamulus with a neck closely articulated with the distal lobe of the sternite IX, smooth in its posterior part with a convex anterior margin. Endotendons extending beyond the tip of the broad lamina media with a 180° angle.

Modified female segments

Sternite VII (Fig. 32): apical border with two notches and two lobes. The upper lobe broad and rounded, the lower triangular and sharp (angle of apex about 30-45°) separated by a broad, open notch, the lower notch shorter and rounded with a superior border weakly deflected downwards. The apex of the lower lobe projecting beyond the ventroapical angle of the sternite VII. It has a principal row of five strong submarginal bristles extending beyond the posterior margin and about ten thiner bristles forwards. Anal stylet elongate (ratio L/l >= 3), the ventral bristle inserted between the two halves. Spermatheca (Fig. 33): Bulga sub-spherical (ratio L/l = 1.2), hilla little arched and about as long as the bulga. Ductus bursae with almost 4 curves, perula very narrow and poorly sclerotized.

Size

Male 2.6-2.7 mm, female 2.5-2.7 mm.

Paractenopsyllus duplantieri n. sp. (in MS)

(Figs 34-41)

Material examined

Holotype male, on the shrew-tenrec *Microgale taiva* (FMNH 166176), Antananarivo, Ambatolampy, Ankazomena forest (47°50'E, 19°42' S), 1400m , Jan. 1999, J.-M. Duplantier, J.-B. Duchemin and S. M. Goodman leg. Allotype female on a shrew-tenrec *Microgale longicaudata* Thomas, 1882 (SMG 10555) caught at the same date and locality. Paratypes: On the same host as holotype : 1m, same locality. On the same host as allotype : 2m, same locality. On a shrew-tenrec *M. cowani*: 1f, same locality. On a shrew-tenrec *M. taiva* : 1f, same locality.

Hosts and distribution

All the hosts recorded for *P. duplantieri* (in MS) are from shrew-tenrecs of the subfamily Oryzorictinae. The main species are *Microgale taiva*, *M. cowani*, *M. longicaudata*, *M. dobsoni* Thomas, 1884 and more rarely *M. thomasi* Major, 1896, *M. drouhardi* G. Grandidier, 1934, M. *fotsifotsy* Jenkins *et al*., 1997, *M. soricoides* Jenkins, 1993 and the mole-like tenrec *Oryzorictes hova* A. Grandidier, 1870. A second site of collection is situated at a lower

elevation (1100m) in the Vinanitelo forest Fianarantsoa, Vohitrapeno, Ambodivohitra (47°29' E, 21°46'E).

Etymology

This species is named for J.-M. Duplantier, mammalogist from IRD.

Diagnosis: This species is unique in the genus *Paractenopsyllus* because of the shape of the basimere of the clasper and by the sternite VIII of the male. Its small size and poorly developed abdominal setation could be helpful for recognition in the two sexes.

Description

Head (Fig. 34 male, Fig. 35 female)

Submarginal row of frons is composed of 8 bristles of which the nearest to the frontal tubercle is often thickened. Five long bristles above the mouthparts in the female. The two spines of the genal comb are very close together and often slightly crossed in the males. Occipital setation as shown. Genal process with a convex superior margin.

Thorax

The pronotal comb is composed of 24 or 25 spines. Antesensilial bristles length ratio of male: 0,35/1/0,4 and female: 0,3/1/0,9.

Modified male segments

Tergite VIII with a straight dorsal margin and an apical angle mostly less than 90°. Sternite VIII (Fig. 36) with a sinuate dorsal margin. The narrow caudal apex bearing 6-7 long bristles with a thiner bristle on the upper angle. Laterally 0-2 long bristles and 1-2 long bristles near the inferior margin with 1-5 thiner anterior bristles.

Clasper (Fig. 37): Basimere immediately separable from that of other *Paractenopsyllus* by the relative length of the manubrium and the angle between the horizontal and vertical branches. Telomere very short and curved with a rounded apex.

Sternite IX (Fig. 38): the proximal arm with a large quadrangular proximal dilation with a posterior and upper rounded angle and an apical beak-shaped projection. Distal third easily separable with a large lobe on the posterior margin bearing about 20 bristles, of which the two upper are markedly longer and curved upwards. The apex is extended interiorly by a

constriction and a very dilated distal lobe which bears three minute hairs on its posterior angle on the internal surface.

Phallosome (Fig. 39): apex of dorsal lobe large and rounded, extended by a ventral and posterior lobe with a square apex. Hamulus with the distal arm dilated with its caudoapical angle rounded and curved forming a globe-shaped lobe like a backwards-looking bird. Endotendons extending beyond the tip of the broad lamina media.

Modified female segments

Sternite VII (Fig. 40): apical border with two lobes. The upper lobe broad, asymmetrical and rounded, the lower shorter and rounded (angle of apex about 30-45°) separated by a triangular (near or below 45°) notch ; no real notch below the inferior lobe, it apex extending beyond the right angle of the inferior margin of the sternite VII. With a principal row of 2-3 strong submarginal bristles extending beyond the posterior margin subtending by two thiner bristles. Anal stylet variable (ratio L/l 2.5 – 3.5). Spermatheca (Fig. 41): Bulga sub-spherical (ratio L/l = 1.25), hilla slightly longer than bulga and broad (ratio L/l = 2). Ductus bursae divided into two portions by a sclerotized angle, the inferior one with a single concave backward curve, the upper one as a question mark and more sclerotized than the proximal portion. Perula oval, elongated and poorly sclerotized.

Size

Male 1.8-2.0 mm, female 2.1-2.4 mm

Paractenopsyllus juliamarinus n. sp. (in MS)

(Figs 42-49)

Material examined

Holotype male, on a shrew-tenrec *Microgale cowani* (n° SMG 10916), Madagascar, Antsiranana, Antanambao, Manongarivo, (48°25'E, 14°01' S) , 1600m , Mar. 1999, S. M. Goodman leg. Allotype female on the same animal. Paratypes: On the same host as the holotype : 1 f. On a shrew-tenrec *M. longicaudata*: 1m, same locality. On a shrew-tenrec *M. dobsoni*: 1f, same locality.

Hosts and distribution

all the hosts recorded for *P. juliamarinus* (in MS) are endemic shrew-tenrecs of sub-family Oryzorictinae belonging to three species; *M. cowani*, *M. longicaudata* and *M. dobsoni*. One unique specimen has been caught on an endemic rodent *Eliurus grandidieri* Carleton & Goodman, 1998. All three collection sites are between 1200 and 1600m and are situated in the northern highlands: Betaolana (49°25'E, 14°36'S), Anjanaharibe-Sud (49°25E, 14°45'S) and Manongarivo (48°25'E, 14°01'S).

Etymology

this species is named for my two first children Julia and Marin who supported their father's interest in fleas.

Diagnosis

This species shares many characteristics with *P. duplantieri* (in MS): for example, small size, poor setation and five bristles behind the frontal row in the female. However it can be clearly differentiated by genital characters and undoubtedly constitute a different species.

Description

Head (Fig. 42 male, Fig. 43 female)

Submarginal row of frons composed of 8 bristles of which the one nearest the frontal tubercle is often thickened. Five long bristles in the female above the mouthparts. The two spines of genal comb are very close and often slightly crossed in males. The genal process with a convex dorsal margin. Occipital chaetotaxy as shown in drawings.

Thorax

Pronotal comb composed of 24 or 25 spines.
Antesensilial bristles ratio of male: 0,3/1/0,4 and female: 0,26/1/0,9.

Modified male segments

Tergite VIII with a straight upper margin and an acute apical angle of about 50°. Sternite VIII (Fig. 44) with a short, straight dorsal margin. The caudal margin has a rounded upper angle and two lobes : one median , slightly convex and bearing about 3-5 thin bristles and one long, strong bristle, and one lower lobe. The lower angle, strongly is convex, extends backwards

and bears 4-5 long, flexible bristles. Laterally the sternite VIII bears 2-3 long bristles between the two lobes and 4-7 shorter ones cephalad.

Clasper (Fig. 45): basimere immediately separable from that of other species by the long manubrium with an extremely tapered apex. The fixed process is relatively long with a rounded apex and the acetabular bristle is short and inserted at about the half of the height of this process. Telomere is slightly curved with a dilated apex. Sternite IX (Fig. 46): the proximal arm shows a quadrangular and massive apical dilatation. The distal arm carries a large lobe with a straight posterior margin bearing about 15 bristles, of which the upper two are markedly longer. The apex is extended interiorly by a constriction and a dilated distal lobe with an upper convex margin and a concave lower margin. Phallosome (Fig. 47): Apex of dorsal lobe large and rounded, bearing a dorsal lobe that is weakly sclerotized. Hamulus with a dilated distal arm and a sharp apex.

Modified female segments

Sternite VII (Fig. 48). Apical border with two elongated lobes with deflected apecies. The upper concavity is roughly quadrangular and the lower one triangular, with an internal angle of about 45°. It has a principal row of 5 strong submarginal bristles which the upper is markedly thiner and two bristles forwards. Anal stylet variable (ratio L/l 2.1 – 3.2). Spermatheca (figure 49): bulga sub-spherical (ratio L/l = 1.25), hilla a little bit longer than the bulga and very broad (ratio L/l = 2). Ductus bursae drawing 4 curves without sclerotized angle. Perula oval, elongated and poorly sclerotized, the junction with the ducti spermathecae directed upwards.

Size

Male 2.1-2.4 mm, female 2.2-2.7 mm

Paractenopsyllus gemelli n. sp. (in MS)

(Figs 50-57)

Material examined

Holotype male, on *Eliurus myoxinus* Milne-Edwards, 1885 (FMNH 172606), Madagascar, Antsiranana, Andapa, Marojejy National Park, Bemanavy forest (49°36’E, 14°26’S), 810m,

Oct. 2001, S. M. Goodman and J.-B. Duchemin leg. Allotype female on the same animal. Paratypes: on the same host as holotype and allotype :3m, 1f. On *E. myoxinus*: 4m, 4f, same collection site.

Hosts and distribution

All hosts recorded for *P. gemelli* (in MS) belong to the *Eliurus* genus. The higher flea index was recorded on *E. myoxinus*. Others specimens were taken on *E. grandidieri*, *E. tanala* and *E. webbi* Ellerman, 1949. The site of collection is situated in the northern mountains of Madagascar at a very narrow range of elevation. Only one specimen has been taken from other than the type-site at 400m higher.

Etymology

This species is named for my two twin children.

Diagnosis

Although the mean size of this species is a bit smaller, this species is close to *P. randrianasoloi* Klein, 1968 sharing a hook-shaped dorsal lobe of the phallosome and one unique lobe of the sternite VII of the female. This lobe is smaller than *P. randrianasoloi*. The bulga of the spermatheca is regular with parallel sides while *P. randrianasoloi* has an ovoid bulga with a posterior apex. The perula of *P. gemelli* (in MS) is more vertically oval than the rounded one of *P. randrianasoloi* . The shape of the apex of the phallosome and the straighter apical border of the sternite VIII of *P. gemelli* (in MS) complete differences with male *P. randrianasoloi*.

Description

Head

(Fig. 50 male, Fig. 51 female)

The 2-5 sub-marginal frontal bristles near the tubercle are modified. Six, exceptionally 7, long bristles in the male above the mouthparts. Exceptionally one thiner spine above the two usual spines in the genal comb. The genal process is apically rounded in both sexes and bears a concave dorsal margin. Occipital chaetotaxy as in drawings.

Thorax

Pronotal comb composed of 31 or 32 spines in the males and 33 or 34 in females. Antesensilial bristles ratio of male: 0,3/1/0,4, female: 0,4/1/0,9, the lower bristles being slightly but constantly bigger than the superior one in both sexes.

Modified male segments

Tergite VIII with a convex, rarely straight, upper margin with an apical angle about 90°, rarely blunted and rounded. Sternite VIII (Fig. 52) with a straight or moderately concave dorsal margin. The apical margin curved with the lower and upper angles markedly rounded. Three strong long bristles along the upper half of the posterior margin beneath 2-3 thiner bristles on the upper angle. An elongated patch of about a dozen long bristles along the ventral margin of sternite VIII terminated by 2-3 (exceptionally 1) on the caudoventral angle. Laterally an oblique row of 3- 4 (exceptionally 2) long bristles from the upper apical angle down and forward with 1-6 anterior finer bristles.

Clasper (Fig. 53): basimere slightly elongated with a rounded apex, the vertical arm of the manubrium with a hump near the junction with the dorsal and horizontal portion and a more or less marked tubercle on this angle. Telomere long and straight, widening in the distal quarter, apex extending beyond the tip of the basimere and markedly rounded on its posterior angle. Setation limited to the upper third of the posterior margin.

Sternite IX (Fig. 54): elongated apical dilation of the proximal arm, distal third with an elongated triangular shape. Posterior margin lightly convex with a patch of about 20 fine bristles, 1-2 longer near the caudoapical angle.

Phallosome (Fig. 55): anterior margin moderately convex, hook-shaped dorsal lobe with broad, rounded ventral lobe. The hook of the apex is short and often blunted, ventral lobe about twice as long as the width of the hook. Distal part of the hamulus robust, elongated and club-shaped, longitudinal stripes near the posterior margin and the anterior border convex. Endotendons extending beyond the tip of the broad lamina media.

Modified female segments

Sternite VII (Fig. 56) a small rounded lobe on the posterior margin reaching the more anterior bristles of the sternite VIII, the posterior margin sinuate or moderately convex above. The lower notch small and rounded. It bears a main row of 5 long sub-marginal bristles, with 7-12 thiner bristles dorsally. Anal stylet moderately elongated (ratio L/l 2.2 – 2.6). Spermatheca

(Fig. 57): bulga elongated (ratio L/l = 1.8). Hilla lightly shorter than the bulga (ratio H/B=0.85) with a rounded apex and frequently a visible papilla. Ductus bursae S-shaped. Sclerotized perula reniform, about twice as high as wide (ratio : 1.7).

Size

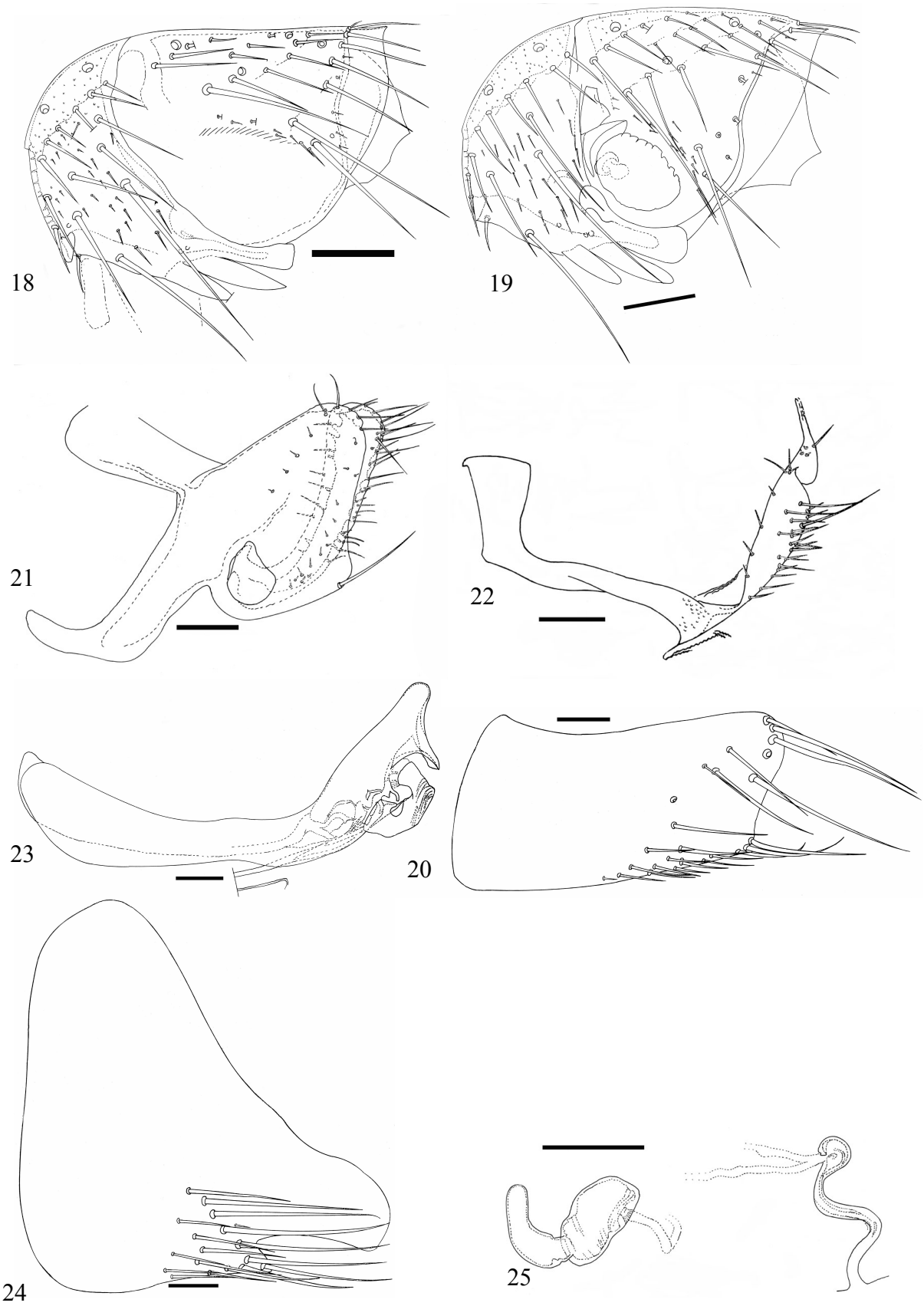
Male 2.8 – 3.3 mm, female 3.3 – 3.6 mm

Discussion

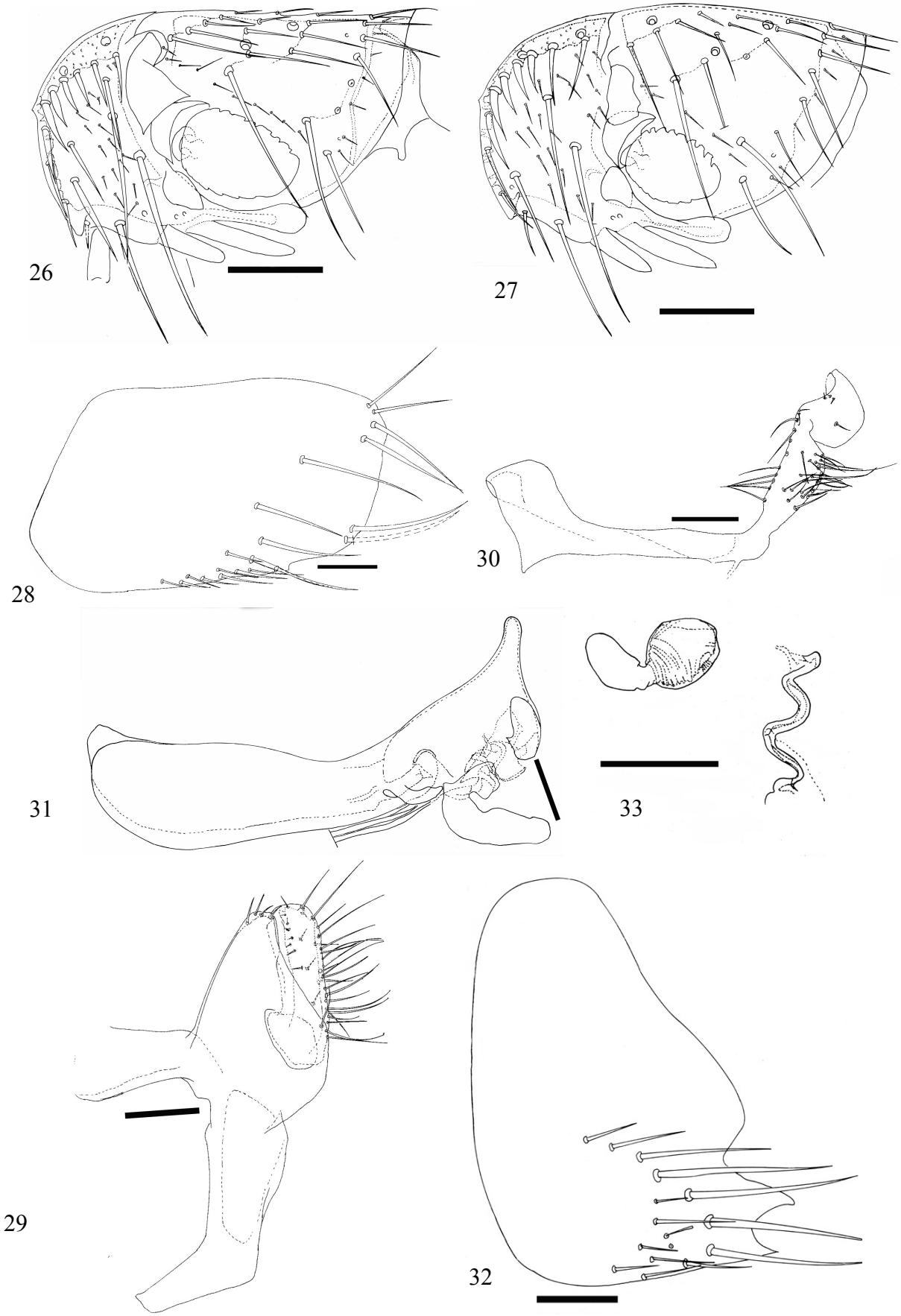
These five new species increase the number of species of *Paractenopsyllus* cited by Beaucournu & Fontenille (1993) to 13. It is noteworthy this genus radiated on Madagascar albeit its biotopes are limited to mid-high elevation rainforests. Among these new species the host range seems to be directed either to Microgale insectivores (*P. ratovonjatoi* (in MS), *P. duplantieri* (in MS), *P. juliamarinus* (in MS)) or to Eliurus rodents (*P. rouxi* (in MS), *P. gemelli* (in MS)). The limited number of specimens do not allow a clear definite host profile but the interaction with the host may be a way of speciation. For several species another hypothesis to be studied is the altitudinal stratification (*P. gemelli* (in MS) and *P. ratovonjatoi* (in MS)). Two species show remarkable morphological and ecological connections: *P. duplantieri* (in MS) and *P. juliamarinus* (in MS). The distribution of these two species are quite distant and may be explained by isolation with relief secondary to climatic events. Endemic Leptopsyllines of Madagascar appear as a very homogenous group. It may be of great interest in speciation process studies to define which mechanisms are involved among host-parasite interactions or bioclimatic factors.

Acknowledgements:
Funded by the Ministry of Health of Madagascar (credit IDA-World Bank), the WWF and the Pasteur Institute of Madagascar. Authorization for field studies was provided by the ANGAP and Direction des Eaux et Forêts de Madagascar. We thank Dr Suzanne Chanteau, manager of the plague program of the IPM, Jean-Felix Roux and Philippe Mauclère, successive directors of the Pasteur Institute of Madagascar for encouraging field and taxonomic works on fleas. We thank Jacques Brunhes (IRD, Montpellier, France), Barry O'Connor (Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, USA) and Jean-Claude Beaucournu (Faculté de Médecine, Rennes, France) for helpful discussions and providing several specimens. Special

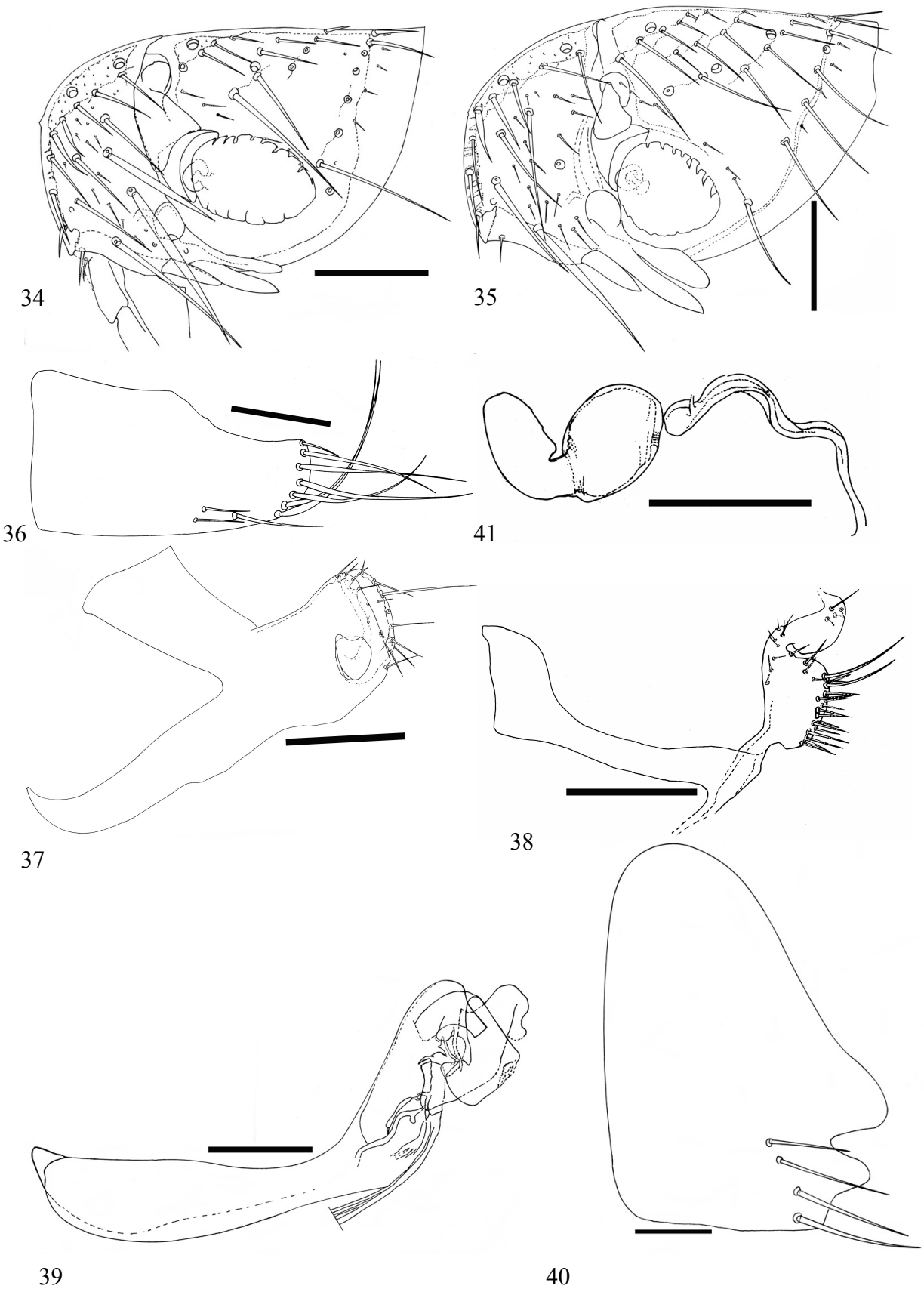
thanks to Harald Schütz, Vohangy Soarimalala (Université d'Antananarivo, Madagascar), Lala Andrianaivolambo (IPM) for collecting mammals and to all the technical staff of the Entomology Laboratory of the Pasteur Institute of Madagascar.



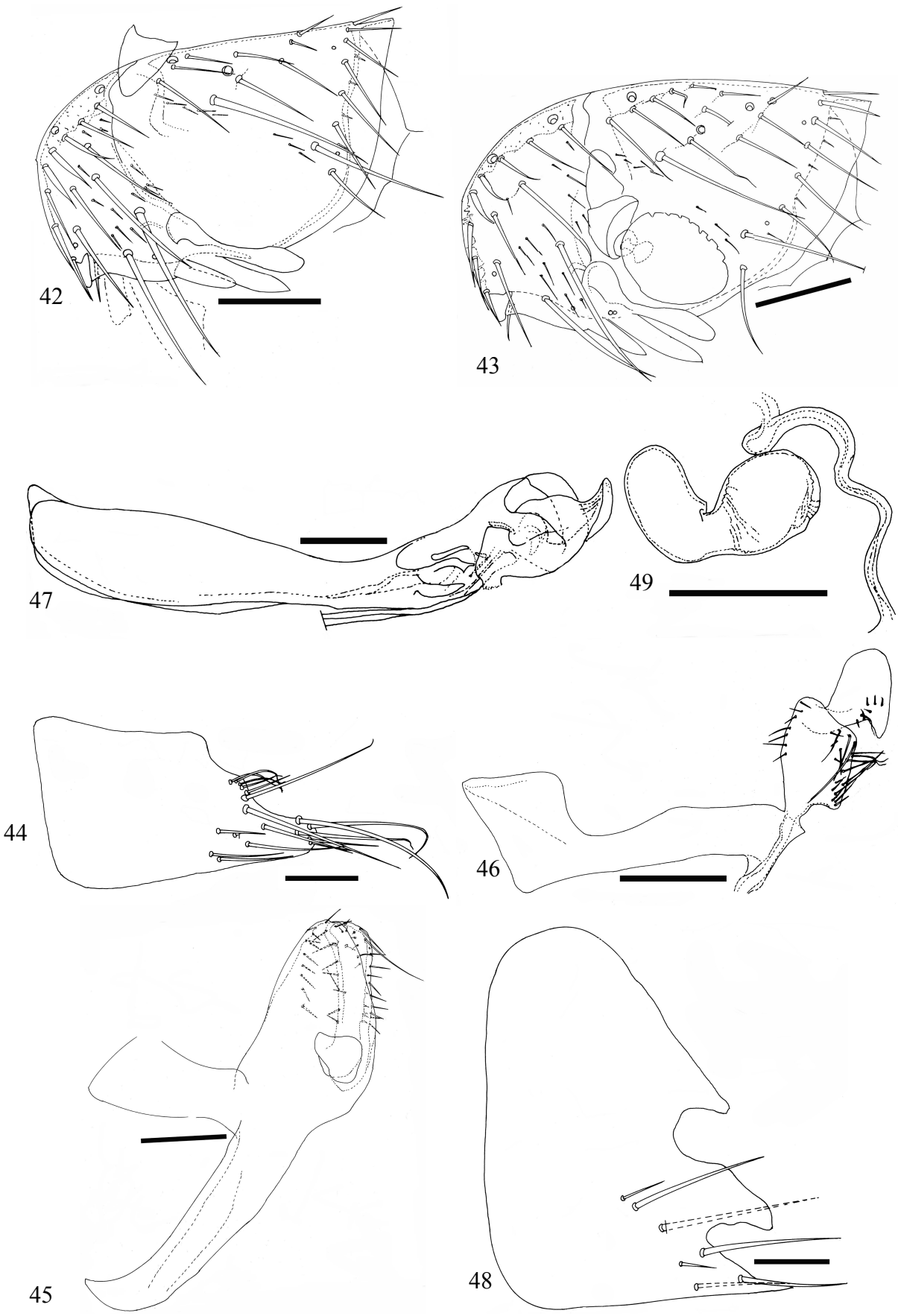
Figures 18-25. – *Paractenopsyllus rouxi* n. sp (in MS). Echelle = 0.1 mm



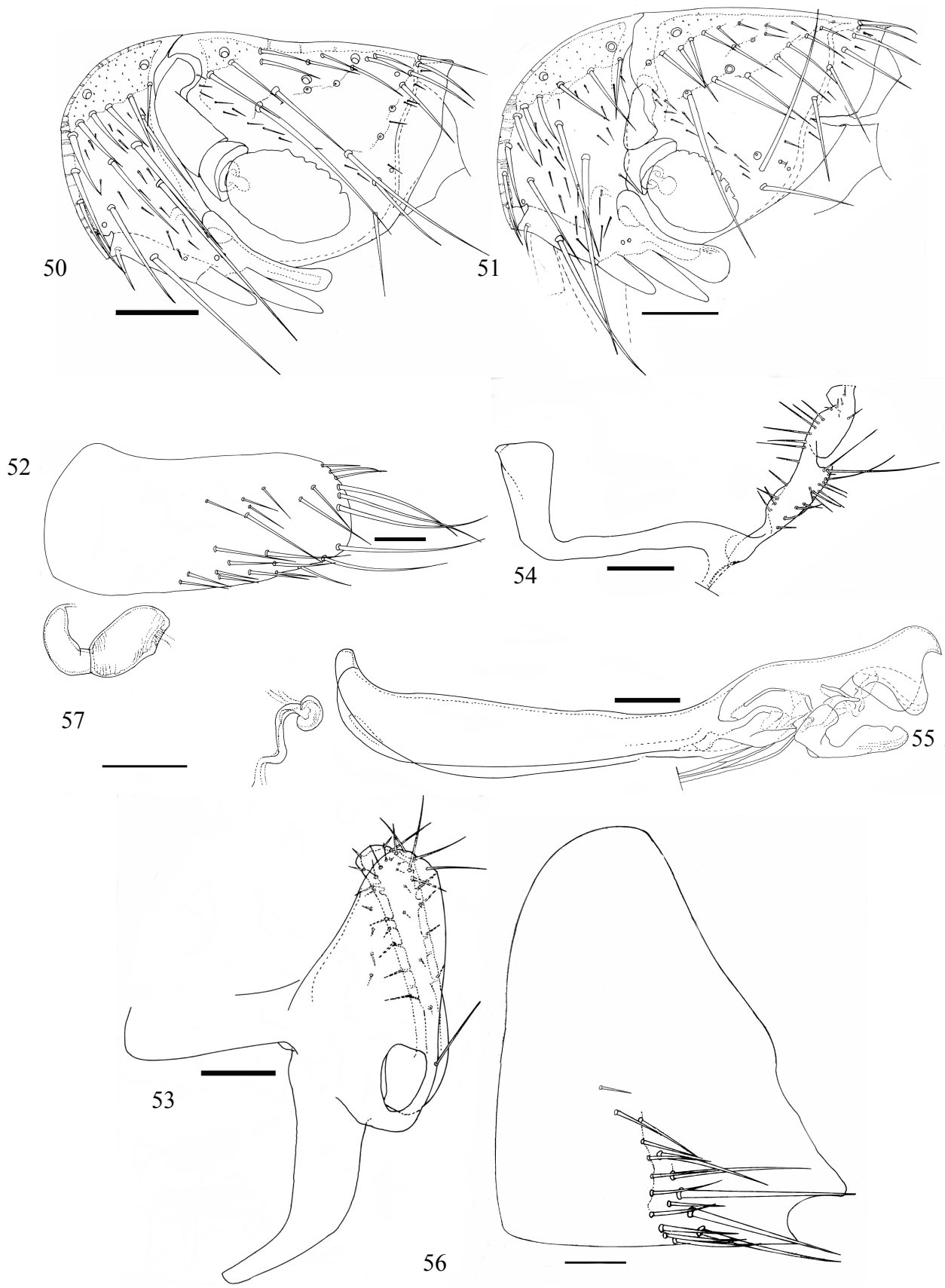
Figures 26-33 – *Paractenopsyllus ratovonjatoi* n. sp. (in MS). Echelle = 0.1 mm



Figures 34-41 – *Paractenopsyllus duplantieri* n. sp. (in MS). Echelle = 0.1 mm



Figures 42-49 – *Paractenopsyllus juliamarinus* n. sp. (in MS). Echelle = 0.1 mm



Figures 50 à 57 – *Paractenopsyllus gemelli* n. sp. (in MS). Echelle = 0.1 mm

Description de trois nouvelles espèces de *Paractenopsyllus* (Siphonaptera : Leptopsyllinae) de Madagascar.

Description of males of three new species of *Paractenopsyllus* genus (Siphonaptera : Leptopsyllinae) from Madagascar.

Summary

The males of three new and rare species of the Malagasy endemic genus *Paractenopsyllus* Wagner, 1938, are described. *Paractenopsyllus beaucournui* (in MS), *P. oconnori* (in MS) and *P. raxworthyi* (in MS) have been collected on endemic small mammals and the black rat. As for others species of the genus, biotopes are rain-forests of the central highlands or the northern mountains of Madagascar. Two of the described species were collected at elevations lower than typical for the genus and below the limits of the highland bioclimatic zone. Morphological affinities between these new species and those already described provide taxonomic framework for the genus. An updated identification key is provided for the diagnosis of all the 20 Malagasy species of Leptopsyllinae.

Résumé

Les mâles de trois nouvelles espèces rares de *Paractenopsyllus* Wagner, 1938, genre endémique de Madagascar, sont décrits. *Paractenopsyllus beaucournui* (in MS), *P. oconnori* (in MS) et *P. raxworthyi* (in MS) ont été collectées à partir de micromammifères endémiques de Madagascar (excepté un rat noir) et comme les autres espèces du genre, les biotopes de récolte se situent au sein des forêts des hautes terres centrales ou des massifs du Nord de l'île. Deux des trois espèces décrites ont été récoltées à des altitudes relativement basses pour le genre, à la limite de la zone écoclimatique des hautes terres. Les affinités morphologiques entre ces nouvelles espèces et celles déjà décrites permettent des rapprochements taxonomiques. Une clef de détermination des 20 espèces de Leptopsyllinae malgaches est présentée.

Mots clés: *Paractenopsyllus*, espèces nouvelles, Madagascar

Introduction

Plusieurs prospections récentes d'inventaire faunistique dans les forêts malgaches (Goodman, 1996, 1998) ont permis la description de plusieurs nouvelles espèces de puces du genre *Paractenopsyllus* Wagner, 1938 appartenant à la sous-famille des Leptopsyllinae (Duchemin, 2003 et *sous presse*). La radiation spécifique de ce genre endémique est forte sur Madagascar, île-continent. Nous présentons ici la description des mâles de trois nouvelles espèces qui augmente le nombre d'espèces du genre à 17. Les places respectives des 3 espèces ici décrites au sein du genre sont discutées ainsi que les limites de la technique de prospection utilisée.

Paractenopsyllus beaucournui n. sp. (in MS)

Matériel examiné

Un seul spécimen mâle holotype récolté sur un rat noir *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) (N° BMOC 95 203-083), dans le massif d'Anjahanaribe-Sud (49°26.5'E, 12°44.5' S), Madagascar, province d'Antsiranana, Madagascar, à une altitude de 1550 m , en novembre 1994, par Barry O'Connor.

Etymologie

Cette espèce est nommée d'après le Professeur Jean-Claude Beaucournu, de l'Université de Rennes, France, qui, patiemment, a guidé nos pas sur le chemin peu fréquenté de la taxonomie des puces.

Dépôt du type

Holotype déposé dans les collections du Field Museum of Natural History, Chicago, USA.

Diagnose

Cette espèce est remarquable parmi les espèces du genre *Paractenopsyllus* par ses petits peignes dorsaux sur les quatre premiers tergites abdominaux. Seul *P. viettei* Klein, 1965 porte parfois plus d'une spinule marginale par côté et par segment, mais se différencie de *P. beaucournui* (in MS) par ses caractères sexuels (sternite IX et phallosome).

Description

Tête (Fig. 58)

Tubercule frontal situé un peu en dessous du milieu du front. La rangée frontale est composée de 6 soies dont les deux plus basses sont épaissies mais non spiniformes et de 3 soies sub-marginales. Six soies longues au dessus des pièces buccales chez le male. Le peigne génal est composé de deux épines. Une soie est insérée derrière le clypeus au dessus de l'insertion des palpes maxillaires. L'œil est sinueux dans sa partie interne et inférieure. Quatre rangs de soies occipitales incluant un rang sub-marginal de 7 soies , un antérieur de 4, un moyen de 2 et un postérieur de 5 soies, avec une soie unique dans l'angle postéro-inférieur de l'occiput. Les palpes labiaux atteignent le milieu de la hauteur de la coxa I.

Thorax

Prothorax avec 2 rangées de soies, l'antérieure composé de 12 soies pour les deux côtés, tout comme la rangée postérieure qui porte des soies plus longues. Le peigne pronotal se compose de 26 épines. Mésothorax avec 4 rangs de soies et trois pseudo-soies, deux dorsales et une ventrale. Métathorax avec 5 rangées de soies. Quatre spinules marginales sur le bord postérieur (deux de chaque côté). Métépiméron avec trois rangées de soies, une antérieure de 4, une moyenne de 4 et une soie postérieure. Faux peigne tibial présent et composé de 13 soies fortes et 3 soies plus longues.

Abdomen (segments non modifiés)

Premier tergite avec trois rangs, le principal et postérieur composé de 10 soies, 4-5 spinules marginales de chaque côté, formant une petit peigne dorso-latéral. Sur les autres segments : 3 rangs sur les 2ème et 3ème tergites et deux rangs du 4ème au 7ème , portant 13 ou 14 soies. Trois à quatre spinules marginales sur chaque côté des 2ème, 3ème et 4ème segments (4-4, 4-3,3-3 du 2ème au 4ème), formant d'autres peignes dorso-latéraux. Trois soies antépygidiales avec les rapports de longueurs suivants (en partant de la plus dorsale et la médiane étant prise comme dénominateur) : 0.36/1/0.36. Sternites: sternite II avec une soie de chaque côté ; sternite III-VI chacun avec une seule rangée de 2-3 soies avec 2-4 soies plus courtes en avant.

Segments modifiés

Tergite VIII avec trois longues soies, un bord supérieur avec une convexité bien marquée et un angle apical inférieur à 90°.

Sternite VIII (Fig. 59) avec un bord supérieur concave. Le bord apical est droit dans sa moitié supérieure puis dessine un angle très arrondi dans sa moitié inférieure. L'angle supérieur est à 90° et porte deux soies sub-marginales courtes et fortes. Deux à trois soies relativement longues dans l'angle inférieur, à distance du bord. Sur la partie latérale du sternite VIII, 5 soies longues sont disposées selon une ligne oblique vers le bas et l'avant de la moitié supérieure, tandis que 4 soies plus courtes prolongent cette rangée vers le bas. Environ une douzaine de soies courtes le long du bord inférieur.

Segment IX (Fig. 60). Manubrium court ; apex du basimère large et anguleux, dessinant une bosse sur le bord postérieur. Soie acétabulaire relativement courte.

Télomère court, s'élargissant nettement vers son extrémité dont la largeur est approximativement double de celle de la base. L'angle antérieur de l'apex du télomère est arrondi et projeté vers l'avant. Deux longues soies sur le bord postérieur du télomère, au niveau de la bosse sur le bord postérieur du basimère..

Sternite IX (Fig. 61). Branche proximale globalement concave vers le haut, avec la dilation proximale projetée vers l'avant, son bord supérieur se continuant avec le bord supérieur de la branche proximale principale, sans angle bien marqué. Branche distale avec une forme triangulaire à base supérieure. Seulement 5 soies sur le bord postérieur dont les trois supérieures sont particulièrement longues, dépassant l'extrémité du lobe distal.

Phallosome (Fig. 62). Plaque pénienne particulièrement large. L'apex du lobe dorsal est également large avec un lobe ventral peu marqué. Hamulus massif et large aussi bien sur son bras proximal que distal ; le bras proximal présente, sur son bord antérieur, des lobules entourant partiellement le bras distal du sternite IX.

Longueur

(insecte monté sur lame) : 2.85 mm.

Paractenopsyllus oconnori n. sp. (in MS)

Matériel examiné

Un spécimen male holotype, récolté sur *Eliurus tanala* Major, 1896 (N°: BMOC 94 0325 032), provenant du Parc National d'Andringitra (47°00'E, 22°14'S), province de Fianarantsoa, Madagascar à une altitude de 1000 m , en Novembre 1993, par Barry O'Connor.

Un spécimen male paratype, récolté sur *Eliurus webbi* Ellerman, 1949 (N°: BMOC 94 0325 035), provenant du même site, même date, même récolteur.

Etymologie

Cette espèce est nommée d'après Barry OConnor, acarologiste du Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, USA, qui m'a très aimablement fait parvenir ses spécimens de puces récoltées à partir de mammifères de forêts naturelles malgaches.

Dépôt des types

Holotype et paratype déposés dans la collection du Field Museum of Natural History, Chicago, USA.

Diagnose

Cette espèce est originale au sein des espèces du genre et est très facilement reconnaissable grâce au lobe dorsal du phallosome très allongé. Cette forme de phallosome la rapproche des espèces telles que *P. rouxi* (in MS), *P. vauceli* Klein, 1965 et *P. grandidieri* Klein, 1965.

Description

Tête (Fig. 63)

Le tubercule frontal est situé un peu en dessous du milieu du front. La rangée frontale est composée de 5-6 soies dont les deux premières sont à peine plus fortes que les autres mais non spiniformes et de 3 soies sub-marginales. Six soies longues au dessus des pièces buccales chez le male. Le peigne génal est composé de deux épines. Une soie est insérée derrière le clypeus au dessus de l'insertion des palpes maxillaires. L'œil est sinueux dans sa partie

interne et inférieure. Quatre rangs de soies occipitales incluant un rang sub-marginal de 6 soies avec un net hiatus entre la plus basse et celle immédiatement au dessus, un antérieur de 4-5, un moyen de 2-3 et un postérieur de 6-7 soies, avec une soie unique dans l'angle postéro-inférieur de l'occiput. Les palpes labiaux atteignent le milieu de la hauteur de la coxa I.

Thorax

Prothorax avec 2 rangées de soies, l'antérieure composé de 14-15 soies pour les deux côtés, la rangée postérieure et principale portant 12 soies plus longues. Le peigne pronotal est composé de 32-33 épines. Mésothorax avec 4-5 rangs de soies et trois pseudo-soies, deux dorsales et une ventrale, cette dernière étant doublée d'un côté sur le paratype. Métathorax avec 4 rangées de soies. Deux spinules marginales sur le bord postérieur (une de chaque côté). Métépiméron avec trois rangées de soies, une antérieure de 4-5, une moyenne de 4-5 et une ou deux soies postérieures. Faux peigne tibial présent et composé de 15-16 soies fortes et 3 soies plus longues.

Abdomen (segments non modifiés)

Premier tergite avec 3 rangées, la principale et postérieure composée de 9-10 soies avec une spinule marginale de chaque côté du bord postérieur, dans sa partie supérieure. Sur les autres segments : 2-3 rangs de 13-15 soies, constamment 2 rangs du 5ème au 7ème tergite, constamment 3 rangs sur le 2ème tergite. Une spinule marginale de chaque côté du 2ème au 4ème segments. Trois soies antépygidiales avec les ratios suivants (en partant de la plus dorsale) : 0.35/1/0.4. Sternites: sternite II avec une soie de chaque côté ; sternite III-VI chacun avec une rangée principale de 3-4 soies et 2-3 soies plus courtes en avant.

Segments modifiés

Tergite VIII avec trois longues soies, un bord supérieur légèrement convexe, un angle apical supérieur à 90° et un bord postérieur et inférieur très convexe.

Sternite VIII (Fig. 64) avec un bord supérieur légèrement concave. Le bord apical présente une nette concavité dans sa moitié inférieure avec 5 soies longues dans sa moitié supérieure, surmontées d'une soie plus fine dans l'angle supérieur et 2-3 soies longues dans l'angle inférieur, surmontées de 0-2 soies plus fines. Latéralement 5-6 soies moyennes ou courtes alignées très obliquement vers l'avant et vers le bas avec, le long du bord inférieur du sternite VIII, une quinzaine de soies courtes.

Segment IX (Fig. 65). Apophyse antéro-dorsale implantée haut sur le basimère, donnant une apparence allongée au manubrium. Apex du basimère arrondi ; soie acétabulaire relativement longue pour le genre. Télomère long et droit, se rétrécissant de la base vers l'apex carré. Les soies les plus longues du bord postérieur sont situées dans l'angle postérieur de l'apex du télomère.

Sternite IX (Fig. 66)

Branche proximale sinueuse avec une jonction très arrondie avec la dilatation proximale d'aspect trapézoïdal. Branche distale de forme allongée avec les bords antérieurs et postérieurs convexes ; la sétation abondante sur le bord postérieur présente des soies fines et plus longues près de l'angle postéro-supérieur. Le lobe distal est allongé à l'apex et globuleux à la base.

Phallosome (Fig. 67)

Le lobe apico-dorsal a une forme générale en S allongé avec un apex régulièrement arrondi lui conférant un aspect tubulaire caractéristique. Le lobe ventral est très réduit, en triangle. Hamulus plutôt allongé, l'apex du bras distal est modérément dilaté et de forme carrée.
Longueurs (insectes montés sur lame): mâle 3,7 mm (holotype), 3,3 mm (paratype).

Paractenopsyllus raxworthyi n. sp. (in MS)

Matériel examiné

Un spécimen mâle holotype, récolté sur *Tenrec ecaudatus* (Schreber, 1777) (N° BMOC 95 0701 003), provenant de la Montagne d'Ambre (49°10'E, 12°31' S), province d'Antsiranana, Madagascar à une altitude de 1000 m, en mars 1994, par Barry O'Connor.
Un spécimen mâle paratype, récolté sur *Microgale brevicaudata* G. Grandidier, 1899 (N° RAX 3960), provenant de la forêt de Bezavona (49°52'E, 13°32'S), province d'Antsiranana, Madagascar à une altitude de 550 m, en Février 2002, par l'équipe de Christopher J. Raxworthy.

Etymologie

Cette espèce est nommée d'après Christopher J . Raxworthy, herpétologue de l'American Museum of Natural History, New York, USA.

Dépôt des types

Holotype déposé dans la collection du Field Museum of Natural History, Chicago, USA. Paratype conservé provisoirement en alcool à l'Institut Pasteur de Madagascar, Antananarivo, Madagascar.

Diagnose

Cette espèce est proche de *Paractenopsyllus randrianasoloi* Klein, 1968 et *P. gemelli* (in MS). Le lobe dorsal, tout comme ces deux dernières espèces est en crochet mais le peigne pronotal porte un nombre de dents nettement plus faible que *P. randrianasoloi* et *P. gemelli* (in MS). L'apex en crochet du lobe dorsal est bien séparé des lobes ventraux, tandis que le bord apical du VIIIème sternite est droit et non pas arrondi. Enfin l'altitude de récolte du paratype correspond à la plus basse notée pour une espèce du genre.

Description

Tête (Fig. 68)

Le tubercule frontal est situé un peu en dessous du milieu du front. La rangée frontale est composée de 6 soies dont la première est spiniforme et de 3 soies sub-marginales dont la plus haute est la plus longue. Six soies longues au dessus des pièces buccales chez le male. Le peigne génal est composé de deux épines. Une soie insérée derrière le clypeus au dessus de l'insertion des palpes maxillaires. L'œil est sinueux dans sa partie interne et inférieure. Quatre rangs de soies occipitales incluant un rang sub-marginal de 7 soies , un antérieur de 4-5, un moyen de 3 et un postérieur de 6 soies, avec une soie unique dans l'angle postéro-inférieur de l'occiput. Les palpes labiaux atteignent le milieu de la hauteur de la coxa I.

Thorax

Prothorax avec 2 rangées de soies, l'antérieure composé de 12 soies pour les deux côtés, ainsi que la rangée postérieure mais portant des soies plus longues. Le peigne pronotal porte 24 épines. Mésothorax avec 5 rangs de soies et trois pseudo-soies, deux dorsales et une ventrale.

Métathorax avec 4 rangées de soies. Deux spinules marginales sur le bord postérieur (une de chaque côté). Métépiméron avec trois rangées de soies, une antérieure de 4, une moyenne de 4 et deux soies postérieures. Faux peigne tibial présent et composé de 13 soies fortes et 3 soies plus longues.

Abdomen (segments non modifiés)

Premier tergite avec 3 rangées, la principale et postérieure composée de 9 soies avec une spinule marginale de chaque côté du bord postérieur, dans sa partie supérieure. Sur les autres segments : 3 rangs du 2ème au 5ème tergite, et 2 rangs sur les 6 ème et 7 ème segments, portant 12-13 soies. Une spinule marginale de chaque côté du 2ème au 4ème segments. Trois soies antépygidiales avec les ratios suivants (comme précédemment) : 0.25/1/0.3. Sternites: sternite II avec une soie de chaque côté ; sternite III-VI chacun avec une seule rangée de 3 soies avec 1-3 soies plus courtes en avant.

Segments modifiés

Tergite VIII avec trois longues soies, un bord supérieur convexe et un angle apical arrondi , inférieur à 90°.

Sternite VIII (Fig. 69) avec un bord supérieur droit. Le bord apical également droit porte 4 soies dans sa moitié supérieur, les 2 plus basses sont plus longues. Pas de soies à l'angle inférieur arrondi. Le sternite VIII porte latéralement 8 à 10 soies moyennes et une quinzaine de soies le long du bord inférieur, courtes pour la plupart, mais les postérieures nettement plus longues.

Segment IX (Fig. 70) Manubrium court ; apex du basimère relativement étroit et arrondi ; soie acétabulaire longue. Télomère peu incurvé, à bords parallèles et apex arrondi. Une seule soie longue remarquable sur le bord postérieur, à peine plus courte que la soie acétabulaire.

Sternite IX (Fig. 71). Branche proximale avec une dilatation proximale trapézoïdale à bord antérieur concave. Branche distale de forme triangulaire à base supérieure. Environ une vingtaine de soies courtes, celles près de l'angle supérieur plus longues. Le lobe distal est très allongé, en forme de point d'interrogation renversé, avec un apex étroit.

Phallosome (Fig. 72). Extrémité du lobe dorsal en forme de crochet, avec un lobe ventral arrondi. La distance entre l'extrémité du crochet et le lobe ventral est plus longue que la largeur de ce lobe. Hamulus avec un bras distal long et large, strié sur sa partie postérieure, un apex arrondi et un lobe dorsal marqué.

Longueur (insecte monté sur lame): 2.7 mm.

Clef d'identification des espèces connues de Leptopsyllinae de Madagascar

La clef des espèces de *Paractenopsyllus* la plus récente était celle de Hopkins & Rothschild (1971) et ne traitait que 6 espèces, alors que celle de Klein & Grenier (1969), bien que plus ancienne, permettait la diagnose de 8 espèces. Afin d'inclure les dernières espèces décrites, une nouvelle clef morphologique a été construite pour la diagnose des 20 espèces de Leptopsyllinae de Madagascar, incluant *Leptopsylla segnis* (Schönherr, 1811), espèce cosmopolite et les deux genres endémiques *Paractenopsyllus* et *Tsaractenus* Klein, 1968.

1 - Dents génales =4 ……....*Leptopsylla segnis*

- Dents génales = 2 , exceptionnellement 3……..……2

2 - 3 soies sur le bord inférieur du fémur postérieur……...…….3

- 2 soies sur le bord inférieur du fémur postérieur……....4

3 - Apophyse génale très large, à peu près égale à la largeur des deux dents génales réunies ……..…..*Tsaractenus rodhaini*

- Apophyse génale étroite, nettement moins large que les deux dents du peigne génal……*T. grenieri*

4 -Femelles……5

-Mâles……...18

5 - 2 lobes sur le bord postérieur du sternite VII……...…...6

- 1 seul lobe sur le bord postérieur du sternite VII……...13

6 - Peigne pronotal >28 dents (pour les deux côtés)…….. ….……*Paractenopsyllus (Paractenopsyllus) kerguisteli*

- Peigne pronotal < ou = 28 dents (pour les deux côtés).……..……..…...7

7 - Spermathèque nettement allongée (long =2x larg)……*P. (P.) vauceli*

- Spermathèque arrondie (long < 1,5 long).…….……...8

8 - 5 soies longues au dessus des pièces buccales…….……9

- 4 soies longues au dessus des pièces buccales……...…….……10

9 - 2 lobes postérieurs du sternite VII arrondis et réguliers…… ...……*P. (P.) duplantieri* (in MS)

- 2 lobes postérieur du sternite VII crochus……*P. (P.) juliamarinus* (in MS)

10 - Au moins 3 soies frontales spiniformes…….….11

- Au plus 2 soies frontales nettement spiniformes…….……...12

11 - *Ductus bursae* dessinant un hémicadre plus ou moins rectangulaire ouvert vers l'arrière, lobe inférieur du sternite VII allongé…….……*P. (P.) petiti*

- *Ductus bursae* avec 4 courbes, lobe inférieur du sternite VII court et triangulaire……..……*P. (P.) ratovonjatoi* (in MS)

12 - Encoche supérieure du sternite VII nettement plus étroite que le lobe sus-jacent …….*P. (P.) pauliani*

- Encoche supérieure du sternite VII nettement plus large que le lobe sus-jacent ……*P. (P.) albignaci*

13 - Toutes les soies de la série frontale fines et non modifiées……....14

- Au moins une soie frontale épaissie……...…….16

14 - *Perula* très dilatée……*P. (Consobrinopsyllus) goodmani*

- *Perula* de diamètre proche de celui des ducti (2 à 3 x)…….….15

15 - Lobe du sternite VII à extrémité arrondie et dépassant le bord inférieur des sternites ……..…...*P. (P.) rouxi* (in MS)

- Lobe du sternite VII à extrémité anguleuse ……*P. (P.) grandidieri*

16 - Lobe du sternite VII à extrémité fine et anguleuse ……...*P. (P.) viettei*

- Lobe du sternite VII à extrémité arrondie ……...17

17 - Bulga plus large à l'insertion de la hilla qu'au dessus de l'*area cribriformis* …….…..*P. (P.) randrianasoloi*

- Bulga aussi large à ces deux niveaux……*P. (P.) gemelli* (in MS)

<u>Mâles :</u>

18 - Bord postérieur du sternite VIII avec une concavité ou un lobe…….…19

- Bord postérieur du sternite VIII droit ou arrondi, sans concavité ……..24

19 - Epines du peigne pronotal < 29 …….……...20

- Epines du peigne pronotal > 30……..……21

20 - Hamulus large, échancré d'une cavité régulièrement arrondie ……*P. (P.) viettei*

- Hamulus différent……..……...*P. (P.) albignaci*

21 - Apex du lobe dorsal du phallosome arrondi …….…….22

- Apex du lobe dorsal du phallosome en crochet…….*P. (P.) randrianasoloi* (pro parte)

22 - Lobe ventral du phallosome peu ou pas développé……....*P. (P.) oconnori* (in MS)

- Lobe ventral du phallosome développé…….…….23

23 - Apex du basimère large……*P. (P.) grandidieri*

- Apex du basimère étroit……*P. (P.) rouxi* (in MS)

24 - Bord postérieur du sternite VIII nettement plus étroit que la largeur du sternite…..25

- Bord à peu près aussi large que la largeur du sternite…….……26

25 - Manubrium du basimère nettement plus long que le corps du basimère….……*P. (P.) duplantieri* (in MS)

- Manubrium du basimère aussi long que le corps du basimère.. …….…*P. (P.) juliamarinus* (in MS)

26 - Encoche sclérotisée à la jonction du bras distal et proximal du sternite IX…….……*P. (C.) goodmani*

- Pas d'encoche à cette jonction……..……27

27 - Epines du peigne pronotal > 28……..…..28

- Epines du peigne pronotal < ou = 28……..……..30

28 - Apex du lobe dorsal du phallosome en crochet …….……..29

- Pas de crochet à l'apex du phallosome ……..…*P. (P.) kerguisteli*

29 - Crochet court, inférieur à la moitié de la largeur de l'apex du phallosome ……..…*P. (P.) gemelli* (in MS)

- Crochet fin et long, supérieur ou égal à la largeur de l'apex du phallosome …….…*P. (P.) randrianasoloi* (pro parte)

30 - Premiers segments abdominaux avec 2 à 4 épines dorsales……...31

- Premiers segments abdominaux avec plus de 6 épines dorsales…….…

…….....*P. (P.) beaucournui* (in MS)

31 - Apex du lobe dorsal du phallosome en crochet ……..…*P. (P.) raxworthyi* (in MS)

- Apex du lobe dorsal différent…….…….……...32

32 - Au moins 4 soies frontales modifiées spiniformes…….……33

- Moins de 4 soies frontales spiniformes…….…..34

33 - Apex du lobe dorsal du phallosome en doigt de gant…....*P. (P.) ratovonjatoi* (in MS)

- Apex du lobe dorsal du phallosome différent…….*P. (P.) petiti*

34 - Apex du lobe dorsal du phallosome large et arrondi…….*P. (P.) pauliani*

- Apex du lobe dorsal du phallosome arrondi avec un lobe ventral prononcé……*P. (P.) vauceli*

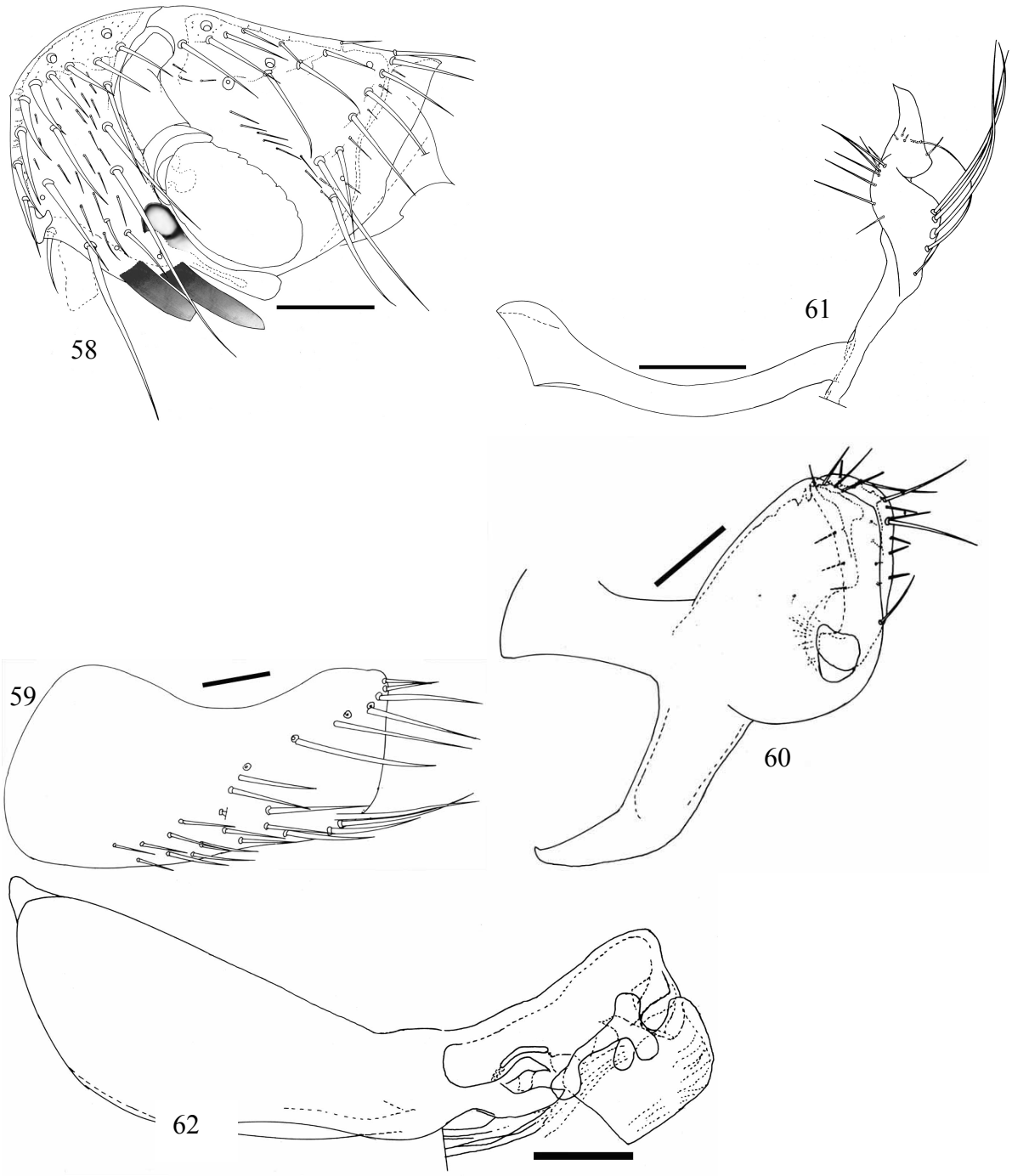
Discussion

La radiation spécifique du genre *Paractenopsyllus* à Madagascar est manifeste. Le très faible nombre de spécimens présentés ici ne permet pas un complément d'analyse approfondi des hypothèses éventuelles de spéciation. Le seul élément qui pourrait sembler important est l'altitude de récolte relativement basse (550-1000 m) pour deux des trois espèces décrites, *P. raxworthyi* (in MS) et *P. oconnori* (in MS). Concernant *P. oconnori* (in MS), le site de sa récolte, le massif de l'Andringitra, avait permis de retrouver *P. rouxi* (in MS) à une altitude supérieure. Ces deux dernières espèces présentent une morphologie du phallosome proche, notamment le lobe apico-dorsal, avec une taille, un nombre d'épines du peigne pronotal comparables et aucune soie spiniforme sur la rangée frontale. *P. raxworthyi* (in MS) est à rapprocher de manière évidente de *P. randrianasoloi* et de *P. gemelli* (in MS). Ces trois espèces ont en commun, outre le lobe apico-dorsal du phallosome en crochet, le fait d'avoir été capturé, exclusivement ou souvent, sur des rongeurs du genre *Eliurus*, dans la région Nord de l'île, même si *P. randrianasoloi* étend sa répartition sur la marge orientale des hautes terres centrales. Il est important de noter que, parmi ces trois espèces, *P. raxworthyi* (in MS) possède un nombre d'épines du peigne pronotal nettement plus faible que les deux autres taxons. Il pourrait être justifié de rassembler ces trois espèces très proches au sein d'un groupe, cependant nous pensons prématuré de les rassembler, en l'état actuel des connaissances, au sein d'un sous-genre. La troisième espèce décrite ici, *P. beaucournui* (in MS), a également été capturée dans le nord de l'île. Ses affinités morphologiques sont plus délicates à établir. La description de la femelle permettrait d'établir de tels liens, tandis que la détermination de son hôte primitif, obligatoirement autre que *R. rattus* introduit, pourra faire discuter la présence des pseudo-peignes dorsaux et éclairer le débat sur le rôle de ces organes de protection (Marshall, 1980) ou d'accrochage (Traub, 1980) ou divers (Smit, 1972). Sur le plan de la systématique, les caractères morphologiques des trois nouvelles espèces les font ranger au sein du sous-genre *Paractenopsyllus sensu stricto* (Duchemin, 2003). Enfin il paraît important de préciser que le mode de récolte des spécimens, par recherche différée

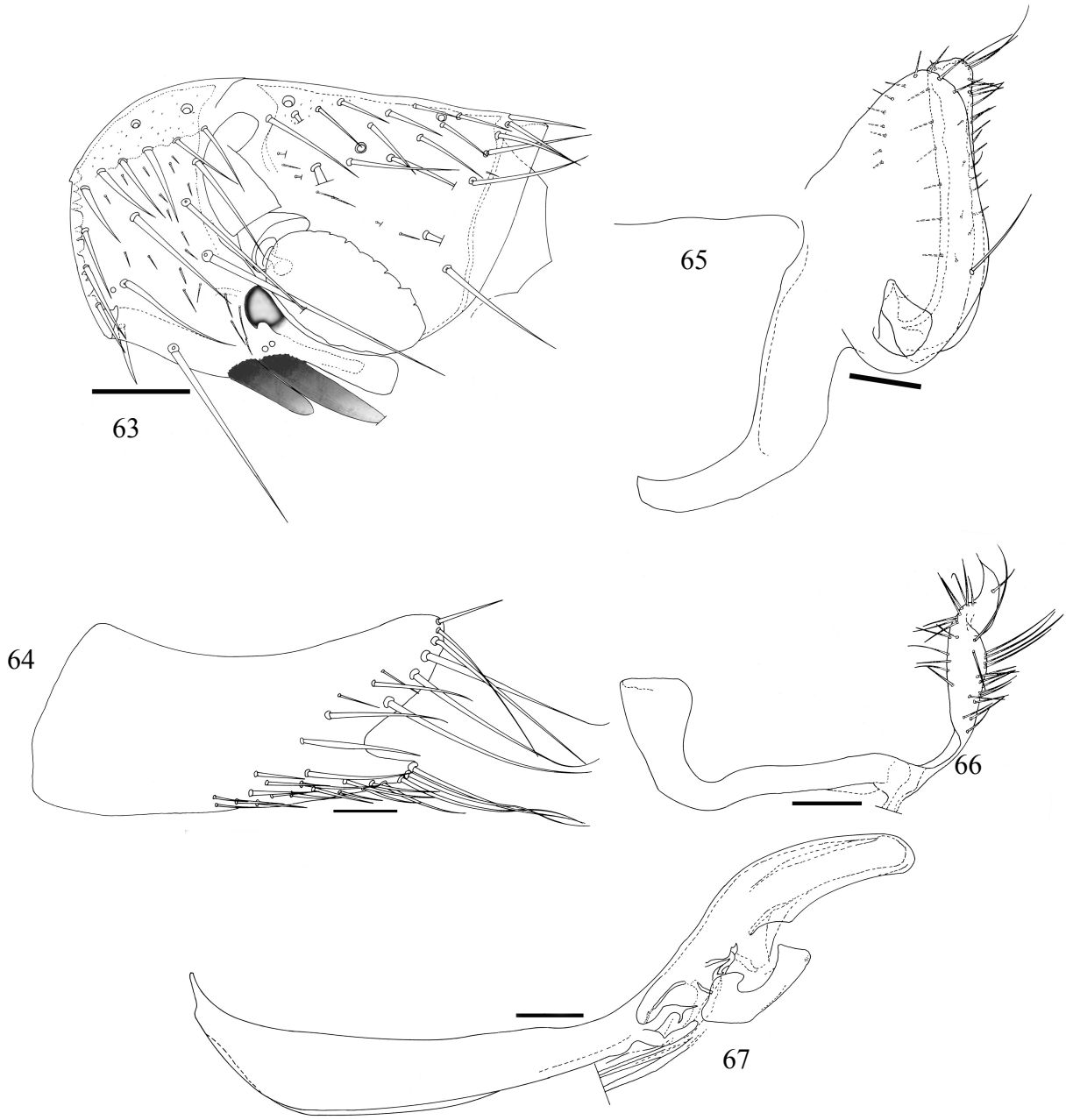
d'ectoparasites sur des spécimens conservés en formol dans un linge fin et bien que ne permettant pas une récolte d'un nombre important de spécimens, liée à la fuite précoce classique des puces après la mort de l'animal, a permis de décrire de nouvelles espèces, probablement rares. La conservation en formol, puis en alcool, a permis la conservation des puces permettant leur description, avec une chétotaxie relativement bien conservée. Par contre, ce mode de conservation interdit toute étude de biologie moléculaire qui pourrait apporter des arguments quant à la position systématique des ces espèces.

Remerciements

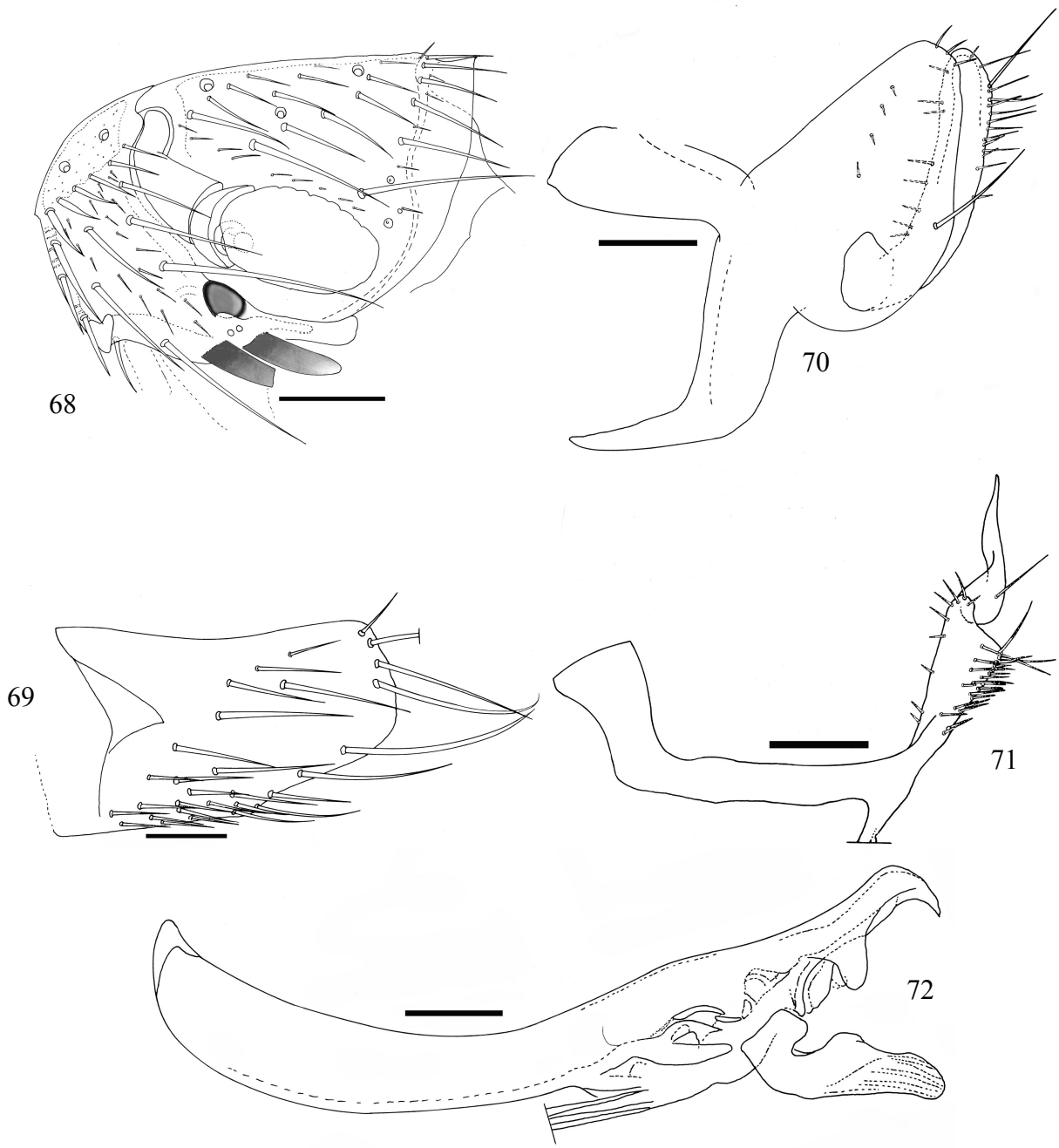
Ces travaux ont été financés par le World Wildlife Fund (WWF) et l'Institut Pasteur de Madagascar (IPM). Nous remercions le Dr Suzanne Chanteau, responsable du programme Peste, le Pr Jean-Felix Roux et le Dr Philippe Mauclère, directeurs de l'IPM pour avoir encouragé les travaux taxinomiques sur les puces. Nous remercions le Pr Jean-Claude Beaucournu (Faculté de Médecine, Rennes, France) pour son éclairage fréquent et patient sur la taxinomie et la systématique des puces et la relecture critique. Steve M. Goodman (Field Museum of Natural History, Chicago, USA and WWF-Madagascar) a collecté et identifié les mammifères et permis le contact avec Barry O'Connor (Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, USA) et Christopher Raxworthy. Nous remercions particulièrement Edmond "Dadajao" Rajaonarivelo pour le montage des spécimens.



Figures 58 à 61 – *Paractenopsyllus beaucournui* n. sp. (in MS). Echelle = 0.1 mm



Figures 63 à 67 – *Paractenopsyllus oconnori* n. sp (in MS). Echelle = 0.1 mm



Figures 68 à 72 – *Paractenopsyllus raxworthyi* n. sp. (in MS). Echelle = 0.1 mm

Catalogue actualisé des puces de Madagascar

Introduction

Pourquoi une actualisation d'un catalogue des puces ? Le dernier travail ne date que d'à peine 10 ans et Beaucournu & Fontenille (1993) ont alors fourni un outil de travail complet.

Historiquement, l'arrivée de la peste à Madagascar en 1898 a entraîné une nécessité évidente d'étude de cette maladie. De nombreux chercheurs et médecins se sont succédés dans cette tache. Les noms de Estrade (1935) et Girard (1942) sont liés, entre autres, aux travaux initiaux de description de l'épidémie pesteuse et à l'étude des vecteurs et reservoirs. Il faut cependant attendre Lumaret en 1960 puis Klein, quelques années plus tard, pour appréhender l'étude des puces dans son ensemble et non plus uniquement sous l'aspect vectoriel.
De nombreuses espèces sont alors décrites, résultats favorisés par la collaboration avec les mammalogistes. Cette actualisation des données et les résultats spectaculaires obtenus par la vaccination et l'utilisation des antibiotiques et des insecticides sur les cas de peste vont rendre les travaux sur les puces moins urgents par la suite et, en dehors du suivi de la résistance des puces vectrices aux insecticides, les entomologistes vont alors devoir s'intéresser aux vecteurs du paludisme après les épidémies meurtrières qui frappent les hautes terres à la fin des années 80.

La peste est à présent, à Madagascar, une maladie « réemergente » (Chanteau *et al.*, 1998) . Le nombre des cas a nettement augmenté depuis 10 ans ainsi que le nombre de districts touchés. A côté des travaux nécessaires à l'établissement d'un diagnostic correct et d'un traitement efficace, le programme national de lutte a décidé d'approfondir ses connaissances en amont du malade et notamment au niveau du réservoir et des vecteurs. Ces travaux ont permis de confirmer ou de préciser des travaux anciens, mais aussi d'établir de nouvelles modalités épidémiologiques de circulation de la peste et de souligner les interactions possibles entre la faune endémique et le rat noir, réservoir habituel, mais introduit, de la peste à Madagascar. Comme le soulignaient Beaucournu et Fontenille dans leur précédent catalogue, ces travaux récents ont pu bénéficier de collaborations multidisciplinaires associant

biologistes, médecins, entomologistes et mammalogistes. Ainsi, de manière féconde, des équipes travaillant dans le domaine de la Santé publique de l'Institut Pasteur de Madagascar, du Ministère malgache de la Santé et de l'IRD et des équipes travaillant dans le domaine de la protection et la conservation de la biodiversité du WWF et de l'Université ont-elles pu partager leur expériences aussi bien sur le terrain, qu'au laboratoire. Il en découle un accroissement considérable du matériel récolté et des données concernant les puces de Madagascar. Le nombre d'espèces décrites a augmenté, les répartitions et les spectres d'hôtes sont mis à jour et l'importance vectorielle de ces espèces est revue à la lumière des données sur la circulation de la peste dans les forêts malgaches.
Cette augmentation des données sur les puces profite également au champ de la biologie évolutive et à l'étude de la biogéographie de Madagascar. Les relations hôtes-parasites, les parentés phylétiques avec les taxons des autres continents aident à préciser les modalités de peuplement de la faune de Madagascar.

Le but de ce travail est d'actualiser les connaissances concernant les puces de Madagascar. L'essentiel des données obtenues depuis le précédent catalogue concernent les puces de micromammifères non volants. Les chiroptères et les oiseaux n'étant pas impliqués dans l'épidémiologie de la Peste, leur étude a été, provisoirement, négligée. C'est dans les biotopes de forêts que l'endémicité et la biodiversité de la faune des mammifères de Madagascar s'expriment le plus, notamment dans les forêts d'altitude. La définition d'un spectre d'hôtes est un travail délicat car les biais sont nombreux : au niveau du piégeage de la puce, selon que l'on vise les formes libres (larves, nymphes, adultes au repos ou à la recherche d'un repas de sang) ou parasites (dans la fourrure ou le plumage de l'hôte), selon la méthode de récolte (immersion, brossage, fumigation …), selon la méthode de piégeage de l'hôte (trous-pièges, pièges grillagés…), les biotopes ou la saison d'étude. Il convient donc d'analyser de manière critique les résultats obtenus. Enfin le cycle de la vie de la puce passe par une phase libre pendant laquelle l'insecte n'est plus protégé par le milieu tamponné de la fourrure de ses hôtes homéothermes. Il est alors soumis aux variations des facteurs biotiques et abiotiques de son milieu et ces facteurs, notamment climatiques et microclimatiques peuvent influer sur sa présence et son abondance. Il est donc aussi important de préciser, autant que faire se peut, les conditions écologiques de récolte des spécimens.
Ce catalogue adopte la classification précédemment suivie par Beaucournu et Fontenille dans leur travail et qui est celle de Smit (1982).

Pulicidae

La famille des **Pulicidae** est représentée à Madagascar par quatre sous-familles.

Sous-Famille des Tunginae

Les Tunginae originaires de la région néotropicale ne comprennent à Madagascar qu'une espèce :

Genre *Tunga* Jarocki, 1838

Tunga penetrans (Linné, 1758)

Synonymies : *Sarcopsylla penetrans* L. , Moniez, 1896 ; Blanchard ,1899
Hôtes : Homme, chien, porc, ...
Répartition : néotropicale, néarctique *pro parte* et afrotropicale.
Tunga penetrans, venue d'Amérique en Afrique, puis à Madagascar, comme l'indique son nom malgache : " parasy lafrika ", à une époque non déterminée, est présente sur toute l'île (Brygoo, 1972). Elle parasite l'homme, le porc et le chien. Juste après la fécondation, la femelle s'enchasse dans le derme, ne faisant dépasser que l'extrémité de l'abdomen. Elle crée une lésion prurigineuse, susceptible de s'infecter (tétanos par exemple) par l'intermédiaire du contact avec le sol (pieds, voire tête chez les enfants).
Ecologie : milieu anthropisé, villages, maisons, étables.

Sous-Famille des Pulicinae

La sous-famille des Pulicinae comprend, à Madagascar, deux genres *Pulex* Linné, 1758 et *Echidnophaga* Olliff, 1886 et deux espèces : *Pulex irritans* et *Echidnophaga gallinacea.*

Pulex irritans Linné, 1758

Hôtes : Homme, chien, porc…
Répartition : cosmopolite
P. irritans, d'origine néotropicale et primitivement parasite de Canidés, a envahi l'Afrique par l'intermédiaire de l'homme via la région paléarctique,. Cette puce parasite de nombreux hôtes commensaux (homme, chien, porcs et très rarement rats). Elle a été parfois rendue

responsable de petites épidémies familiales de peste lors de pullulation en Afrique du Nord mais aussi en Afrique et au Brésil (Karimi *et al*, 1974). Ceci ne semble pas être le cas à Madagascar. Comme il a été précisé plus haut cette responsabilité est maintenant largement remise en question (le rôle vecteur de *P. irritans* a été fortement critiqué récemment par F. Audouin-Rouzeau, (2003, Les Chemins de la Peste, P. U. R.) l'examen attentif de la méthodologie utilisée lors des expérimentations initiales et dont les résultats ont été repris par la suite montre un net déficit de rigueur méthodologique à la fois dans la réalisation et dans l'analyse des résultats.). Cette puce est néanmoins très fréquente dans les habitations.
Ecologie : milieu anthropisé, maisons, au moins en tant que parasite de l'homme.

Echidnophaga gallinacea (Westwood, 1875)

Synonymies : *Sarcophaga gallinacea* W. *auct.* ; *Sarcopsylla (Echidnophaga) gallinacea*, Girard & Legendre, 1925 ; *Echidnophaga (Sarcophaga) gallinacea*, Thiroux, 1928.
Hôtes : *E. gallinacea*, parasite d'oiseaux (volaille) se trouve aussi sur les rongeurs péridomestiques. Sur les rat domestiques, il est fréquent de trouver des dizaines de spécimens au niveau du museau du rongeur, notamment ceux qui sont capturés à l'intérieur des habitations. Elle a également été récoltée sur de nombreux animaux en captivité : Vivérridés, Lémurien (*Hapalemur griseus*).
Répartition : Elle est répandue dans les régions tropicales.
Comme *T. penetrans* c'est une puce qui vit de manière quasi permanente sur l'hôte mais qui peut s'en détacher plus rapidement, étant simplement fixée et non enkystée.
Les deux spécimens capturés dans la forêt de Tsinjoarivo à 1400m sont indiscutablement une contamination à partir d'un rat péridomestique provenant d'un campement permanent dans la forêt.
Tsinjoarivo – 1400m : sur *Microgale dobsoni* (1) : 1f ; sur *Setifer setosus* (1) : 1f.
Ecologie : milieu anthropisé : villages, poulaillers, étables, maisons

Sous-Famille des Archaeopsyllinae

La sous-famille des Archaeopsyllinae comprend à Madagascar deux genres : *Centetipsylla* et *Ctenocephalides*.

Centetipsylla Jordan, 1926 est un genre endémique comprenant une seule espèce, *C.*

madagascariensis, capturée sur *Tenrec ecaudatus* et une fois sur *Rattus rattus*.. Ce genre est proche d'*Archaeopsylla* Dampf, 1908, genre d'origine paléarctique, de répartition vaste de l'Europe occidentale et du Maroc à la Chine et au Vietnam, parasite d'Erinaceidae.

Centetipsylla madagascariensis (Rothschild, 1900)

Synonymies : *Pulex madagascariensis* R.

Hôtes : *Tenrec ecaudatus* ; signalé une fois sur *Rattus rattus*.

Répartition : Son aire de répartition semble être le versant Est des Plateaux centraux mais elle a aussi été récoltée à l'Ouest de la capitale (Brygoo & Rajenison, 1959).

Aucun nouveau spécimen n'a été capturé lors de nos investigations. Il faut noter que les seuls *Tenrec ecaudatus* examinés, hôte primitif probable de *C. madagascariensis*, ont été capturés en dehors de l'aire de répartition initiale de cette puce. Les prospections effectuées dans cette zone n'ont pas permis de capturer, en biotope de forêt sempervirente, *T. ecaudatus*, dont les préférandums climatologiques semblent être moins humides et que l'on trouve plus facilement à l'Ouest des Hautes Terres. Cet argument négatif pourrait conforter l'hypothèse du *Tenrec* comme hôte primitif et cette répartition relativement limitée.

Ecologie : mal précisée.

Ctenocephalides Stiles & Collins, 1930 est un genre d'origine afrotropicale puis secondairement oriental et palearctique. Deux espèces sont présentes à Madagascar.

Ctenocephalides felis strongylus (Jordan, 1925)

Synonymies : *Ctenocephalides felis*, auct. ; *Ctenocephalides felis felis*, auct (err. det.) ; *Ctenocephaldies canis*, auct. (err. det.) ; *Ctenocephalides felis strongylus* (J.), De Meillon, 1950.

Hôtes : chien, chat, rat , homme.

Répartition : Afrotropicale.

Ecologie : milieu anthropisé, villes et villages, maisons.

C. felis strongylus parasite surtout les chats et les chiens mais aussi parfois des animaux en captivité (lapins, lémuriens, viverridés) et des rongeurs commensaux (Klein & Uilenberg, 1966). Elle est d'origine afrotropicale et a été importée à Madagascar par l'homme ou le chien domestique. Elle est surtout présente dans les zones anthropisées. L'utilisation de pièges lumineux permet la capture facile de specimens libres dans les maisons. A noter un seul

spécimen capturé en milieu péri-domestique forestier sur un rat noir: forêt de Tsinjoarivo à 1350m.

Ctenocephalides brygooi Beaucournu, 1975

Synonymie : sans.

Hôtes : *Fossa fossana*.

Répartition : endémique, Nord de Madagascar (Antalaha, localité-type, Montagne d'Ambre)

C. brygooi est une espèce endémique connue seulement de la région d'Antalaha où elle a été capturée sur *Fossa fossana*, carnivore endémique (Beaucournu, 1974).

Un seul nouveau spécimen de *Ctenocephalides brygooi* (une femelle BMOC 95-0701-003, détermination K. Ménier) a été retrouvé sur la Montagne d'Ambre (Prov. Antsiranana) sur un *Tenrec ecaudatus*. La zone d'origine (Antalaha, côte Nord-Est) des types n'a pas été de nouveau prospectée. Les seuls carnivores Viverridae capturés et examinés furent *Galidia elegans* et n'ont jamais été trouvés porteurs de puces. Il n'existe aucun argument pour proposer un autre hôte primitif que *Fossa fossana* pour cette puce.

Ecologie : mal précisée, probalement forêt.

Xenopsyllinae

La sous-famille des Xenopsyllinae est représentée à Madagascar par le genre *Xenopsylla*, largement réparti sur le monde en zones tempérées chaudes, sub-tropicales et tropicales, et par le genre endémique *Synopsyllus*.

Genre *Xenopsylla* Glinkiewicz, 1907

Xenopsylla comprend à Madagascar deux espèces : *X. cheopis* et *X. petteri*.

Xenopsylla cheopis (Rothschild, 1903)

Hôtes : Les prospections récentes des sites forestiers malgaches n'ont pas permis de capturer *X. cheopis* en milieu naturel ou sur des hôtes endémiques. Les seuls spécimens retrouvés lors des prospections forestières concernent des micromammifères péridomestiques (*Rattus rattus*, *Mus musculus* ou *Suncus murinus*). Ces captures ont eu lieu à l'intérieur ou à proximité immédiate des maisons de bûcherons ou de colons.

Cette situation se rencontre largement sur toute l'île où *X. cheopis* est très fréquemment capturée sur les rats domestiques fréquentant les maisons, en milieu rural aussi bien

qu'urbain. Nous assistons cependant à une modification des hôtes au niveau de plusieurs villes : dans la capitale, Antananarivo, l'hôte principal et quasi unique à présent est *Rattus norvegicus*, tandis qu'à Mahajanga, port de la côte Nord-Ouest, la musaraigne *Suncus murinus* a pris une place importante au sein des hôtes de *X. cheopis* (Duplantier *et al.,* soumis). Cette dernière tendance est d'ailleurs également observée dans d'autres ports de l'Océan Indien (Comores, Maurice) mais aussi en ex-Indochine (Hérivaux & Toumanoff 1948).

Répartition : tropicale et sub-tropicale.

Ecologie : milieu anthropisé, maisons en milieu rural ou urbain.

Le rôle pestigène de *X. cheopis* est historiquement reconnu. Cependant si sa situation intra-domiciliaire la rend immédiatement responsable de la transmission domestique de la peste à l'homme, elle ne lui donne qu'un rôle mineur dans la transmission du bacille entre les populations de rats noirs et donc dans la pérennisation de cette maladie sur l'île de Madagascar.

Néanmoins *X. cheopis* est visée, à juste titre, dans la prévention des cas secondaires autour d'un cas humain de peste (en association avec la prophylaxie médicamenteuse) ou lors de mortalités murines. Il est donc primordial de connaître le niveau de sensibilité des populations de cette espèce face aux insecticides. Elle a en effet, depuis 40 ans, développé plusieurs résistances à différents insecticides (Coulanges & Randrianantoanina, 1985; Fontenille & Coulanges, 1987) et fait donc l'objet d'une surveillance particulière (Ratovonjato *et al.,* 1998, 2000).

Xenopsylla petteri Lumaret, 1962

Hôtes : elle parasite le rongeur endémique *Hypogeomys antimena*, dont l'aire de répartition actuelle est strictement limitée à la zone de Morondava.

Répartition : endémique, zone de Morondava.

Ecologie : forêt décidufoliée, sols sableux.

X. petteri est pour l'instant classée dans le groupe *hirsuta*, (Lumaret, 1962) dont les 5 autres espèces sont confinées à l'extrême Sud-Ouest de l'Afrique (Hopkins & Rothschild, 1953 ; Haeselbarth, 1954), dans un sous-groupe cependant individualisé. Ce rattachement repose d'une part sur la fusion partielle du metepisternite avec le métanotum, caractère partagé avec les genres *Synosternus* et *Synopsyllus* et d'autre part sur la structure simplifiée de la spermathèque, par rapport aux autres espèces de *Xenopsylla*.

D'autres spécimens de *X. petteri* ont été capturés par nos collaborateurs dans la région de description des types, toujours sur la même espèce-hôte, *Hypogeomys antimena*, dans la forêt de Kirindy. Cette sténoxénie est partagée par les autres espèces du groupe *hirsuta*, présentes quant à elles dans le Sud-Ouest de l'Afrique australe où elles parasitent des gerbillidae (bathergidae ?). Les hôtes des espèces sud-africaines et malgaches sont relativement éloignés sur le plan systématique et la répartition du groupe *hirsuta* pourrait être dicté par un préférandum écologique, notamment climatique puisque les deux côtes occidentales de l'Afrique du sud et de Madagascar présentent un climat sec et peu arrosé. De plus les sols qu'affectionnent les différents hôtes est souvent un sol aéré, cristallin et sableux ou alluviaux dans lequel ces rongeurs creusent des terriers en galeries (c'est notamment le cas de *Tatera sp.* et celui d'*Hypogeomys antimena*).

Localités connues : Lambokely, Kirindy, Betamenako.

Nos captures :

Kirindy : sur *Hypogeomys antimena* : 3f.

Xenopsylla brasiliensis (Baker, 1904) : nous faisons figurer cette espèce dans ce catalogue car, bien que ne l'ayant jamais trouvée à Madagascar, notamment lors de suivis longitudinaux à Mahajanga, nos captures de plusieurs spécimens dans le port de Moroni (Grande Comore) et sa capture à Mayotte et à l'île Maurice (Hopkins & Rothschild, 1953) rendent possible son importation accidentelle.

Genre *Synopsyllus* Wagner & Roubaud, 1932

Le genre endémique *Synopsyllus* rassemble 5 espèces connues. Il est proche du genre *Synosternus* Jordan, 1925 (afrotropical, paléarctique et oriental) et des *Xenopsylla* du groupe *hirsuta* (cf. paragraphe précédent).

Synopsyllus fonquerniei Wagner & Roubaud,1932

Synonymies : *Synopsyllus fonquernii* W. et R. ; *Synopsyllus Fonquernii* W. et R., De Meillon 1950 ; émendation : *Synopsyllus fonquerniei* W. et R., Hopkins et Rothschild, 1953 ; *Xenopsylla astia*, Girard, 1931 (*err. det.*, *teste* Wagner et Roubaud, 1932)

Hôtes :

Le spectre d'hôtes de *S. fonquerniei* est large et comprend de nombreuses espèces de rongeurs et d'insectivores, endémiques ou introduits (Fig. 72). Son hôte primitif pourrait être : soit un rongeur terrestre, préférant les biotopes ouverts tel que le genre *Brachyuromys* (ressemblant au campagnol), soit un hérisson endémique tel que *Setifer setosus* (d'après Wagner & Roubaud, 1932b) ou *Hemicentetes semispinosus* (d'après De Meillon, 1950). Klein & Uilenberg (1966) proposent *Setifer setosus* ou *Hemicentetes semispinosus* (recte *H. nigriceps* ?). Nos données confirment effectivement la présence en abondance de cette puce sur ces insectivores.

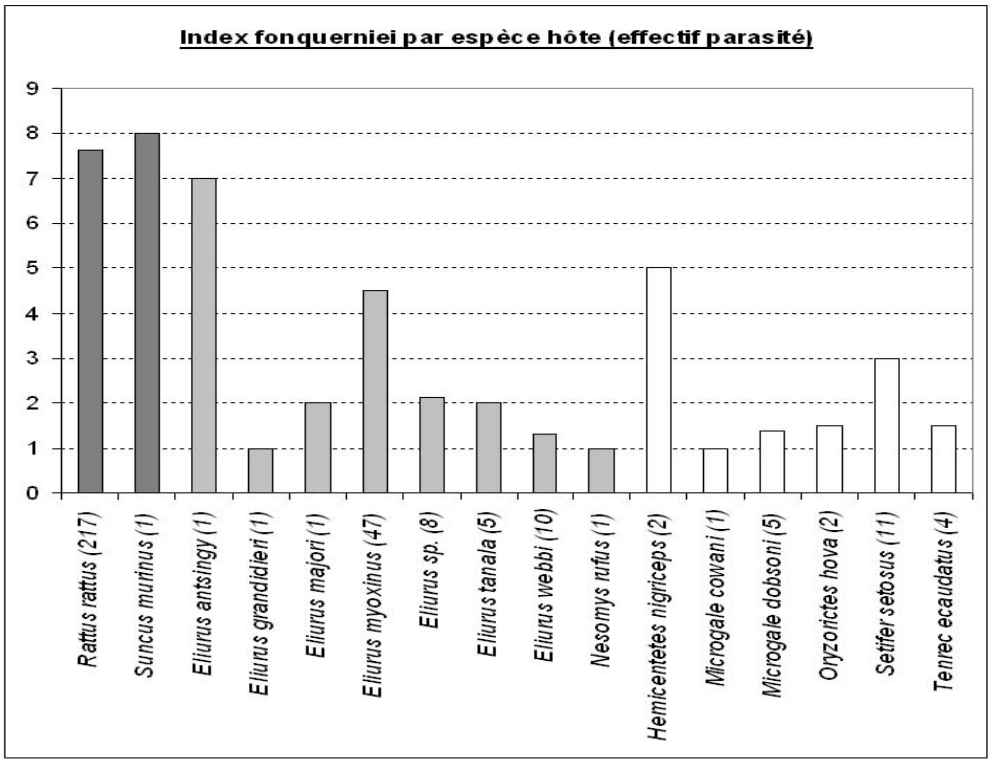


Figure 73. Index *fonquerniei** des hôtes parasités selon leurs espèces
en gris foncé : espèces introduites ; en gris clair : rongeurs endémiques, en blanc : insectivores endémiques.

* Etant donné la prévalence de *S. fonquerniei* à Madagascar, nous avons substitué, par analogie, l'indice « *cheopis* » valable en Inde, en Afrique (*pro parte*) par l'indice « *fonquerniei* ».

Cependant, d'autres micromammifères, notamment des rongeurs endémiques (*Eliurus antsingy* Carleton, Goodman & Rakotondravony, 2001 ; *E. myoxinus*) sont retrouvés régulièrement fortement porteurs de *S. fonquerniei*. Considérant d'une part les hôtes habituels des Xenopsyllinae, d'autre part l'hôte unique, *Macrotarsomys ingens*, de l'espèce morphologiquement la plus proche de *S. fonquerniei*, soit *S. smiti*, nous rejoignons l'avis de

Lumaret pour désigner un rongeur endémique, *Eliurus myoxinus* ou *Eliurus antsingy,* espèce nouvellement décrite et originaire des Tsingy du Bemaraha, comme hôte primitif potentiel. Il est à noter que Klein & Uilenberg (1966) décrivent un hôte de *S. fonquerniei* comme *E. myoxinus majori* mais dont les mensurations pourraient évoquer une nouvelle espèce en cours de description (données S. M. Goodman).

Répartition : endémique, répartition large sur Madagascar selon les milieux et les hôtes considérés. Si l'on considère l'hôte principal, *Rattus rattus*, sa présence n'est observée qu'à partir de 800m d'altitude (Duplantier *et al*., en préparation). Les milieux les plus favorables sont relativement aérés, (rizières, haies de sisal) compatibles avec les biotopes habituels ouverts (savanes) des Xenopsyllinae. Lorsqu'on compare les index *fonquerniei*, tous hôtes confondus, dans les sites forestiers que nous avons prospectés, on s'aperçoit alors que l'abondance de *S. fonquerniei*, ne dépend pas de l'altitude, comme en milieu rural, mais bien plutôt de la longitude (Fig. 73).

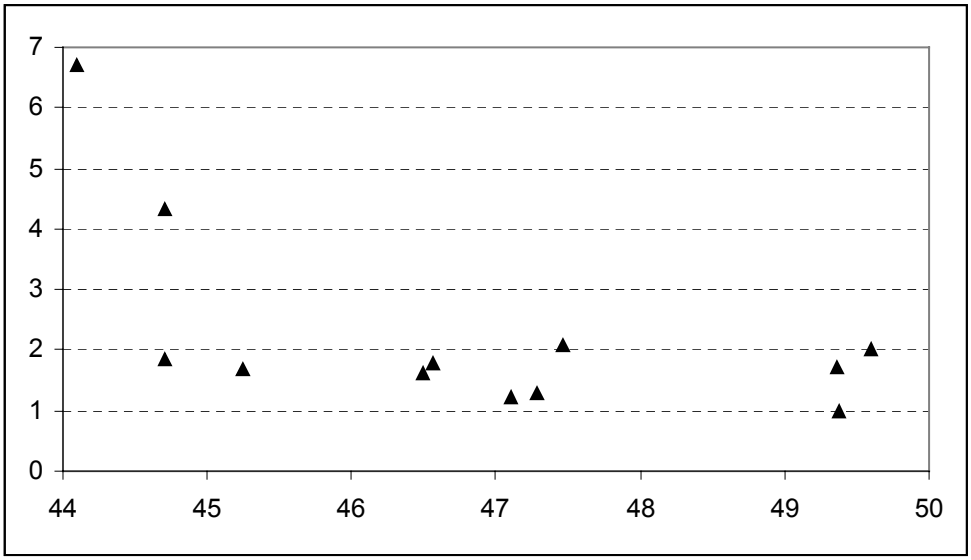


Figure 74. Indices «*fonquerniei* » et longitudes des sites forestiers, toutes espèces hôtes confondues.

Se dresse alors le portrait cohérent de *S. fonquerniei* comme une puce originaire des forêts de la côte Ouest de Madagascar, ayant pour hôte primitif un rongeur endémique du genre *Eliurus*, soit *E. myoxinus*, soit *E. antsingy*, soit les deux. La colonisation des Hautes terres et notamment des milieux ruraux a pu se faire soit par l'intermédiaire du rat noir, soit par le tenrecinae *Setifer setosus* voire même par *Eliurus myoxinus* qui, parfois, s'aventure en milieu

ouvert, comme c'est le cas sur les marges occidentales des hautes terres. Malgré tout, actuellement, l'hôte principal de *S. fonquerniei* est le rat noir. Les nids de cet animal originellement arboricole sont peu profonds qu'ils soient situés dans les haies de sisal ou à proximité des rizières et on peut supposer qu'en milieu ouvert, une hygrométrie peu élevée y règne, rappelant probablement les conditions climatiques des forêts sèches de l'Ouest malgache. *A contrario*, les conditions régnant en forêt humide chaude de la côte Est ou froides sur les hautes terres sont peu favorables au développement de cette puce ; elle y serait alors remplacé par *S. estradei*.

Au total, la répartition de *S. fonquerniei* est très large, que l'on considère les conditions d'un milieu relativement ouvert sur toutes les hautes terres, ou celles d'un milieu forestier sec à une altitude plus réduite à l'Ouest. Elle est également retrouvée de manière rare et ponctuelle jusque dans les forêts de la frange littorale de l'extrême Sud-Est (environs de Fort-Dauphin). L'aridité qui prévaut dans le Sud semble néanmoins y interdire sa présence. Son absence notée au niveau d'Anjozorobe pourrait être expliquée par le type de milieu exploré (forêts, dans les années 60) et il est probable, qu'on puisse la retrouver en milieu rural dans cette zone.

Rôle pestigène :

Sa compétence vectorielle (capacité intrinsèque à transmettre le bacille de la peste) a été démontrée au laboratoire et est peut être supérieure à celle de *Xenopsylla cheopis* (*teste* Brygoo, 1967). Cette caractéristique et son euryxénie en font un vecteur de peste redoutable, multipliant les hôtes et les cycles épidémiologiques potentiels. Actuellement on considère que son rôle est primordial dans la pérennisation de la peste au sein des communautés de rats noirs de Madagascar et que la répartition altitudinale des cas ruraux de peste est déterminée par l'index *fonquerniei* de ces rats. Il faut cependant considérer que *Synopsyllus fonquerniei* est rarement capturé à l'intérieur des maisons et que les captures réalisées sur les rats en milieu rural sur les hautes terres concernent surtout l'extérieur, dans les champs, les rizières ou les haies de sisal. C'est dans ce dernier milieu que les index sont les plus forts (Duplantier *et al*., données non publiées). Les captures réalisées en milieu forestier sont plus rares. On les retrouve dans les écotones de clairières ou de lisières mais très rarement en pleine forêt.

Liste des spécimens collectés lors du présent travail :

Forêt d'Ambalamanakana : sur *Microgale cowani* Thomas, 1882 (1 spécimen) : 1f ; sur *Rattus rattus* (7 spécimens) : 3m, 6f ; sur *Setifer setosus* (Schreber, 1777) (1 spécimen) :1f

Forêt d'Ambohijanahary : sur *Eliurus myoxinus* Milne-Edwards, 1885 (2): 2m ; sur *Eliurus sp.* (2): 3m ; sur *Eliurus webbi* (1): 1m ; sur *R. rattus* (36) : 46m, 38f ; sur *Suncus murinus* (1) : 2m, 6f

Forêt d'Anavelona : sur *E. myoxinus* (31) : 66m, 101f ; sur *R. rattus* (92) : 481m, 900 f, 4 sexe indéterminé (indet.)

Forêt d'Andolombazina : sur *Eliurus antsingy* (1) : 5m, 2f ; sur *Eliurus sp*. (1) : 2m, 2f ; sur *S. setosus* (7) : 16m, 37f, 1 indet.

Anjahanaribe Sud – 875m : sur *S. setosus* (3) : 2m, 1f

Anjahanaribe Sud - 1200m : sur *R. rattus* (1) : 1m, 4f

Ankidrodroa : sur *Eliurus sp*. (1) : 2f ; sur *S. setosus* (2) : 5m, 2f ; sur *Tenrec ecaudatus* (1) : 1f

Betaolana - 875m : sur *R. rattus* (1) : 1f

Betaolana – 1000m : sur *R. rattus* (1) : 1m, 1f

Betaolana - 1200m : sur *Eliurus tanala* (1) : 1m ; sur *R. rattus* (1) : 1f

Binara-Daraina : sur *E. myoxinus* (5) : 8m, 7f ; sur *Eliurus sp.* (7) : 6m, 14f ; sur *R. rattus* (1) : 1f

Col Itremo : sur *E. tanala* (1) : 1f ; sur *Microgale dobsoni* (1) : 1f ; sur *R. rattus* (15) : 12m, 19f ; sur *S. setosus* (4) : 9m , 15f ; sur *T. ecaudatus* (3) : 3m, 1f

Andringitra – 800m : *S. setosus* (1) : 1f

Andrambovato – 600m : sur *E. webbi* (2) : 1m, 1f

Vohipara - 1200m : sur *E. tanala* (1): 1m

Mandena – 20m : sur *E. webbi* (3) : 3m, 2f

Manantantely – 450m : sur *E. webbi* (1) : 1f

Isalo : sur *R. rattus* (2) : 2f

Manongarivo – 785m : sur *E. webbi* (1) : 1m

Marojejy – 800m : sur *E. myoxinus* (10) : 12m, 7 f, 8 indet. ; sur *Eliurus sp.* (1) : 1f ; sur *E. tanala* (1) : 4m, 21f ; sur *E. webbi* (2) : 3f ; sur *R. rattus* (4) : 3m, 1f ; sur *S. setosus* (2) : 2m, 2f.

Marojey – 1200m : sur *Eliurus grandidieri* (1) : 1f

Ravaro : sur M. dobsoni (3) : 2m, 3f ; sur *Oryzorictes hova* (2) : 1m, 2f ; sur *R. rattus* (46) : 41m, 68f, sur *T. ecaudatus* (1) : 2m

Tsinjoarivo – 1550m : sur *Hemicentetes nigriceps* (2) : 7m, 3f ; sur *M. dobsoni* (1) : 1m ; sur *R. rattus* (5) : 2m, 12f.

Vinanitelo : sur *E. majori* (1) ; 2f ; sur *E. tanala* (1) : 1f ; sur *Nesomys rufus* (1) : 1f. sur *R. rattus* (5) : 3m, 6f.

Synopsyllus smiti Lumaret, 1962

Synonymies : *Synopsyllus fonquerniei*, Petter et Randrianasolo, 1961 (*err. det.*).

Hôtes : *Macrotarsomys ingens*

Répartition : endémique

Ecologie : Forêt décidufoliée

Quatre nouveaux spécimens (un mâle et trois femelles) ont été capturés dans le massif de l'Ankarafantsika (station d'Ampijoaro), localité-type. Sur les 3 hôtes parasités, seul un possède une détermination relativement précise, il s'agit probablement d'un spécimen de *Macrotarsomys ingens* (dét. Randrianjafy Vololomboahangy), hôte déjà connu et très vraisemblablement hôte primitif de cette espèce mono ou sténoxène.

Cette espèce semble donc extrêment limitée dans ses choix trophiques ainsi que dans sa répartition, du fait de son hôte. *S. smiti* est très proche morphologiquement de *S. fonquerniei* par rapport aux autres espèces du genre. Du fait de sa monoxénie, son rôle est nul dans la transmission de la peste.

Synopsyllus estradei Klein, 1964

Les hôtes sont nombreux et si *Rattus rattus* est l'hôte principal, les hôtes secondaires se trouvent fréquemment parmi les insectivores (*Microgale dobsoni*, *Hemicentetes nigriceps* fournissent les deux-tiers des spécimens capturés sur des hôtes endémiques). Les probables hôtes primitifs des Xenopsyllinae et des autres espèces du genre sont essentiellement des rongeurs, il faut donc supposer qu'il s'agit d'un phénomène de capture. La fréquente association de circulation de peste avec *S. estradei* est bien entendu liée à sa très forte liaison avec *Rattus rattus*. Néanmoins, comme pour *Dinopsyllus brachypecten* (voir plus loin) on peut se poser la question de la disparition de l'hôte primitif éventuel (*Eliurus minor*, *E. grandidieri*, *Gymnuromys roberti* ?) sous l'action de *Yersinia pestis* et son remplacement par *Rattus rattus* et les insectivores encore présents dans le milieu.

Répartition : endémique. La répartition de *S. estradei* est étendue du Nord (Betaolanana, Manongarivo) jusqu'aux marges Sud des Hautes Terres (massif de l'Andringitra). Le plus grand nombre de spécimens provient cependant de la zone centrale des Hautes Terres, notamment à partir de 1400 m. Il est important de noter que dans ces zones elle est, en forêt, souvent l'espèce largement majoritaire du genre *Synopsyllus*.

Ecologie : forêts d'altitude.

Rôle pestigène : A l'évidence, la forte association de *S. estradei*, en sympatrie fréquente avec *D. brachypecten*, sur *Rattus rattus*, réservoir de peste à Madagascar et sur des insectivores endémiques résistants au bacille, met cette puce en position épidémiologiquement dangereuse de vecteur de la peste dans les massifs forestiers d'altitude. Toutefois, sa compétence vectorielle n'a pas encore été étudiée au laboratoire.

Ambalamanakana – 1600m : sur *M. cowani* (1) : 1f ; sur *R. rattus* (18) : 11m, 23f.

Andrambovato : sur *Microgale talazaci* (1) : 1m.

Ankazomivady – 1670m : sur *Hemicentetes nigriceps* (5) : 7m, 14f ; sur *M. dobsoni* (1) : 1f ; sur *Mus musculus* (1) : 1f ; sur *R. rattus* (16) : 24m, 27f ; sur *S. setosus* (1) : 1f.

Betaolana 875m : sur *M. talazaci* (1) : 1f .

Betolana 1000m : sur *M. dobsoni* (1) : 1f.

Betaolana 1200m : sur *Eliurus minor* (1) : 1m.

Betaolana 1350m : sur *M. talazaci* (1) : 1m

Manambolo 1300m : sur *E. tanala* (1) : 1f

Manambolo 1600m : sur *E. tanala* (2) : 2f ; sur *M. dobsoni* (1) : 1f ; sur *M. parvula* (1) : 1m.

Manongarivo 1600m : sur *Microgale soricoides* (1) : 1f ; sur *R. rattus* (1) : 1m

Ravaro 1500m : sur *M. dobsoni* (7) : 6m , 7f ; sur *Microgale longicaudata* (1) : 1m ; sur *Oryzorictes hova* (3) : 4f ; sur *R. rattus* (70) : 82m, 147f ; sur *T. ecaudatus* (2) : 2m, 2f.

Tsinjoarivo 1550m : sur *E. minor* (1) : 1f ; sur *H. nigriceps* (1) : 2m, 1f ; sur *M. dobsoni* (9) : 8m, 5f ; sur *M. gracilis* (1) : 1m ; sur *R. rattus* (23) : 22m, 16f.

Tsinjoarivo 1400m : sur *E. grandidieri* (1) : 1m ; sur *Gymnuromys roberti* (1) : 1f ; sur *M. dobsoni* (4) : 3m, 2f ; sur *M. fotsifotsy* (1) : 1f ; sur *M. gymnorhyncha* (1) : 2m ; sur *M. soricoides* (1) : 1f ; sur *Microgale thomasi* (1) : 1f ; sur *R. rattus* (10) : 11m, 11f ; sur *S. setosus* (1) : 1f.

Synopsyllus girardi Klein, 1966

Sur les 16 hôtes parasités, 11 sont des rongeurs endémiques, dont 10 du genre *Eliurus*, comme l'hôte des spécimens-types. Au regard de sa large répartition, *Eliurus majori* pourrait être l'hôte primitif ou *Eliurus tanala*, à une altitude plus faible.

Répartition : Originellement capturée dans la zone d'Anjozorobe, sa répartition s'accroit maintenant du Nord au Sud de l'île, dans les zones au moins supérieures à 1000m. Il faut cependant noter que les spécimens des massifs les plus septentrionaux (Manongarivo, Anjahanaribe-Sud) n'ont été capturés qu'à des altitudes élevées (1600m).

Ecologie : forêt, sols latéritiques.

Récapitulatif des captures en milieu forestier :

Andrambovato – 1075m : sur *Hemicentetes semispinosus* (1) : 2f ; sur *N. rufus* (1) : 1m

Anjanaharibe Sud – 1600m : sur *E. majori* (2) : 1m, 1f.

Manambolo – 1300m : sur *E. tanala* (1) : 1m, 4f.

Manambolo – 1600m : sur *E. majori* (3) : 2m, 4f

Manongarivo – 1600m : sur *E. majori* (1) : 1f

Tsinjoarivo – 1400m : sur *R. rattus* (1) : 1m ; sur *Microgale gymnorhyncha* (1) : 1m ; sur *E. majori* (1) : 1f ; sur *E. grandidieri* (1) : 1f

Tsinjoarivo – 1550m : sur *R. rattus* (1) : 1f

Vinanitelo – 1100m : sur *E. tanala* (1) : 2m, 2f ; sur *R. rattus* (1) : 1f.

Synopsyllus robici Klein, 1966

Hôtes : *Rattus rattus*

Répartition : endémique

Ecologie : mal précisée, probablement forêt d'altitude.

Aucun nouveau spécimen n'a été découvert. Son aire de répartition semble limitée au massif de l'Ankaratra, à des altitudes relativement élevées, au moins supérieures à 1500m car des prospections dans d'autres massifs des hautes terres à une altitude comparable ont été infructueuses. La question de l'hôte primitif et du rôle joué par le faux peigne du sternite VIII reste donc entière.

Ctenophthalmidae

Les **Ctenophthalmidae** sont représentés à Madagascar par une seule sous-famille afrotropicale, les Dinopsyllinae, qui ne compte qu'un seul genre, *Dinopsyllus*.

Genre *Dinopsyllus* Jordan & Rothschild, 1913

Ce sont de grandes puces de couleur brun foncé et, pour le sous-genre *Dinopsyllus* Jordan & Rothschild, 1913 qui nous intéresse, caractérisées par un peigne génal vertical de cinq dents. Elles présentent parfois un comportement d'immobilité lorsqu'elles sont récoltées sur les hôtes, en mimétisme avec les éléments végétaux de la litière, comportement fréquent chez d'autres Hystrichopsyllidae et/ou Ctenophtahlmidae, et même Ceratophyllinae.

En Afrique, la majorité des espèces du genre ont été récoltées sur des plateaux ou en altitude. Sur 25 espèces décrites dans la Collection Rothschild (Hopkins & Rothschild, 1966) et les deux espèces décrites par Beaucournu & Rahm (1975), les séries types proviennent d'une altitude supérieure ou égale à 2000 m dans 11 cas, comprise entre 1000 et 1999 m dans 8 cas et la notion de " mont " ou " plateau " apparait sans altitude précise dans 3 cas ; enfin les 5 autres espèces non liées à l'altitude sont toutes limitées à l'Afrique australe. Les trois espèces de Madagascar ne se rencontrent que sur les Hautes Terres Centrales ou dans le massif du Tsaratanana au Nord de l'île (Beaucournu & Fontenille, 1993). En dehors de la série-type de *D. brachypecten*, la plupart des captures des spécimens de ce genre à Madagascar ont été effectuées en milieu forestier, peu anthropisé.

Dinopsyllus brachypecten Smit, 1951

Synonymies : *Dinopsyllus lypusus*, Roubaud et Mezger, 1934 (err. det.) ; *Dinopsyllus lypusus*, Robic, 1952 (err. det.) ; *Dinopsyllus lypusus* Jordan et Rothschild, 1913 (*in* De Meillon, 1950 ; Lumaret, 1962).

Hôtes : l'hôte principal bien que secondaire apparaît comme étant *Rattus rattus*. Plusieurs hôtes endémiques ont été retrouvés, notamment parmi les insectivores Tenrecinae, comme noté précedemment.

Ambalamanakana 1600m : sur *R. rattus* (11) : 9m, 14f.

Ankazomivady 1670m : sur *R. rattus* (9) : 12m, 9f ; sur *Hemicentetes nigriceps* (6) : 10m, 11f

Ravaro 1500m : sur *R. rattus* (1) : 1m, 3f

Tsinjoarivo 1550m : sur *H. nigriceps* (1) : 9m, 5f ; sur *H. semispinosus* (2) : 2f ; sur *M. dobsoni* (1) : 1m ; sur *M. gracilis* (1) : 1m, 1f ; sur *R. rattus* (22) : 29m, 30f.

Tsinjoarivo 1400m : sur *H. semispinosus* (1) : 1m ; sur *M. dobsoni* (2) : 2f ; sur *R. rattus* (18) : 21m, 20f.

Répartition : endémique. La répartition actuelle de *D. brachypecten* s'étend sur les Hautes Terres Centrales jusque dans sa partie la plus méridionale (Ravaro, massif de l'Andringitra), en syntopie avec *D. flacourti*.

Ecologie : forêt d'altitude

Dinopsyllus flacourti Klein, 1966

Hôtes :

Nous avons récolté 22 specimens de *D. flacourti* récoltés sur 13 *Nesomys rufus* et 22 autres spécimens sur 14 *Rattus rattus*. Ceci confirme à l'évidence *Nesomys rufus* comme hôte primitif (Klein, 1965c).

Manambolo 1300m : sur *N. rufus* (1) : 1f.

Manambolo 1600m : sur *N. rufus* (10) : 10m, 8f, 1 indet.

Ravaro 1500m : sur *R. rattus* (14) : 6m, 16f.

Vinanitelo 1000 m : sur *N. rufus* (2) :2f.

Répartition :

Connue initialement uniquement de la station-type d'Analavory, à une altitude inférieure ou proche de 1000m, cette espèce voit sa répartition s'étendre vers le Sud, soit sur les contre-forts orientaux des Hautes Terres centrales dans un milieu proche de la station type (Vinanantelo) à une altitude de 1000m, soit au niveau du massif de l'Andringitra (Manambolo, Ravaro), plus au Sud, cette fois -ci à des altitudes plus élevées (1300 à 1600m).

Dinopsyllus tsaratananae Klein, 1968

Hôtes : l'hôte type est *Rattus rattus*.

Répartition : endémique.
Cette espèce n'a été capturée qu'une seule autre fois (1 mâle - SMG 11165), à Anjanaharibe Sud, à proximité du massif du Tsaratanana, lieu de description du type (à 2000m). L'altitude de capture est cette fois plus faible (1600m). Il semble donc que la répartition de cette espèce rare se limite, pour l'instant, au massif septentrional.
Le seul rongeur endémique et donc hôte primitif éventuel retrouvé porteur de cette espèce est *Brachyuromys ramirohatra*, dont la répartition est très réduite sur les Hautes Terres.

Au total, pour cette sous-famille d'origine africaine, il n'y a guère que *D . flacourti* pour lequel l'hôte primitif ne fait pas de doute. Si l'on prend comme hypothèse que les Dinopsyllinae sont inféodées aux rongeurs comme c'est toujours le cas en Afrique continentale, la présence en abondance sur certains Tenrecinae (notamment *Hemicentetes nigriceps*) de *D. brachypecten* suppose un transfert horizontal de cette espèce d'un rongeur endémique inconnu à cet insectivore à une période qu'il est difficile de dater. Il est également important de noter que cette espèce est présente dans plusieurs forêts où la peste circule ou a circulé (Duchemin *et al.*, en préparation). En dehors du rôle vecteur potentiel, comme il a été supposé pour d'autres espèces du genre dans la région des grands lacs (Tanzanie, (Kilonzo *et al.*, 1992 ; Njunwa *et al.*, 1989) et Angola (Ribeiro, 1974)), cette particularité peut, étant donné la forte sensibilité des rongeurs malgaches au bacille de la peste (Brygoo, 1966), créer un biais de recrutement parmi les hôtes. Les rongeurs endémiques sensibles disparus, ne restent comme hôtes potentiels que les Tenrecidae, nettement plus résistants à la peste ou *Rattus rattus* dont la dynamique de population permet une colonisation rapide des niches écologiques laissées vacantes (Duplantier *et al.*, 2003), y compris leurs ectoparasites.
Nos récoltes en milieu villageois ou urbain n'ont jamais permis de retrouver des spécimens de *Dinopsyllus*, notamment *D. brachypecten* et cette dernière espèce semble un bon marqueur, pour les rats capturés, de la fréquentation de milieux forestiers. La répartition des Dinopsyllinae malgaches se limite aux forêts d'altitude supérieure ou proche de 1000m.
Ce genre constitue, au sens de Griswold (2000), un genre afro-montagnard. Ce qualificatif correspond, non pas à une présence limitée par une altitude minimale mais à une distribution de taxons apparentés sur des massifs isolés africains. Par définition, les espèces du genre *Dinopsyllus* sont apparentées et toutes, avec l'exception citée plus haut du Sud de l'Afrique, sont situées en altitude avec des aires de répartition différentes sur des massifs différents. Ce modèle de vicariance Afrique / Madagascar est retrouvé pour certaines araignées

Cyatholipidae, Zorocratidae et Phyxelididae par Griswold (2000) qui rattache ce modèle à celui proposé par Yoder *et al*. (1996) pour les Lémuriens, daté de l'Eocène.

Ceratophyllidae

Des trois sous-familles de **Ceratophyllidae**, seule celle des Leptopsyllinae est présente à Madagascar avec trois genres. *Leptopsylla* Jordan & Rothschild, 1911 genre surtout paléarctique, ne compte qu'une espèce à Madagascar : *L. segnis* (Schönherr, 1811), puce cosmopolite liée principalement à la souris domestique, *Mus musculus,* et aux rongeurs commensaux des zones urbaines ou rurales.

Deux autres genres sont endémiques, *Paractenopsyllus* et *Tsaractenus*.

Le genre endémique *Paractenopsyllus* compte à présent 17 espèces, toutes récoltées sur des micromammifères (rongeurs et Tenrecidae) de forêts d'altitude, que ce soit sur les hautes terres centrales ou dans les massifs septentrionaux. Il faut noter qu'un grand nombre d'espèces de la sous-famille des Leptopsyllinae se rencontrent dans la zone holarctique (genre *Peromyscopsylla*) ou, dans les autres régions, souvent sur des massifs montagneux. Une exception à cette règle concerne *L. segnis*, citée plus haut, largement répartie car liée aux rongeurs commensaux.

Les genres *Paractenopsyllus* et *Tsaractenus* présentent une radiation certaine à Madagascar. Les seuls taxons africains de cette sous-famille (Leptopsyllinae) appartiennent au genre *Leptopsylla* et, morphologiquement, sont évidemment plus proches des espèces congénériques paléarctiques que des genres endémiques malgaches.

Les hôtes habituels de cette sous-famille sont des rongeurs. Seuls le genre *Cratynius* Jordan, 1933 morphologiquement proche, mais néanmoins classé dans une tribu différente (Tableau 2), et deux espèces de *Leptopsylla*, *L. algira* Jordan & Rothschild, 1912 et *L. putoraki* Ioff, 1950*,* parasitent des Insectivores (Hopkins & Rothschild, 1971 ; Beaucournu, 1990). Cependant, à Madagascar, les genres *Paractenopsyllus* et *Tsaractenus* sont régulièrement capturé sur des Tenrecidae, insectivores endémiques et pourrait compter parmi ceux-ci des hôtes primitifs de plusieurs de ses espèces.

Leptopsyllinae

Genre *Leptopsylla* Jordan & Rothschild, 1911

Leptopsylla segnis (Schönherr, 1811)

Synonymies : *Ctenopsylla musculi*, *auct*. ; *Leptopsylla musculi*, *auct*., *Leptopsylla segnis* (S.) , De Meillon, 1950.

Hôtes : *Mus musculus, M. m. gentilulus* à Madagascar (Duplantier *et al*., 2002)

Répartition : surtout les zones urbaines, essentiellement sur les hautes terres, dans la province d'Antananarivo : Antananarivo (De Meillon, 1950 ; Klein & Uilenberg, 1966 ; Coulanges, 1989), Itasy (Brygoo et Rajenison, 1960), Ankazobe et Carion (Duchemin *et al.*, non publié)

Genre *Paractenopsyllus* Wagner, 1938

Ce genre présente maintenant 17 espèces. La radiation spécifique est forte à Madgascar. Ce genre parasite aussi bien des rongeurs que des insectivores endémiques et leur biotope habituel ne concerne que les forêt primaires peu ou moyennement modifiées, à une altitude toujours supérieure ou proche de 800m.

Sous-genre *Paractenopsyllus*

Paractenopsyllus kerguisteli Wagner, 1938

Synonymies : *Ctenopsylla madagascariensis*, Roubaud (*nomen nudum* ; taxon non publié) ; *Paractenopsyllus kerguisteli* W. ; *Paractenopsylla kerguisteli* W., De Meillon, 1950.

Hôtes : *Rattus rattus*, *Tenrec ecaudatus*, *Nesoryctes* (*recte Oryzorictes*) *tetradactylus* (*recte hova* ?), *Microgale dobsoni*. Les hôtes endémiques sont donc tous des insectivores.

Répartition (Fig. 75a): Hautes Terres Centrales (Ambositra, Antsirabe) et pente orientale (Andasibe, Rogez), Vinanitelo (Grandidier, 24/9/1898) 3 specimens sur *Oryzorictes tetradactylus*.

Pas de nouveau spécimen collecté.

Paractenopsyllus pauliani Lumaret, 1962

Synonymies : *Paractenopsyllus kerguisteli*, *pro parte*, spécimens de Roubaud & Girard, 1943 : Klein & Grenier, 1969.

Hôtes

Répartition (Fig. 75c) : Ifanadiana (type), Ambinaninandro (Ifanadiana) (Klein & Grenier, 1965), Perinet (Klein, 1964), Rogez (Klein & Grenier, 1969 ; Roubaud & Girard, 1943)

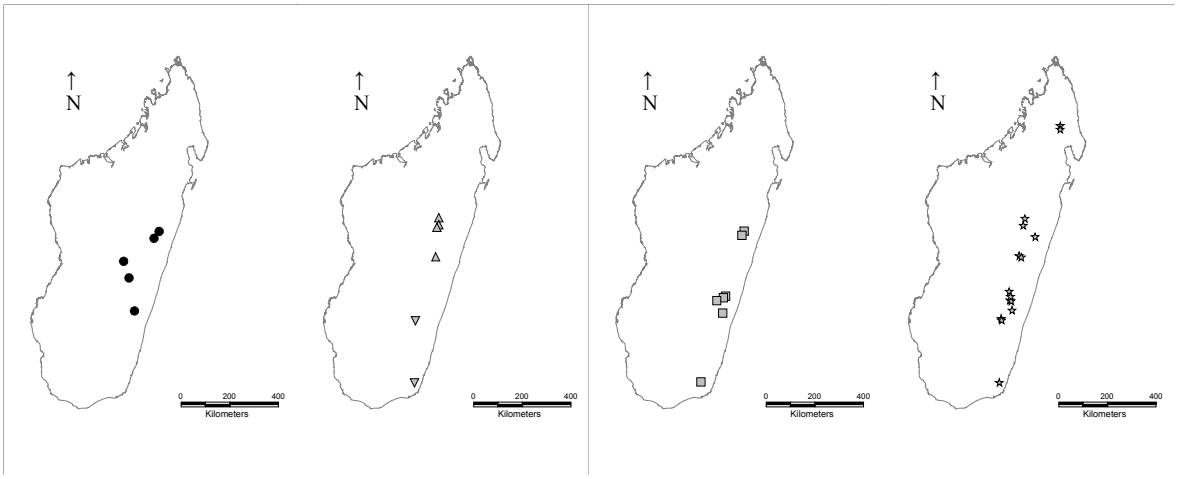
Hôte : *Eliurus myoxinus*. Nos captures n'ont permis d'identifier comme hôtes que des insectivores du genre *Microgale* et un rat noir. Il faut noter que dans deux sites forestiers sur trois, la peste a sévi ou sévissait, avec une faune de rongeurs extrêmement pauvre voire absente. Dans le foyer de peste actif d'Ikongo (Duplantier *et al*., 2001), *P. pauliani* a été la seule puce retrouvée en forêt, quatre spécimens portés par un *Microgale talazaci*, espèce dont des spécimens ont été retrouvés porteurs d'anticorps dirigés contre *Yersinia pestis*, arguments pour un rôle potentiellement vecteur de peste pour *P. pauliani*.

Andohahela 1500m : sur *Rattus rattus* (1) : 1f
Andrambovato 1000m : sur *Microgale fotsifotsy* (1) : 1f ; sur *Microgale longicaudata* (1) : 1f ; sur *Microgale soricoides* (1) : 1f
Ikongo 800m : sur *Microgale talazaci* : 4m

Paractenopsyllus grandidieri Klein, 1965

Répartition (Fig. 75b) : Analavory, Amboasary-Est (Klein, 1965a), Managamila (Anjozorobe) (Hopkins & Rothschild, 1971), Tsinjoarivo (1400m) et plus, au Sud, Andringitra et Marohosy, à des altitudes relativement basses (800 et 725m). A noter que les deux derniers sites, très méridionaux par raport aux précédents montrent des spécimens avec des lobes uniques des sternites VII des femelles très nettement allongés, sans mâles associés (voir *P. oconnori*).
Hôtes : *Rattus rattus*, l'hôte -type est décrit comme *Eliurus myoxinus*, identification peut-être caduque, peut-être *E. majori* (nos collections) ou *E. tanala*, à noter *Gymnuromus roberti* et *Nesomys rufus*, rongeurs endémiques et *Microgale fostsifotsy*, insectivore.

Tsinjoarivo 1400m : sur *Eliurus majori* (1) : 2f ; sur *Gymnuromys roberti* (1) : 1f ; sur *Microgale fotsifotsy* (1) : 1f ; sur *R. rattus* (1) : 1f
Andringitra 800m : sur *N. rufus* (1) : 1f
Marohosy 725m : sur *E. tanala* (1) : 2f



75a P. *kerguisteli* 75b. *P. grandidieri* 75c. *P. pauliani* 75d. *P. petiti*

Figure 75. Répartition géographique de *P. kerguisteli*, *P. grandidieri*, *P. pauliani* et *P. petiti*

Paractenopsyllus petiti Klein, 1965

Répartition : Amboasary-Est, Analavory (Klein, 1965a), Perinet (Beaucournu et Fontenille, 1993). Nos captures permettent d'étendre considérablement l'aire de répartition (Fig. 75d) de cette espèce que l'on retrouve du Nord de Madagascar jusqu'au sud des Hautes Terres Centrales. L'altitude de récolte s'étend de 600 m jusqu'à 1600 m.

Hôtes : hôte-type *Nesogale* (*recte Microgale*) *dobsoni* ; un seul exemplaire sur *Nesomys rufus*. Nos collections ont permis de récolter 166 specimens dont 5 seulement proviennent de rongeurs endémiques, (*Eliurus minor*, *E. webbi*, *E. tanala* et *Nesomys rufus*). *Microgale dobsoni* et *M. taiva* semblent être des hôtes de choix, ainsi que *M. drouhardi*, *M. gymnorhyncha* et *M. thomasi*.

Andrambovato 600m : sur *Eliurus webbi* (1) : 1m

Andrambovato 1000m : sur *E. tanala* (1) : 1f ; sur *Microgale dobsoni* (1) : 2f ; sur *M. gymnorhyncha* (1) : 1m ; sur *M. soricoides* (1) : 1f ; sur *M. thomasi* (2) : 1m, 1f.

Anjanaharibe Sud 1200m : sur *M. dobsoni* (1) : 1f ; sur *M. soricoides* (1) : 1m

Betaolana 1200m : sur *E. minor* (1) : 1m

Vohipara 1200m : sur *M. dobsoni* (1) : 1m

Marohosy 725m : sur *M. thomasi* (4) : 3m, 2f

Manambolo 1200m : sur *M. gymnorhyncha* (1) : 2f ; sur *M. parvula* (1) : 1f ; sur *M. pusilla* (1) : 1m ; sur *M. taiva* (1), 1m, 2f.

Manambolo 1600m : sur *M. cowani* (2) : 1m, 1f ; sur *M. dobsoni* (2) : 7m, 4f ; sur *M. gracilis* (1) : 1m ; sur *M. parvula* (1) : 1m ; sur *M. taiva* (4) : 3m, 6f.
Tsinjoarivo 1550m : sur *M. cowani* (1) : 1f ; sur *M. dobsoni* (16) : 24m, 11f ; sur *M. gracilis* (1) : 1f ; sur *R. rattus* (3) : 1m, 2f
Tsinjoarivo 1400m : sur *M. dobsoni* (13) : 18m, 17f ; sur *M. gymnorhyncha* (1) : 1f ; sur *M. longicaudata* (1) : 1m ; sur *M. taiva* (4) : 4m, 10f ; sur *M. thomasi* (3) : 2m, 2f.
Vatoharanana : sur *M. taiva* (1) : 1m ; sur *R. rattus* (1) : 2m, 8f.
Vinanitelo : sur *E. tanala* (1) : 1m ; sur *M. drouhardi* (3) : 2m, 3f ; sur *M. taiva* (3) : 5m.

Paractenopsyllus viettei Klein, 1965

Répartition (Fig. 76a) : localité-type : Antsampandrano (Ankaratra 1800m, Klein 1965a, Klein & Uilenberg, 1966), Antsirabe, 2000m, Fisakana, (Fandriana), (Hopkins & Rothschild, 1971), Ravaro 1500m et Andringitra 2050m.
Hôtes : Les hôtes déterminés des captures antérieures étaient tous des *Rattus rattus*. Nous ajoutons *Microgale dobsoni*, comme espèce la plus parasitée de nos récoltes et de manière ponctuelle mais intéressante, le rongeur endémique *Brachyuromys betsiloensis*.

Ravaro 1500m : sur *M. dobsoni* (3) : 4m, 4f, 1 indet., sur *R. rattus* (1) : 1 indet.
Andringitra 2050m : sur *Brachyuromys betsiloensis* (1) : 1f

Paractenopsyllus vauceli Klein, 1965

Répartition (Fig. 76b) : Analavory et Amboasary-Est (Klein, 1965b), Hautes Terres Centrales (Tsinjoarivo, Andringitra, Ambositra) y compris dans leurs parties les plus méridionales, récoltées à une altitude élevée variant de 1300 à 1875m.
Hôtes : *Microgale dobsoni* est proposé comme hôte primitif. Les captures récentes le retrouvent comme hôte le plus fréquent tandis *M. gymnorhyncha* est l'espèce la plus fortement parasitée. L'hôte primitif est de toute évidence un insectivore endémique du genre *Microgale* et séjournant en altitude. Seuls 3 spécimens ont été récoltés sur des rongeurs endémiques.

Amblamanakana 1600m : sur *Microgale cowani* (4) : 3m, 7f ; sur *M. dobsoni* (1) : 1m ; sur *M. gymnorhyncha* (2) : 10m, 11f ; sur *R. rattus* (1) : 1m.
Ankazomivady 1670m : sur *Hemicentetes nigriceps* (2) : 1m, 4f ; sur *M. dobsoni* (3) : 2m, 3f.
Andohahela 1500m : sur *M. longicaudata* (1) : 1f
Andohahela 1875m : sur *Oryzorictes hova* (1) : 1f
Manambolo 1300m : sur *M. cowani* (4) : 2m, 2f.
Manambolo 1600m : sur *M. cowani* (2) : 2f ; sur *M. dobsoni* (2) : 3m ; sur *M. gracilis* (1) : 1f ; sur *M. parvula* (1) : 1f ; sur *M. soricoides* (2) : 1m, 1f ; sur *Nesomys rufus* (2) : 1m, 1f.
Tsinjoarivo 1550m : sur *H. nigriceps* (1) : 1m ; sur *M. dobsoni* (13) : 13m, 9f ; sur *M. gracilis* (1) : 1m, 1f ; sur *R. rattus* (4) : 1m, 3f.
Tsinjoarivo 1400m : sur *E. majori* (1) : 1m ; sur *H. semispinosus* (1) : 1m ; sur *M. cowani* (8) : 14m, 16f ; sur *M. dobsoni* (24) : 46m, 27f ; sur *M. fotsifotsy* (4) : 5m, 1f ; sur *M. gracilis* (1) : 1f ; sur *M. gymnorhyncha* (4) : 3m, 3f ; sur *M. longicaudata* (2) : 2m ; sur *M. soricoides* (3) : 5m ; sur *M. taiva* (1) : 1f ; sur *M. thomasi* (9) : 13m, 12f ; sur *O. hova* (1) : 1f ; sur *R. rattus* (2) : 1m, 1f.

Paractenopsyllus randrianasoloi Klein, 1968

Répartition : espèce décrite du massif du Tsaratanana (Nord de Madagascar) à une altitude de 1500 et 2000m (Klein, 1967). Les captures récentes ont permis d'étendre considérablement son aire de répartition. Elle est présente dans tous les massifs du Nord de l'île sauf le Marojejy (mais les prospections n'y sont peut-être pas complètes), à des altitudes variant de 875m (Betaolanana) à 2000m (Tsaratanana), elle est également retrouvée sur les hautes terres centrales, à une altitude n'excédant pas 1400m, au niveau du corridor forestier qui va de Tsinjoarivo jusqu'aux pieds de l'Andringitra. Cet éventail de répartition spatiale (Fig. 76c) mais aussi altitudinale, rare dans le genre, est un sujet d'interrogation sur l'homogénité de ce taxon.

Hôtes :

L'hôte primitif appartient aux rongeurs endémiques et sans doute au genre *Eliurus*. Les espèces hôtes majoritaires sont *E. tanala* et *E. minor* aux altitudes les plus basses tandis qu'aux altitudes plus élevées, ce sont *E. grandidieri* ou *E majori* et bien entendu *Rattus rattus*

qui hébergeraient cette puce.

Andrambovato 1075m : sur *Eliurus minor* (1) : 1m ; sur *E. tanala* (1) : 1f ; sur *E. webbi* (1) : 1m ; sur *Microgale talazaci* (1) : 1f ; sur *M. thomasi* (1) : 1f ; sur *Nesomys rufus* (1) : 1m.

Anjanaharibe Sud 1600m : sur *E. grandidieri* (2) : 1m, 1f ; sur *E. majori* (1) : 1m.

Betaolana 875m : Sur *E. webbi* (1) : 1m.

Betaolana 1250m : sur *E. minor* (1) : 2f ; sur *E. tanala* (2) : 1m, 1f ; sur *E. webbi* (2) : 2m

Betaolana 1350m : sur *E. grandidieri* (1) : 1f

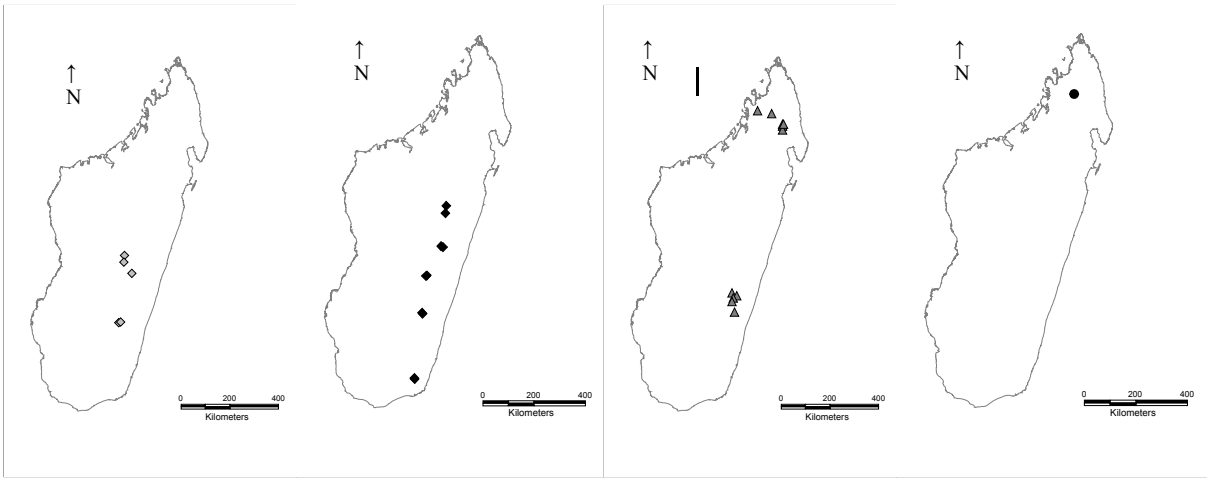
Ranomafana 950m : sur *E. minor* (1) : 2f

Vohipara 1225m : sur *E. tanala* (1) : 1m

Manongarivo 1600m : sur *E. grandidieri* (1) : 1m, 1f ; sur *R. rattus* (4) : 2m, 3f.

Vatoharanana 1025m : sur *E. minor* (3) : 3m, 3f ; sur *E. tanala* (13) : 18m, 13f.

Vinanitelo 1100m : sur *E. majori* (1) : 1m ; sur *E. minor* (2) : 1m, 1f ; sur *E. tanala* (1) : 2f ; sur *Gymnuromys roberti* (1) : 1f ; sur *Microgale parvula* (2) : 2m.



76a : *P. viettei* 76b: *P. vauceli* 76c: *P. randrianasoloi* 76d : *P.albignaci*

Figure 76. Répartition géographique de *P. viettei, P. vauceli, P. randrianasoloi* et *P.albignaci*

Paractenopsyllus albignaci Klein, 1968

Hôtes : *Microgale sp*. , probablement 2 espèces hôtes possibles.

Répartition (Fig. 76d) : Massif du Tsaratanana aux altitudes de 2400 et 2500m

Paractenopsyllus rouxi (in MS) Duchemin, sous presse

Cette espèce est proche morphologiquement de *P. grandidieri*.

Si l'on excepte le rat noir *Rattus rattus*, les hôtes endémiques sont des rongeurs du genre *Eliurus* (*E. tanala*, *E. majori*). Il convient cependant de noter que les captures réalisées sur des Tenrecinae (*Hemicentetes nigriceps*, *Setifer setosus*) l'ont été dans une forêt où la peste sévissait de manière intense. Les rongeurs endémiques capturés ont été extrêmement rares et il est très probable que les hôtes habituels de cette puce, s'ils étaient des rongeurs endémiques, fussent exterminés par la peste et que les insectivores aient alors servi de refuges ou d'hôtes vicariants. On remarque en effet que, dans les autres sites, *P. rouxi* (in MS) n'a été capturé que sur des rongeurs. Nous proposons donc comme hôte primitif, *Eliurus majori* et *E. tanala*. La différence entre les deux rongeurs, pouvant s'expliquer par un préférendum altitudinal.

Répartition (Fig. 77a) :
P. rouxi (in MS) semble présenter une répartition relativement large sur la partie Sud des Hautes Terres, à partir du sud d'Ambositra jusque dans l'Andringitra. Il est présent d'une altitude de 1200m dans l'Andringitra jusqu'à 1700m plus au Nord. Son biotope habituel semble être les forêts humides d'altitude (forêts à mousses et lichens) et, dans sa limite de répartition Sud, les forêts plus basses.

Ankazomivady 1670m: sur *H. nigriceps* (3) : 6m, 2f ; sur *R. rattus* (3) : 3f ; sur *S. setosus* (1) : 1m.
Andringitra 1210m : sur *E. tanala* (3) : 2m, 2f.
Andringitra 1625m : sur *E. majori* (1) : 1f.
Manambolo 1200m : sur *E. tanala* (1) : 1f.
Manambolo 1600m : sur *E. majori* (1) : 4m, 2f ; sur *E. tanala* (1) : 1m, 1f

Paractenopsyllus duplantieri (in MS) Duchemin, sous presse

Elle est proche sur le plan de la taille et de la sétation de *P. juliamarinus* (in MS).
Les hôtes principaux et probablement primitifs de cette espèce se comptent à l'évidence parmi les Oryzorictinae, les espèces les plus parasitées étant *Microgale dobsoni*, *M. longicaudata* et *M. taiva*.
Sa répartition (Fig. 77b) semble limitée aux Hautes terres centrales à une altitude comprise entre 1100 et 1625m.

Andringitra 1625m : sur *M. longicaudata* (1) : 1f

Tsinjoarivo 1400m : sur *M. cowani* (3) : 2m, 1f ; sur *M. dobsoni* (6) : 4m, 2f ; sur *M. fotsifotsy* (1) : 1m ; sur *M. longicaudata* (4) : 5m, 1f ; sur M. *soricoides* (1) : 1m ; sur *M. taiva* (3) : 2m, 2f ; sur *M. thomasi* (1) : 1f ; sur *O. hova* (1) : 1m.

Vinanitelo 1100m : sur *M. drouhardi* (1) : 1f ; sur *M. taiva* (1) : 1m.

Paractenopsyllus juliamarinus (in MS) Duchemin, sous presse

Cette espèce de petite taille est proche quant à sa forme générale et sa sétation de *P. duplantieri* (in MS).

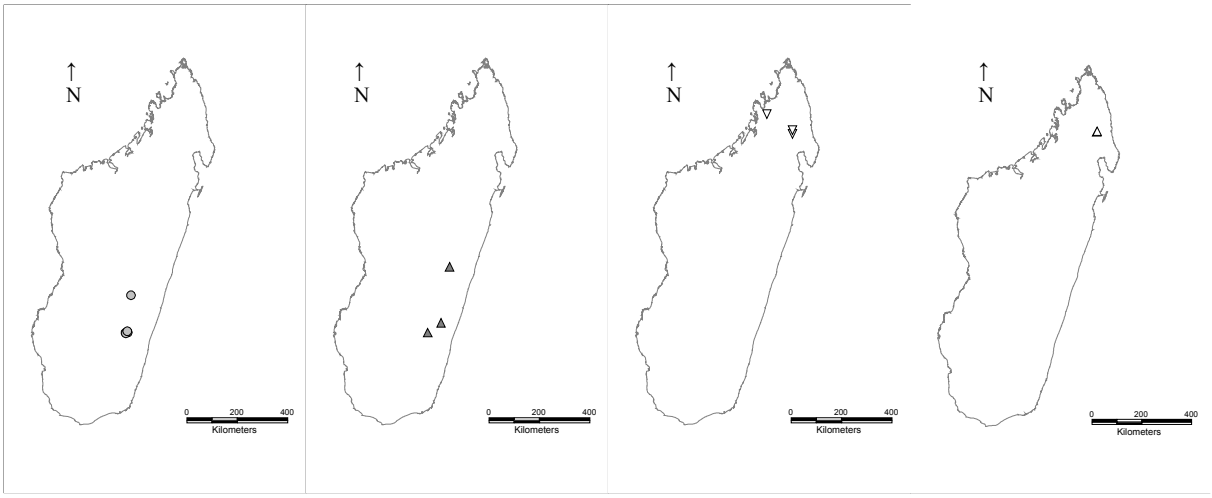
L'hôte principal et primitif appartient aussi au genre *Microgale*, tout comme *P. duplantieri* (in MS), parmi les espèces : *M. dobsoni*, *M. cowani* et *M. longicaudata*. A noter néanmoins une capture sur un *Eliurus grandidieri*

Répartition (Fig. 77c) : Cette espèce n'a été capturée que dans des massifs forestiers du Nord de l'île à une altitude comprise entre 1200 et 1600m.

Anjanaharibe Sud 1600m : sur *E. grandidieri* (1) : 1f

Betaolana 1200m : sur *M. longicaudata* (1) : 1m

Manongarivo 1600m : sur *M. cowani* (3) : 3m, 2f ; sur *M. dobsoni* (4) : 4m, 2f ; sur *M. longicaudata* (1) : 2m, 1f.



77a : *P. rouxi* (in MS) 77b : *P. duplantieri* (in MS) 77c : *P. juliamarinus* (in MS) 77d : *P. gemelli* (in MS)

Figure 77. Répartition géographique de *P. rouxi* (in MS), *P. duplantieri* (in MS), *P. juliamarinus* (in MS) et *P. gemelli* (in MS)

Paractenopsyllus gemelli (in MS) Duchemin, sous presse

Puce de grande taille, espèce abondante dans le site où ont été capturés les spécimens types. Elle se rapproche globalement de *P. randrianasoloi*.

Les hôtes de cette puce appartiennent tous au genre *Eliurus*, notamment *E. myoxinus* mais aussi sur *E. tanala*, *E. webbi* et deux spécimens sur *E. grandidieri*. L'aire de répartition (Fig. 77d) de cette espèce est pour l'instant limitée au massif du Marojejy, à une altitude relativement basse (800m) sauf 2 spécimens capturés à 1200m.

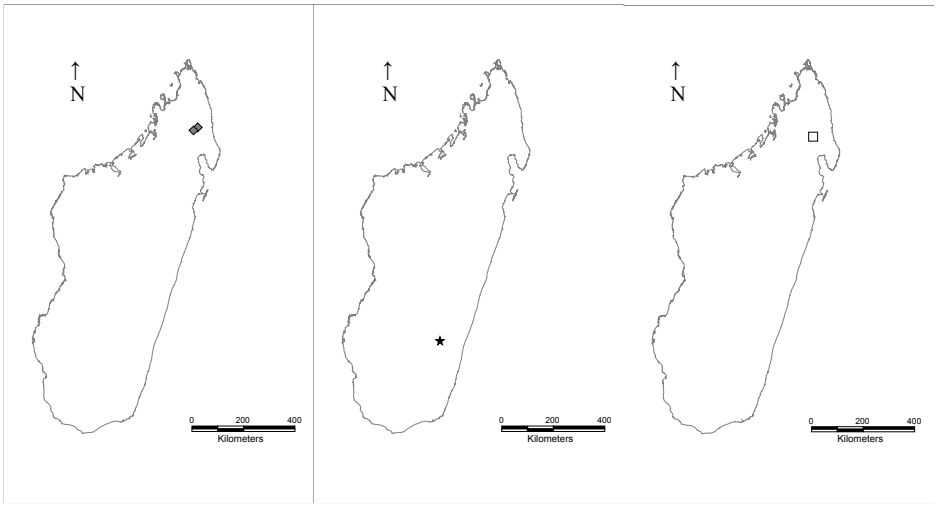
Marojejy 800m : sur *E. myoxinus* (10) : 44m, 36f ; sur *E. sp.* (1) : 1m ; sur *E. tanala* (2) : 2m, 1f ; sur *E. webbi* (2) : 3m, 5f.

Marojejy 1200m : sur *E. grandidieri* (1) : 2m.

Paractenopsyllus ratovonjatoi (in MS) Duchemin, sous presse

Espèce de taille moyenne, se rapprochant de *P petiti* quant à la sétation et à la forme de la spermathèque.

Les hôtes habituels appartiennent manifestement au genre *Microgale*, les espèces les plus parasitées étant *M. taiva* et *M talazaci*.



78a : *P. ratovonjatoi* (in MS) 78b *: P. oconnori* (in MS) 78c : *P. beaucournui* (in MS)

Figure 78. Répartition géographique de *P. ratovonjatoi* (in MS)*, P. oconnori* (in MS)*, P. beaucournui* (in MS)

L'aire de répartition (Fig. 78a) telle que nous la connaissons actuellement se limite au massif du Marojejy et à la région voisine Sud. L'altitude de capture se situe aux alentours de 1300m.
Betaolana 1350m : sur *M. cowani* (2) : 3m, 3f ; sur *M. dobsoni* (2) : 1m, 3f ; sur *M. taiva* (11) : 15m, 6f ; *M. talazaci* (2) : 3m, 4f ; sur *O. hova* (1) : 2m.
Marojejy 1200m : sur *M. fotsifotsy* (1) : 1f ; sur *M. gymnorhyncha* (1) : 1m ; sur *M. taiva* (3) : 3m, 5f ; sur *M. talazaci* (2) : 1m, 1f.

Paractenopsyllus oconnori (in MS) Duchemin, sous presse

Puce capturée en deux exemplaires, seul le mâle est connu.

Les deux spécimens ont été capturés sur *Eliurus tanala* et *E. webbi*, dans le massif de l'Andringitra (Fig. 78b), au Sud des Hautes Terres Centrales à une altitude de 800m, ce qui correspond à une altitude basse pour l'ensemble du genre.
Andringitra 800m : sur *E. tanala* (1) : 1m ; sur *E. webbi* (1) : 1m.
La présence de femelles identifiées comme *P. grandidieri* à cette altitude dans deux sites proches peut faire soulever l'hypothèse de grande ressemblance entre les femelles de *P. grandidieri* et celles de *P. oconnori* (in MS). La présence d'un lobe très allongé du sternite VII de ces femelles par rapport à la forme habituelle de *P. grandidieri* est un argument en cette faveur. De nouvelles captures dans ces milieux, rassemblant sur un même hôte mâle et femelle pourraient permettre d'aider à trancher cette question.

Paractenopsyllus beaucournui (in MS) Duchemin, sous presse

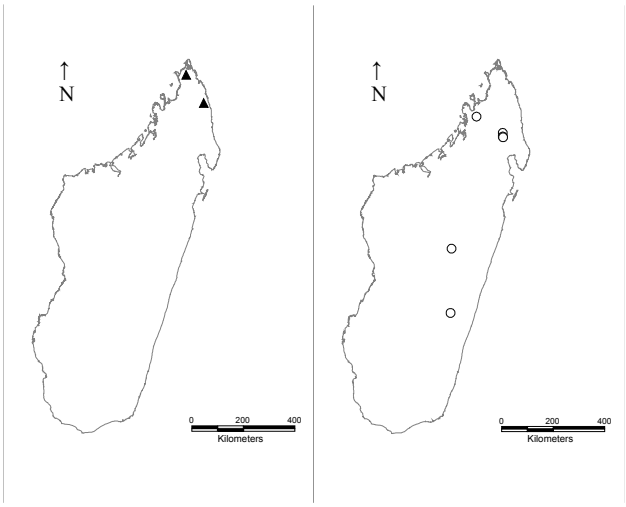
Puce connue seulement par son spécimen type mâle, capturé sur un *Rattus rattus* dans le massif d'Anjahanaribe-Sud à une altitude de 1550m (Fig. 78c). Cette espèce est remarquable par la présence, sur les premiers tergites abdominaux de plusieurs spinules marginales formant un court pseudo-peigne. Ces spinules marginales abdominales multiples ne se rencontre régulièrement que chez *P. viettei*, elles sont alors seulement doublées.

Paractenopsyllus raxworthyi (in MS) Duchemin, sous presse

Puce connue seulement par trois spécimens mâles. L'un des trois a été utilisé en biologie moléculaire par confusion avec *P. randrianasoloi* et seules les photos du spécimen sont à présent disponibles. Cette espèce est effectivement très proche sur le plan des paramères sexuels de P. *randrianasoloi* et de *P. gemelli* (in MS). Elle s'en différencie cependant par le nombre d'épines du peigne pronotal. Jusqu'ici, c'est une espèce limitée à des altitudes relativement basse dans les massifs du Nord (Fig. 79a).

Montagne d'Ambre 1000m : sur *Tenrec ecaudatus* (1) : 1m

Bezavona 580m : sur *M. brevicaudata* (1) : 2m



79a : *P. raxworthyi* (in MS) 79b : *P. goodmani*

Figure 79. Répartition géographique de *P. raxworthyi* (in MS) et *P. goodmani*

Sous-genre *Consobrinopsyllus* Duchemin, 2003

Paractenopsyllus goodmani Duchemin, 2003

Cette espèce très originale a permis de décrire le sous-genre *Consobrinopsyllus*.

Elle parasite essentiellement des *Microgale* et notamment *M. soricoides*. A noter une capture unique sur un *Eliurus grandidieri*.

Sa répartition (Fig. 79b) s'étend des massifs montagneux du Nord de Madagascar (Manongarivo, Betaolanana, Anjahanaribe-Sud) à une altitude variant de 1200 à 1600m jusque vers les contreforts orientaux des Hautes Terres, à une altitude d'environ 1000m (Vatoharanana / Mantady).

Anjanaharibe Sud 1200m : sur *M. fotsifotsy* (2) : 2f ; sur *M. soricoides* (3) : 2m, 4f.

Anjanaharibe Sud 1600m : *Eliurus grandidieri* (1) : 1f ; sur *M. soricoides* (1) : 1f.

Betaolana 1200m : sur *M. soricoides* (3) : 12m, 20f.

Mantady 1150m : sur *M. cowani*(1) : 1m ; sur *M. gracilis* (1) : 1m ; sur *M. soricoides* (4) : 5m, 2f.

Manongarivo 1600m : sur *M. cowani* (1) : 1f ; sur *M. longicaudata* (1) : 2f ; sur *M. soricoides* (2) : 1m, 3f.

Vatoharanana 1025m : sur *M. fotsifotsy* (1) : 1m ; sur *M. soricoides* (1) : 1m.

Genre *Tsaractenus* Klein 1968

Ce genre endémique se rapproche morphologiquement, et notamment par l'insertion de la coxa antérieure sur le prosternum, du genre malgache *Paractenopsyllus*, du genre oriental *Cratynius* et du genre holarctique *Peromyscopsylla*. Selon Klein (1968), il se distingue du genre *Paractenopsyllus* par la position du tubercule frontal et l'insertion de la rangée de soies frontale, plus postérieure que chez *Paractenopsyllus*. Nous ajoutons comme caractères différentiels : la proportion des soies antesensiliales qui, chez le mâle, présente les mêmes proportions que chez la femelle, la présence de trois soies sur le bord inférieur du fémur postérieur et l'absence de la première paire de soies plantaires latérales supérieures sur le cinquième segment du tarse postérieur, souvent en position plantaire chez *Paractenopsyllus*. Les spécimens du genre *Tsaractenus* ne présentent donc que quatre paires de soies latérales sur le cinquième segment du tarse postérieur.

Ce genre compte maintenant deux espèces, *T. grenieri* et *T. rodhaini*.

Tsaractenus grenieri Klein, 1968

Cette espèce n'est connue que par le mâle holotype, capturé à une altitude de 1500m sur un *Rattus rattus*, dans la massif du Tsaratanana, au Nord de Madagascar (Fig. 80).

Tsaractenus rodhaini Duchemin, 2003

Cette espèce, capturée en 20 exemplaires, permet de décrire les caractères de la femelle du genre. La spermathèque se rapproche de celle de *Peromyscopsylla*, avec une limite entre la

hilla et la bulga nettement moins bien définie que dans les espèces du genre *Paractenopsyllus*. *T. rodhaini* se distingue de *T. grenieri*, entre autres, par une apophyse génale très massive.

Les hôtes habituels de *T. rodhaini* appartiennent quasi exclusivement au genre *Microgale* et les hôtes ayant fourni le plus de spécimens appartiennent à *M. dobsoni* et *M. cowani*.

L'aire de répartition (Fig. 80) de *T. rodhaini* s'étend de la partie moyenne des Hautes Terres (Amabatolampy) jusqu'au massif méridional de l'Andringitra et de son satellite Andohahela. L'altitude de récolte se situe entre 1400 et 1625m.

Andringitra 1625m : sur *Eliurus tanala* (1) : 1f.

Andohahela 1500m : sur *M. dobsoni* (1) : 1f.

Manambolo 1600m : sur *M. gracilis* (1) : 1m, 1f.

Tsinjoarivo 1550m : sur *M. dobsoni* (2) : 3m, 1f.

Tsinjoarivo 1400m : sur *M. cowani* (3) : 2m, 2f ; sur *M. dobsoni* (3) : 3f ; sur *M. fotsifotsy* (1) : 1m ; sur *M. gymnorhyncha* (1) : 1f ; sur *M. soricoides* (1) : 1m ; sur *M. thomasi* (2) : 2f.

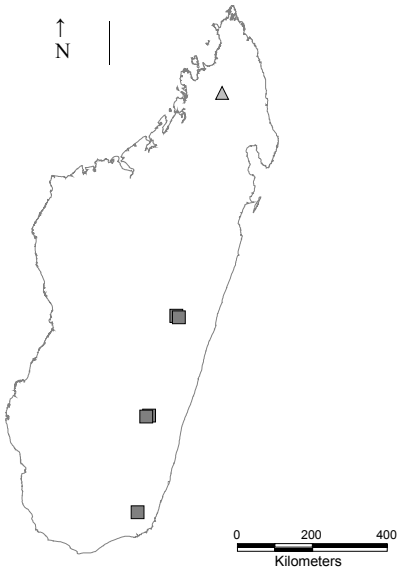


Figure 80. Répartition du genre *Tsaractenus* (triangle : *T. grenieri* ; carrés : *T. rodhaini*)

Ischnopsyllidae

- Les **Ischnopsyllidae** regroupent des puces strictement liées aux chauves-souris. La division en deux sous-familles reflète celle des deux sous-ordres des méga et microchiroptères. Les Thaumapsyllinae, parasites de mégachiroptères et en particulier des genres *Eidolon* et *Rousetus*, n'ont jusqu'à présent jamais été capturés à Madagascar, bien que ces deux genres y soient présents.
Les Ischnopsyllinae parasitent les microchiroptères et comptent deux genres à Madagascar.

Genre *Araeopsylla* Rothschild, 1919

Le genre *Araeopsylla* est réparti sur les régions orientale, afrotropicale et palearctique méditerranéenne. Les hôtes préférentiels appartiennent au genre *Tadarida (sensu lato)*. Seule une espèce, *Araeopsylla martialis* est présente à Madagascar ainsi que sur l'île de la Réunion (Lumaret, 1962).

Araeopsylla martialis (Rothschild, 1903)

Répartition : sous-région malgache, en l'occurence Madagascar et l'île de la Réunion. Elle a été trouvée dans le Sud aride, l'Ankarana mais aussi dans la capitale, sur *Tadarida albiventer*. Plus récemment, nous l'avons retrouvée dans le Sud, sur *T. jugularis*.
Ambovombe : sur *Tadarida jugularis* (2) : 2m.
Manantenina 25m : sur *T. jugularis* (3) : 1m, 2f.

Genre *Lagaropsylla* Jordan & Rothschild, 1921

Le deuxième genre, *Lagaropsylla* comprend 19 espèces réparties dans les régions afrotropicale, orientale et au Nord de l'Australie. Les puces de ce genre parasitent également préférentiellement les chauve-souris du genre *Tadarida*. Trois espèces sont présentes à Madagascar.

Lagaropsylla incerta (Rothschild, 1900)

Lagarospylla incerta semble endémique de Madagascar où elle a été récoltée à Toamasina, Nosy Be et du Lac Alaotra sur *Tadarida leucostigma* et *T. acetabulosa* (Beaucournu & Fontenille, 1993 ; De Meillon, 1950 ; Lumaret, 1962).

Lagaropsylla hoogstraali Smit, 1957

Synonymies : *Lagaropsylla incerta, auct*., *pro parte* ; *Lagaropsylla sp.* (nouvelle), Klein et Uilenberg, 1966 ; *Lagaropsylla traubi* Klein, 1967 : Smit et Wright, 1978.
L. hoogstraali, de répartition afrotropicale, a été retrouvée dans le Sud sec (Lumaret, 1962). Ses hôtes sont *Tadarida jugularis* et *Mops midas*. La récolte de Kianjavato (région Ouest) augmente la répartition de cette espèce.

Kianjavato 300m : sur *Mops condylurus* (1) : 2m, 1f.
Ambovombe : sur *Mops midas* (10) : 16m, 36f ; sur *Tadarida jugularis* (2) : 1m, 1f.
Manantenina 25m : sur *T. jugularis* (1) : 1m.

Lagaropsylla consularis Smit, 1957

Synonymies : *Lagaropsylla incerta, auct*., *pro parte*
L. consularis, espèce afrotropicale, a été retrouvée à Andasibe, sur *Tadarida limbata*, (Beaucournu & Fain, 1983).

Les autres genres d'Ischnopsyllinae n'ont jamais été récoltés à Madagascar jusqu'à présent. Ils ont soit une répartition néotropicale, australienne ou holarctique, soit uniquement afrotropicale (*Allopsylla*, *Dampfia*, *Oxyparius*, *Rhinolophopsylla*) débordant parfois sur la zone paléarctique. Seul le genre *Ischnopsyllus* est également présent en zone afrotropicale et paléarctique, débordant légèrement en zone orientale.

Au total, les deux genres d'Ischnopsyllinae présents à Madagascar, sont également présents à la fois et uniquement en Afrique et en région orientale et, *pro parte*, en région australienne. De même, l'homogénéité de la famille semble indiquer une spécificité précoce du parasitisme dirigée vers les chiroptères. L'absence à Madagascar du troisième genre afrotropical et

oriental *Thaumapsylla*, parasite de Pteropidae, pourrait suggérer une origine plus récente de ce taxon.

Conclusion

Les données issues de ce catalogue permettent de préciser le spectre d'hôtes des différentes espèces ainsi que leur répartition. Le nombre total d'espèces (40) au regard de la surface de l'île (Fig. 81) s'approche de la ligne de régression nombre d'espèces / surface de la zone sud-africaine, alors même que, classiquement, les îles ont une richesse spécifique moindre que les surfaces continentales, ceci est un argument de plus pour considérer Madagascar comme une île –continent.

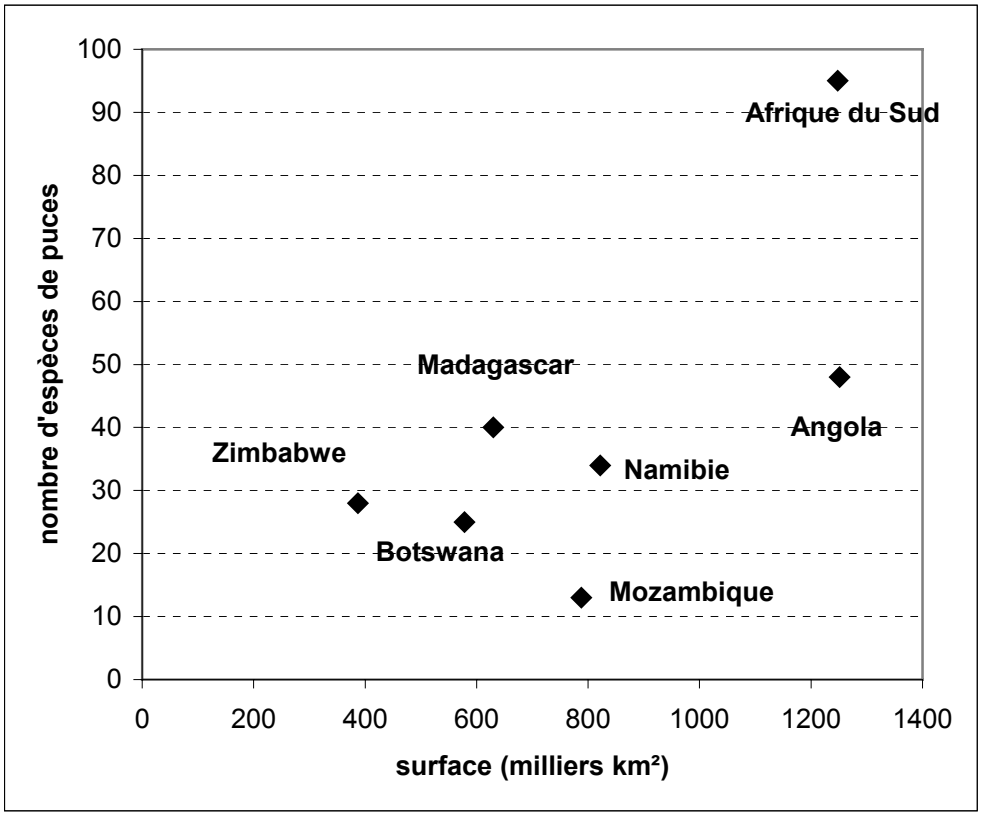


Figure 81. Relation Surface et Richesse Spécifique pour les pays d'Afrique australe. (données de Ribeiro, 1974 ; Segerman, 1995)

Clé des puces de Madagascar

La clef des genres des puces de Madagascar de Beaucournu et Fontenille (1991) est d'un usage très pratique et largement utilisée, celle de Klein pour les *Paractenopsyllus* également. Cependant, une clef permettant la diagnose de l'ensemble des espèces et non plus seulement des genres, en tenant compte des nouvelles espèces de Leptopsyllinae nous paraît maintenant indispensable. C'est dans ce but que nous avons rédigé cette clef en y adjoignant des illustrations, dans la mesure de leur disponibilité, afin de faciliter la détermination. Il est cependant important de rappeler ici tout l'intérêt de retourner à la description *princeps* des espèces en cas de doute. De même cette clef, rédigée à propos des puces de Madagascar, est augmentée de quelques espèces non rapportées à Madagascar mais soit présentes sur les îles voisines (par ex. *Xenopsylla brasiliensis*) ou d'importation possible sur des animaux domestiques (par ex. *Ctenocephalides canis*). Enfin, pour un certain nombre d'espèces très rares, les femelles ne sont pas encore connues. On tiendra alors particulièrement compte de la répartition géographique des espèces, de l'altitude de récolte et de l'hôte sur lequel le spécimen a été capturé pour s'assurer de la diagnose, en regard des espèces morphologiquement proches.

Dans un but de clarté, cette clef est séparée en sections. La première permet la diagnose de genres et donc des espèces des genres monospécifiques, les 6 suivantes permettent le diagnostic d'espèces pour les genres *Ctenocephalides*, *Xenopsylla*, *Synopsyllus*, *Tsaractenus* et *Paractenopsyllus* regroupés en une seule section, *Lagaropsylla* et *Dinopsyllus*.

Section I – Genres

1 - Pas de cténidie ou cténidie génale vestigiale (Fig.82)……..2

- Deux cténidies (une génale et une prothoracique) (Fig. 83)……6

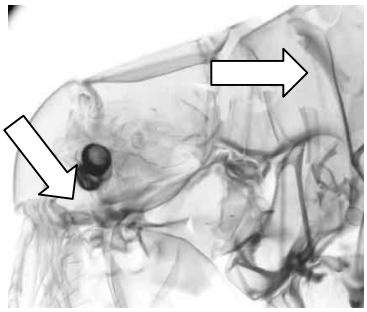


Fig. 82

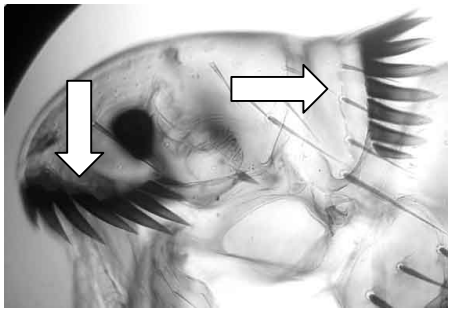


Fig. 83

2 - Thorax étroit dont la largeur des trois segments réunis est largement inférieure à la largeur du segment abdominal voisin (Fig. 84)……...3

- Thorax dont la largeur des trois segments réunis est supérieure à la largeur du segment abdominal voisin (Fig. 85) …….……...……4

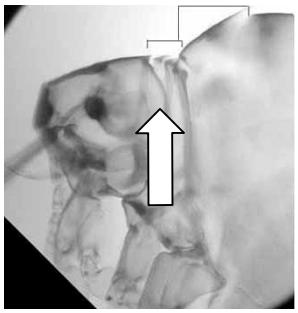


Fig. 84

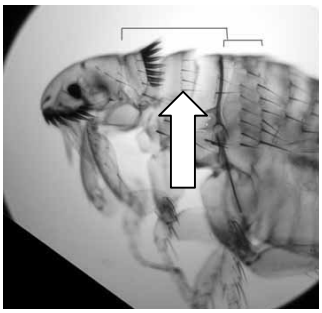
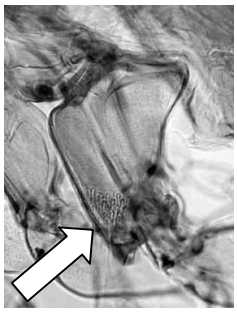


Fig. 85

3 - Une plage de petites soies spiniformes à la face interne de la coxa III (Fig. 86) ……genre *Echidnophaga = Echidnophaga gallinacea*

- Pas de plage de petites soies spiniformes à la face interne de la coxa III (Fig. 87)… …….……genre *Tunga = Tunga penetrans*



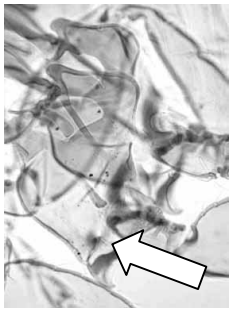
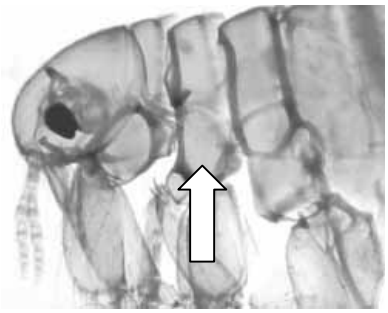


Fig. 86 Fig. 87

4 - Epaississement pleural du mésothorax absent ; une dent sur la gena souvent peu visible (=cténidie génale vestigiale) (Fig. 88)……genre *Pulex* = *Pulex irritans*

- Epaississement pleural mésothorax présent (Fig. 89)…….5



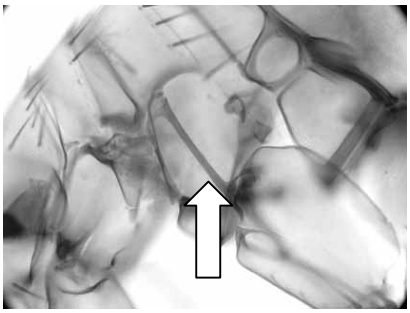
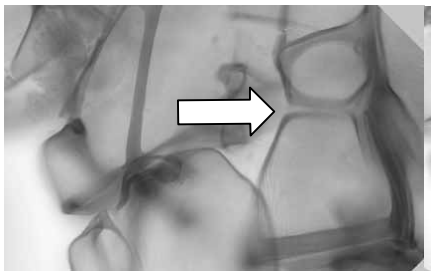


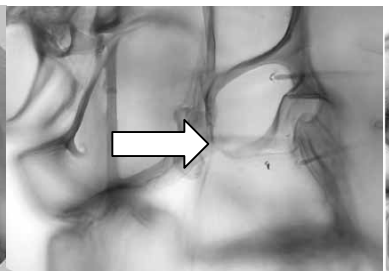
Fig. 88 Fig. 89

5 - Métasternite et métépisternite sont totalement ou partiellement séparés (Fig. 90 - 91) …….genre *Xenopsylla* (section 2)

Métasternite et métépisternite sont totalement fusionnés (Fig. 92)……..

……....genre *Synopsyllus* (section 3)





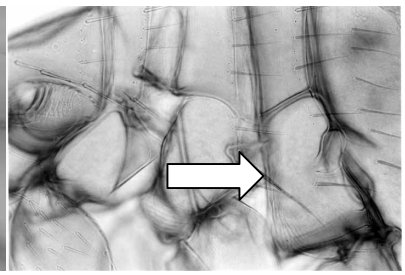
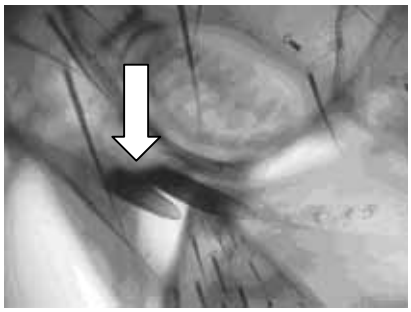


Fig. 90 Fig. 91 Fig. 92

6 - Cténidie génale de 2 dents (Fig. 93)……...7

- Cténidie génale de 4 à 8 dents (quelquefois 1 ou 2 surnuméraires et de petite taille dans ce dernier cas) (fig 94)…… …….11



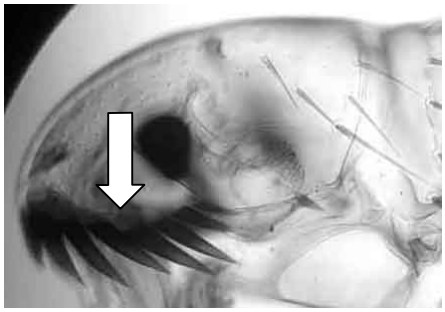
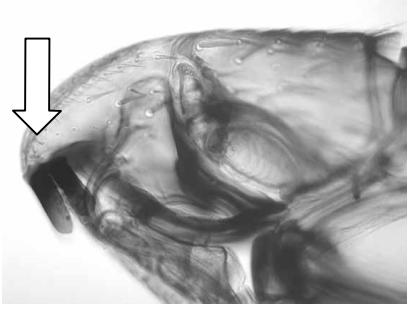


Fig. 93 Fig. 94

7 - Cténidie en position préorale (Fig. 95) ……..……8

- Cténidie située au niveau ou en arrière des pièces buccales (*laciniae*) (Fig. 96)……9



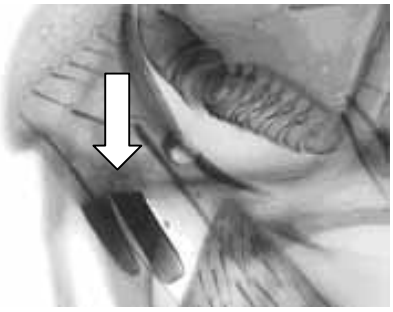
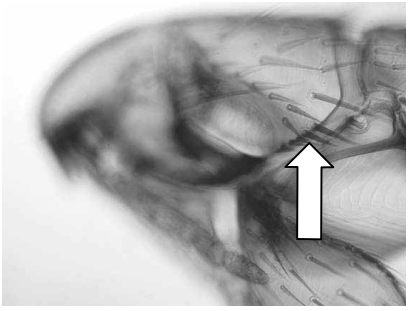


Fig. 95 Fig. 96

8 - Des soies spiniformes à la partie postéro-ventrale de la capsule céphalique. (Fig.97)

……...genre *Araeopsylla = Araeopsylla martialis*

- Pas de soies spiniformes à cet emplacement. (Fig. 98).genre *Lagaropsylla* (section 4)



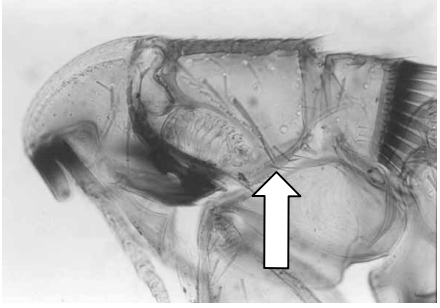


Fig. 97 Fig. 98

9 - Une plage de petites soies spiniformes à la face interne de la coxa III. (Fig. 99) …..

…….genre *Centetipsylla = Centetipsylla madagascariensis*

- Pas de plage de petites soies spiniformes à la face interne de la coxa III (Fig. 100).10

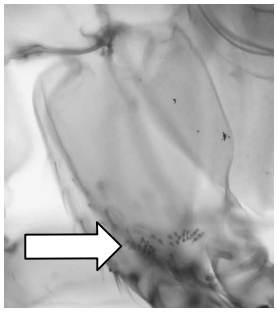


Fig. 99

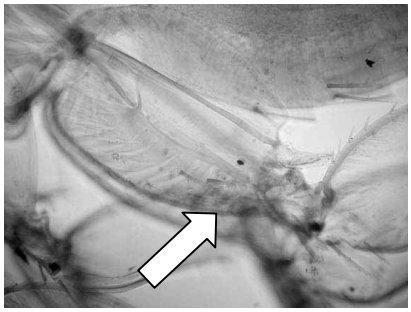


Fig. 100

10 - 3 soies sur le bord inférieur du fémur postérieur. (Fig.101)…….
……..genre *Tsaractenus* (section 5)
- 2 soies sur le bord inférieur du fémur postérieur. (Fig.102)……
……..genre *Paractenopsyllus* (section 5)

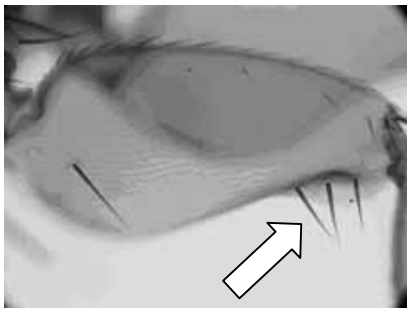


Fig. 101

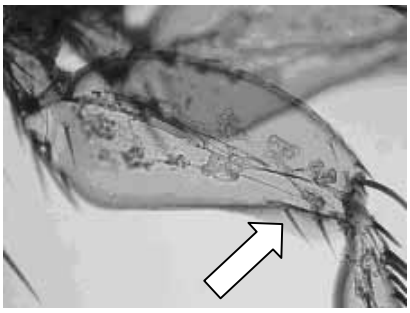


Fig. 102

11 - Deux soies spiniformes frontales ; cténidie génale de 4 dents. (Fig. 103)……
……..Genre *Leptopsylla = Leptopsylla segnis*
- Pas de soies spiniformes frontales ; cténidie génale de plus de 4 dents…….12

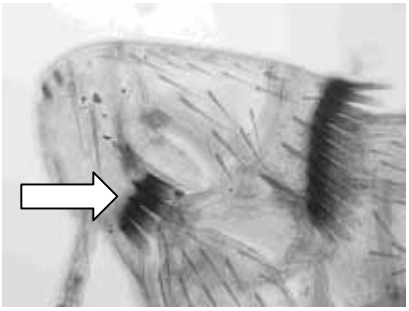


Fig. 103

12 - - Cténidie génale verticale de 5 dents (Fig. 104)……...genre *Dinopsyllus* (section 6)
- Cténidie génale horizontale de 8 dents en général (Fig. 105)……

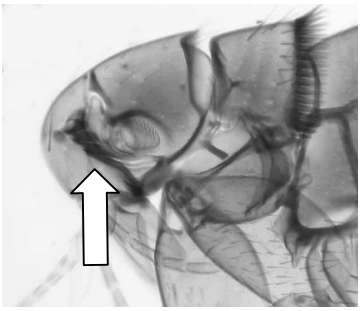


Fig. 104

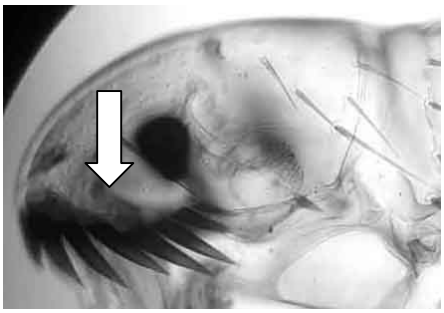


Fig. 105

Section 2 - Genre *Xenopsylla*

Est incluse *Xenopsylla brasiliensis*, non retrouvée à Madagascar mais présente à Moroni (Grande Comore)

1 - Suture entre metasternum et metepisternum bien marquée. (Fig. 2-1)……2

- Suture présente mais vestigiale. (Fig. 2-2) …….……*Xenopsylla petteri*

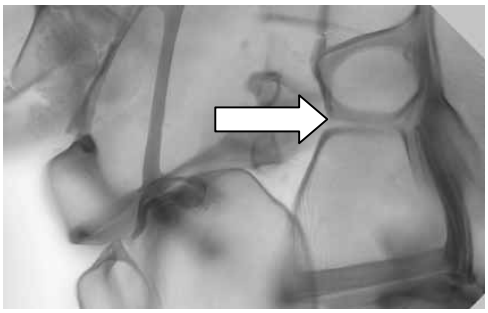


Fig. 2-1

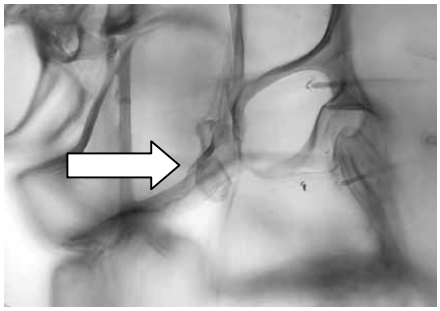


Fig. 2-2

2 - Mâles……..3

- Femelles……4

3 - Soie antepygidiale portée sur une saillie conique marginale (Fig. 2-3). Apophyse fixe du clasper allongée et armée de 7 - 8 soies bien développées dont l'une est coudée fortement vers le bas, et une autre se remarque par son épaisseur particulière. Apophyse mobile inclinée vers le haut……*X. brasiliensis*

- Soie antepygidiale non implantée sur une saillie conique et marginale (Fig. 2-4). Aucune soie remarquable sur l'apophyse fixe du clasper. Apophyse fixe légerement inclinée à son extrémité vers le bas……*X. cheopis*

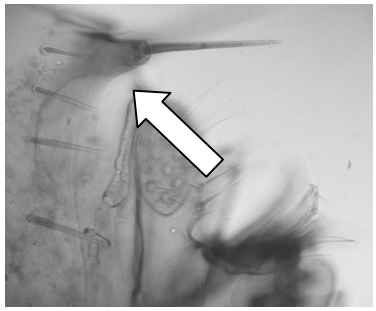


Fig. 2-3

Fig. 2-4

4 - Bulga de la spermathèque globuleuse, plus large que l'extrémité basale de la hilla. (Fig. 2-5) …….……*X. brasiliensis*

- Bulga de la spermathèque non globuleuse, de largeur sensiblement égale au diamètre basal de la hilla. (Fig. 2-6)……*X. cheopis*

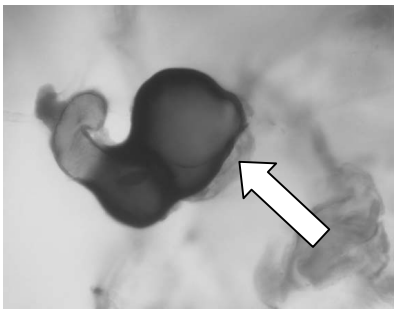


Fig. 2-5

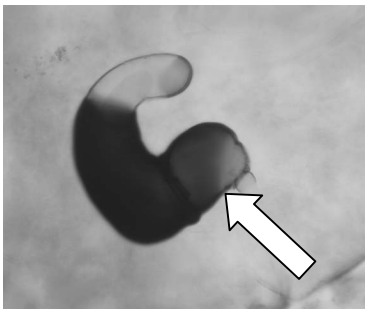


Fig. 2-6

Section 3 - Genre *Synopsyllus*

1 - 2 soies antepygidiales et grande taille (>3mm pour le mâle et >3.5mm pour la femelle) (Fig. 3-1)……..……*Synopsyllus girardi*

- 1 seule soie antepygidiale et taille < à 2.5mm. (Fig. 3-2)……2

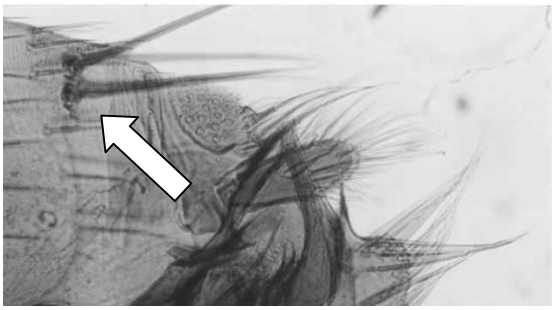


Fig. 3-1

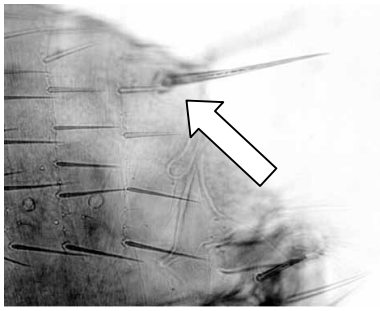


Fig. 3-2

2 - Mâle …….3

- Femelle …….6

3 - Bord supérieur plaque pénienne recourbé vers le haut à l'extrémité antérieure, apophyse mobile du clasper allongée grossièrement rectangulaire dont le bord antéro-supérieur est presque rectiligne. (Fig. 3-3)……..…..*S. estradei*

- Bord supérieur plaque pénienne rectiligne, non recourbé à l'extrémité antérieure. (Fig. 3-4)…….4

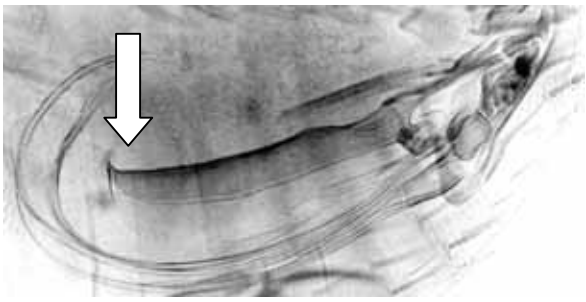


Fig. 3-3

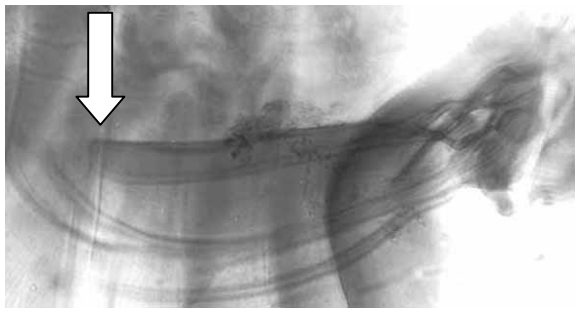


Fig. 3-4

4 - Fosse occipitale marquée, faux peigne dorsolatéral sur le sternite 8 (Fig. 3-5) ; 3 soies plantaires sur le segment distal du tarse de toutes les pattes. (Fig.3-6) ……..*S. robici*

- Fosse occipitale absente ou peu marquée, si faux peigne sur le sternite 8, le nombre de soies spiniformes est limité à 4 ; 2 soies plantaires sur le segment distal du tarse de toutes les pattes……....5

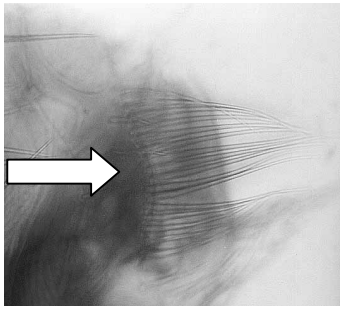


Fig. 3-5

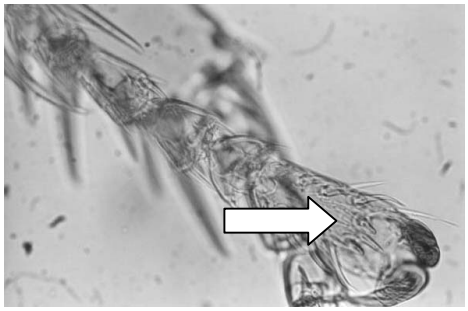


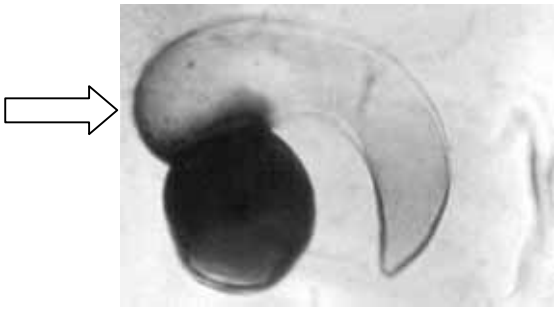
Fig.3-6

5 - Apophyse mobile du clasper pyramidale à base postérosupérieure, rapport longueur sur plus grande largeur proche de 1.5 ; un rang de 4 (rarement 1 en plus en ou en moins) soies spiniformes fortes et longues sur le bord apical du sternite VIII… ……..*S. fonquerniei*

- Apophyse mobile du clasper allongée et à bord antéro-supérieur convexe, rapport longueur sur plus grande largeur proche de 2.5 ; une touffe de 6 soies spiniformes longues et fortes avec deux soies en avant sur le bord apical du sternite VIII…… …….……*S. smiti*

6 - Bulga de la spermathèque presque sphérique, hilla dilatée et sclérifiée à la base. (Fig. 3-7)……7

- Bulga de la spermathèque sphérique ou ovalaire, hilla sans dilatation marquée à la base.(Fig. 3-8) ……..…….. ……8



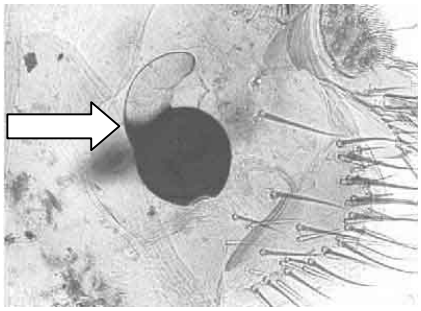


Fig. 3-7 Fig. 3-8

7 - 3 soies plantaires sur le segment distal du tarse de toutes les pattes (Fig. 3-6) ; extrémité de la hilla arrondie. (Fig. 3-9)……..……..*S. robici*

- 2 soies plantaires sur le segment distal du tarse de toutes les pattes ; extrémité de la hilla en pointe mousse et dilatation de la base de la hilla remarquable (Fig. 3-7)…...*S. estradei*

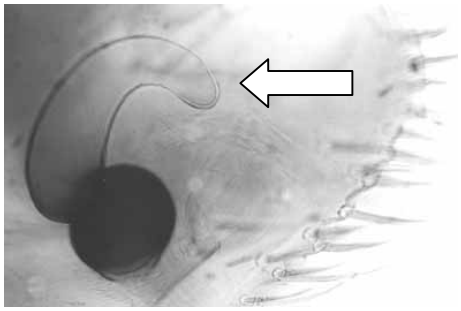


Fig. 3-9

8 - Bulga sphérique, longueur de la hilla proche du diamètre de la bulga. (Fig. 3-8). ……..*S. fonquerniei*

- Bulga ovalaire, longueur de la hilla supérieure au diamètre de la bulga……*S. smiti*

Section 4 - Genre *Lagaropsylla*

1 - Tubercule préoral court……....*Lagaropsylla incerta*

- Tubercule préoral non court habituellement (Fig. 4-1) …….2

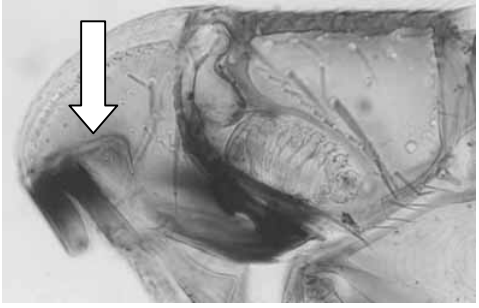


Fig. 4-1

2 - Hamulus avec une marge postérieure convexe d'allure sigmoïde. Bord apical du sternite VII de la femelle avec une encoche séparant 2 lobes d'égale hauteur…*L. hoogstraali*

- Crochet du phallosome avec une marge apicale oblique et arrondie. Bord apical du sternite VII de la femelle droit …….……..…*L. consularis*

Section 5 - Genres *Tsaractenus* et *Paractenopsyllus*

A Genre *Tsaractenus*

- Apophyse génale très large, a peu près égale à la largeur des deux dents génales réunies (Fig.5-1)…….*Tsaractenus rodhaini*
- Apophyse génale étroite, nettement moins large que les deux dents du peigne génal. (Fig.5-2)……..……..*T. grenieri*

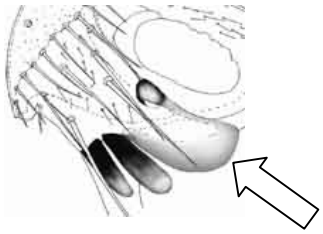


Fig. 5-1

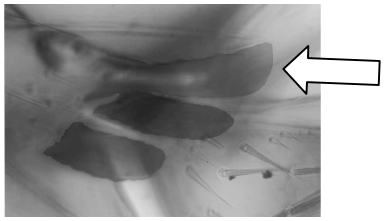


Fig. 5-2

B Genre *Paractenopsyllus*

- Femelles ……1
- Males ……14

1 - 2 lobes sur le bord postérieur du sternite VII (Fig.5-3)…….2
- 1 seul lobe sur le bord postérieur du sternite VII (Fig.5-4)……...……9

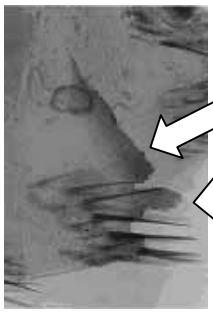


Fig. 5-3

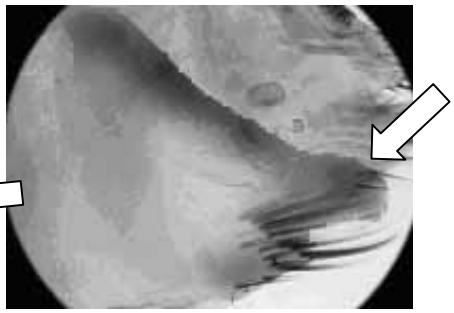
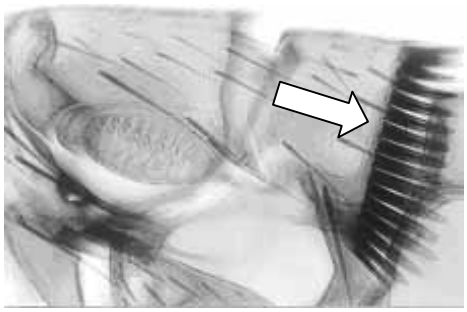


Fig. 5-4

2 - peigne pronotal >28 dents (pour les deux côtés) (Fig. 5-5) …….…
……..*Paractenopsyllus (Paractenopsyllus) kerguisteli*
- Peigne pronotal <= 28 dents (pour les deux côtés) (Fig. 5-6)…… ……...3



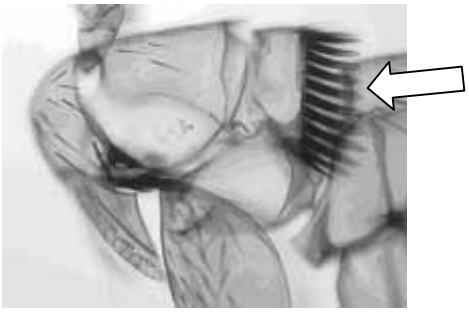


Fig. 5-5 Fig. 5-6

3 - Spermathèque nettement allongée (long =2x larg) (Fig. 5-7) …….*P. (P.) vauceli*

- Spermathèque arrondie (long < 1.5 long) (Fig. 5-8)……..4

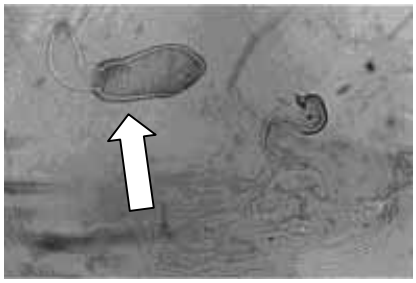
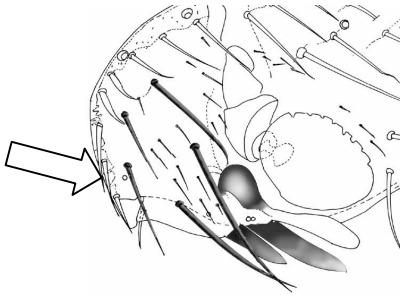


Fig. 5-7 Fig. 5-8

4 - 5 soies longues en arrière de la série marginale frontale (Fig. 5-9)……..…..…….5

- 4 soies longues en arrière de la série marginale frontale (Fig. 5-10) …….. ……6



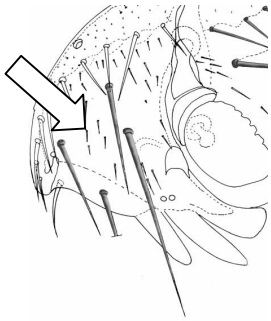


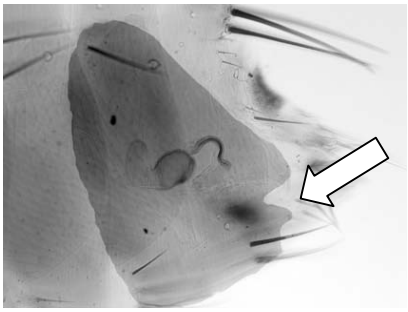
Fig. 5-9 Fig. 5-10

5 - 2 lobes postérieur du sternite VII, arrondis et réguliers (Fig. 5-11)……

……*P. (P.) duplantieri* (in MS)

- 2 lobes postérieur du sternite VII, recourbés en « bec » (Fig. 5-12)……..

……*P. (P.) juliamarinus* (in MS)



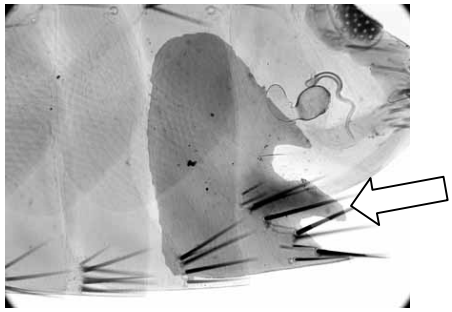
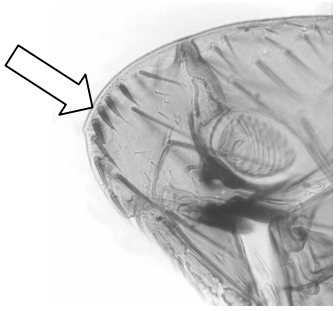


Fig. 5-11 Fig. 5-12

6 - Au moins 3 soies frontales spiniformes (Fig. 5-13)……..7

- Au plus deux soies frontales nettement spiniformes (Fig. 5-14) ……..8



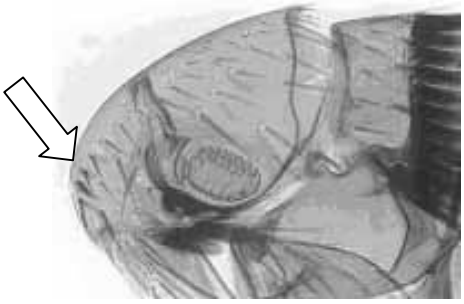
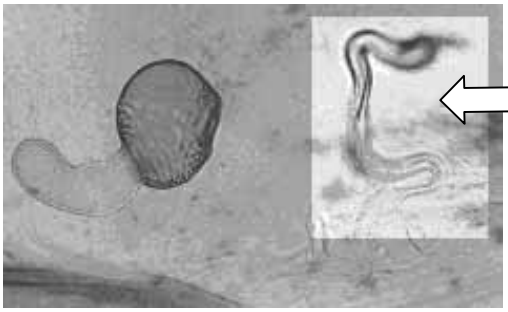


Fig. 5-13 Fig. 5-14

7 - *Ductus bursae* dessinant un hémicadre rectangulaire, lobe inférieur du sternite VII allongé (Fig. 5-15) …….*P. (P.) petiti*

- *Ductus bursae* avec 4 courbes, lobe inférieur du sternite VII court et triangulaire (Fig. 5-16) ……..……..……*P. (P.) ratovonjatoi* (in MS)



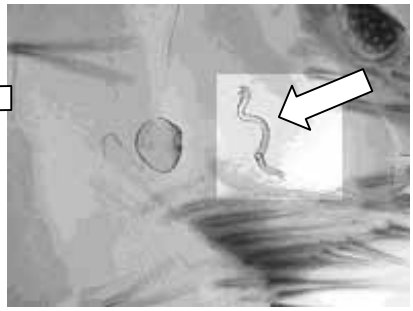


Fig. 5-15 Fig. 5-16

8 - Encoche supérieure du sternite VII nettement plus étroite que le lobe sus-jacent (Fig. 5-17) ……..…….*P. (P.) pauliani*

- Encoche supérieure du sternite VII nettement plus large que le lobe sus-jacent (Fig. 5-18)……..……..……*P. (P.) albignaci*

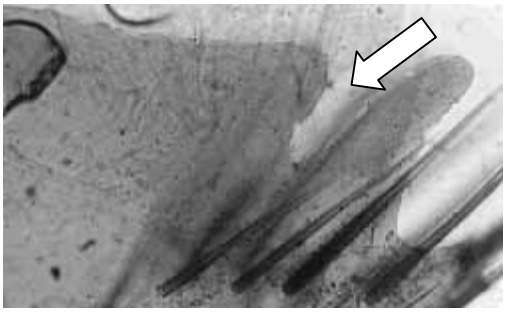


Fig. 5-17

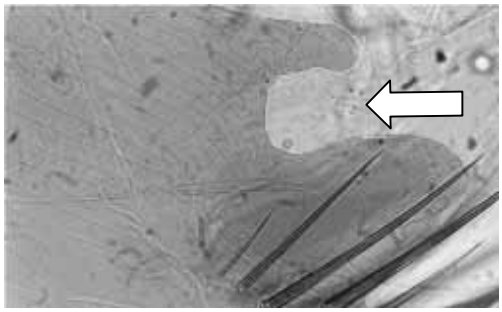


Fig. 5-18

9 - Toutes les soies de la série frontale fines et non modifiées (Fig. 5-19)…….10

- Au moins une soie frontale épaissie (Fig. 5-20)……..12

Fig. 5-19

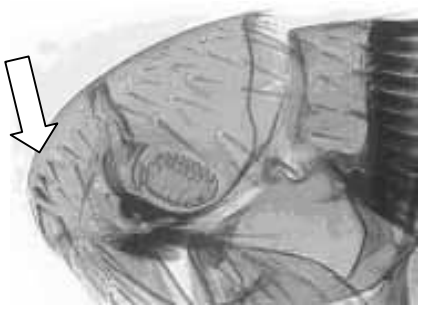


Fig. 5-20

10 - *Perula* très dilatée (Fig. 5-21) ……..*P. (Consobrinopsyllus) goodmani*

- *Perula* de diamètre proche de celui des ducti (2 à 3 x) (Fig. 5-22)……...11

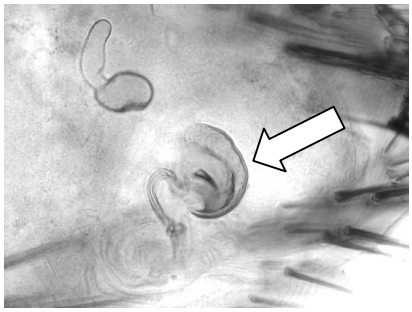


Fig. 5-21

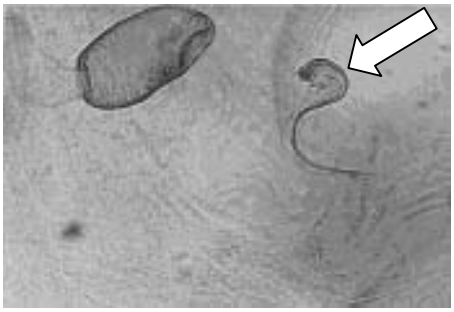
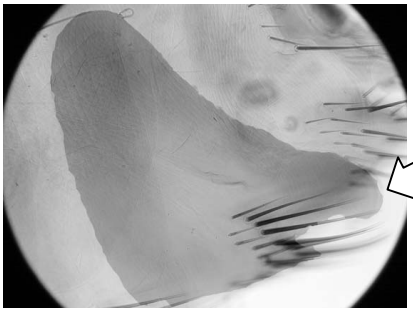


Fig. 5-22

11 - Lobe du sternite VII à extrémité arrondie et dépassant le bord inférieur des sternites (Fig. 5-23)….……...*P. (P.) rouxi* (in MS)

- Lobe du sternite VII à extrémité anguleuse (Fig. 5-24)…….*P. (P.) grandidieri*



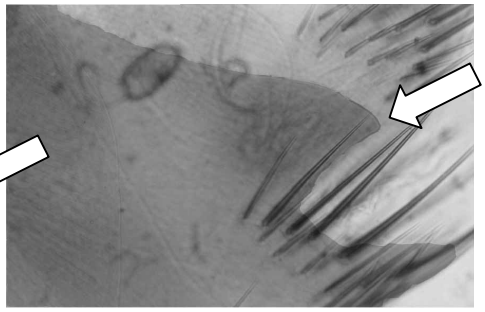
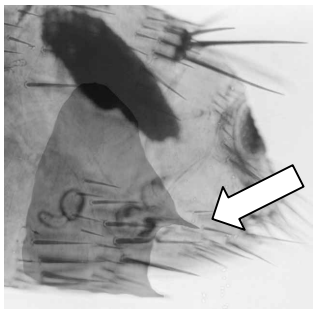


Fig. 5-23 Fig. 5-24

12 - Lobe du sternite VII à extrémité fine et anguleuse (Fig. 5-25)……..*P. (P.) viettei*

- Lobe du sternite VII à extrémité arrondie (Fig. 5-26)……13



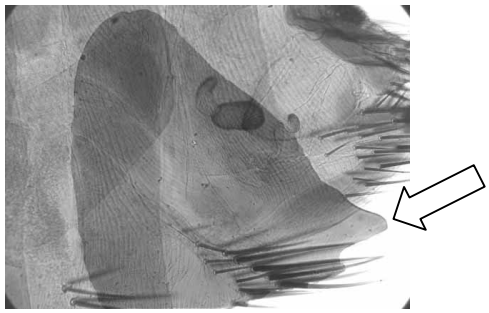
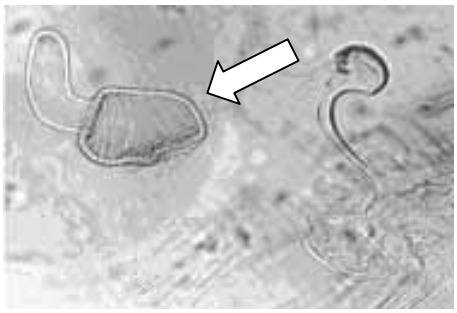


Fig. 5-25 Fig. 5-26

13 - Bulga de la spermathèque plus large à l'insertion de la hilla qu'au dessus de l'*area cribriformis* (Fig. 5-27)……*P. (P.) randrianasoloi*

- Bulga de la spermathèque de même largeur à l'insertion de la hilla qu'au dessus de l'*area cribriformis* (Fig. 5-28)……*P. (P.) gemelli* (in MS)



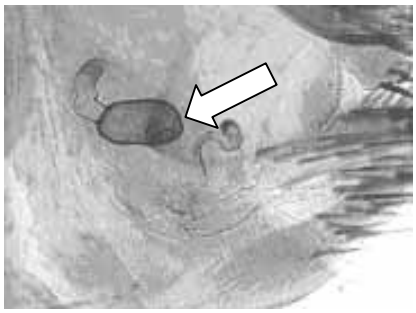
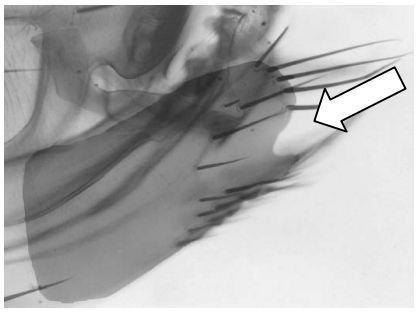


Fig. 5-27 Fig. 5-28

<u>Mâles :</u>

14 - Bord postérieur du sternite VIII avec une concavité ou un lobe (Fig. 5-29)……15

- Bord postérieur du sternite VIII droit ou arrondi , sans concavité (Fig. 5-30) ……20



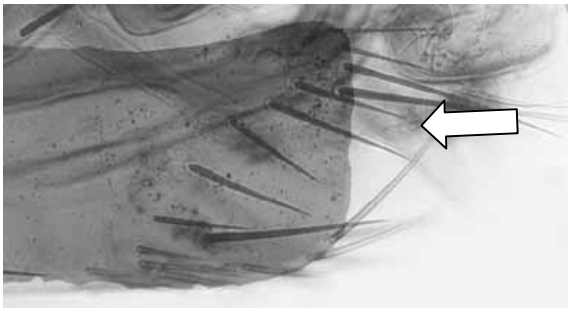


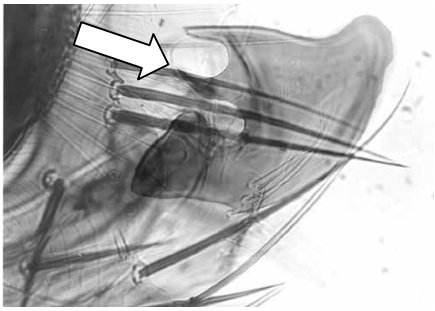
Fig. 5-29 Fig. 5-30

15 - Dents Peigne pronotal < 29……16

- Dents Peigne pronotal > 30 (figs. 5-5 + 5-6)……. 17

16 - Hamulus large avec un apex acuminé et récurrent (Fig. 5-31) …..……*P. (P.) viettei*

- Hamulus différent (Fig. 5-32)……*P. (P.) albignaci*



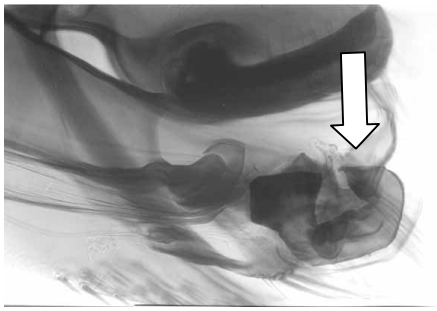


Fig. 5-31 Fig. 5-32

17 - Apex lobe dorsal du phallosome arrondi (Fig. 5-33)……...18

- Apex lobe dorsal du phallosome en crochet (Fig. 5-34)...*P (P.) randrianasoloi* (pro parte)

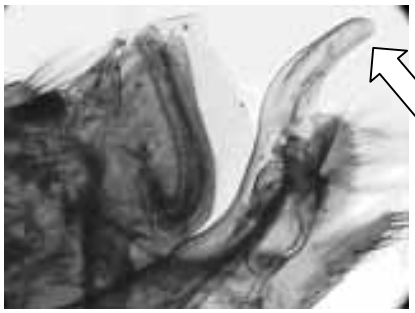
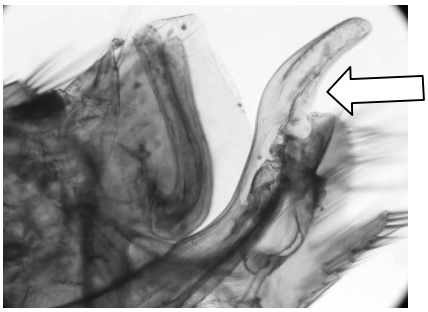


Fig. 5-33 Fig. 5-34

18 - Lobe ventral du phallosome peu ou pas développé (Fig. 5-35)… *P. (P.) oconnori* (in MS)

- Lobe ventral du phallosome développé (Fig. 5-36)……19



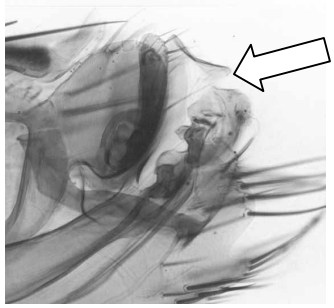
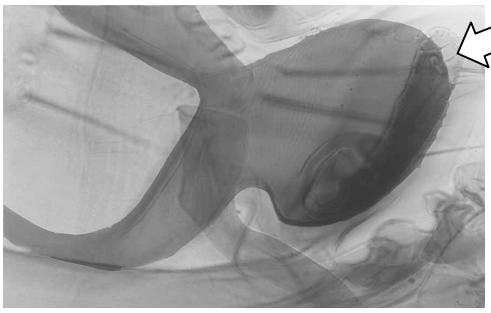


Fig. 5-35 Fig. 5-36

19 - Apex basimère large (Fig. 5-37)……*P. (P.) grandidieri*

- Apex basimère étroit (Fig. 5-38)……*P. (P.) rouxi* (in MS)



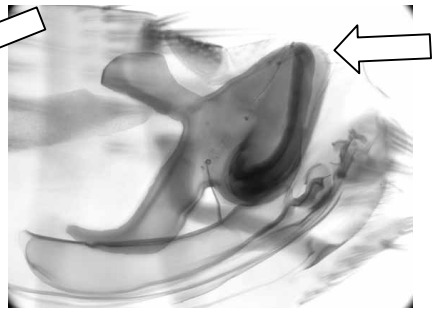
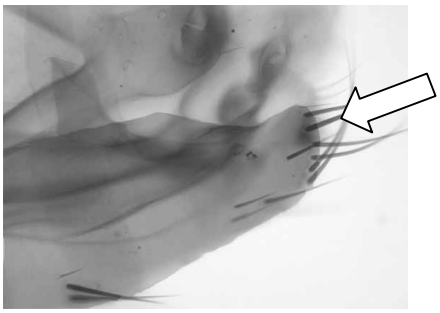


Fig. 5-37 Fig. 5-38

20 - Bord postérieur sternite VIII nettement plus étroit que la largeur du sternite (Fig. 5-39).21

- Bord postérieur à peu près aussi large que la largeur du sternite VIII (Fig. 5-40)……22



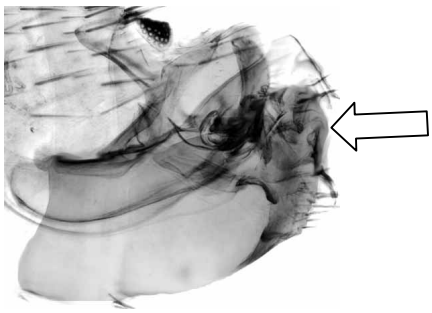


Fig. 5-39 Fig. 5-40

21 - Manubrium du basimère nettement plus long que le corps du basimère (Fig. 5-41)…….

…….……..……*P. (P.) duplantieri* (in MS)

- Manubrium du basimère aussi long que le corps du basimère (Fig. 5-42)…….

…..…….*P. (P.) juliamarinus* (in MS)

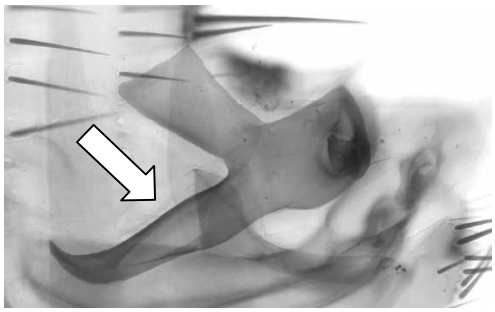


Fig. 5-41

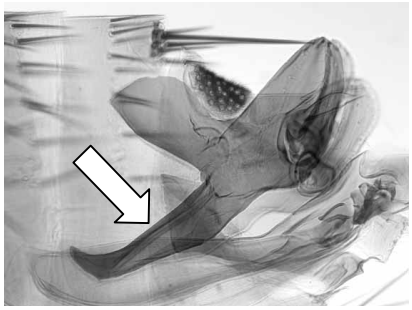


Fig.5-42

22 - Encoche pigmentée de la jonction du bras distal et proximal du sternite IX (Fig. 5-43)

….……..……..*P. (C.) goodmani*

- Pas d'encoche à la jonction du bras distal et proximal du sternite IX (Fig. 5-44)….23

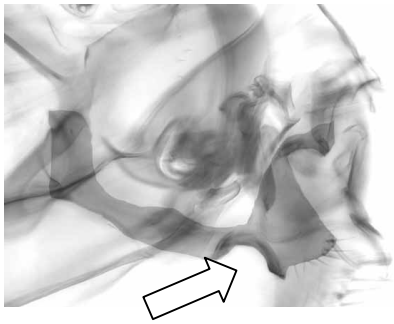


Fig. 5-43

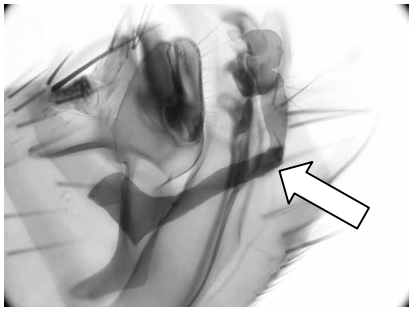


Fig. 5-44

23 - Dents du peigne pronotal > 28 (cf Fig. 5-5 + 5-6)……...…….24

- Dents du peigne pronotal <ou = 28……..…….26

24 - Apex lobe dorsal du phallosome en crochet (cf Fig. 5-34)……25

- Pas de crochet de l'apex du lobe dorsal du phallosome ……...…*P. (P.) kerguisteli*

25 - Crochet court, inférieur à la moitié de la largeur de l'apex du phallosome (Fig. 5-45)…

…….……*P. (P.) gemelli* (in MS)

- Crochet fin et long, supérieur ou égal à la largeur de l'apex du phallosome (Fig. 5-46)…

…….……*P. (P.) randrianasoloi* (pro parte)

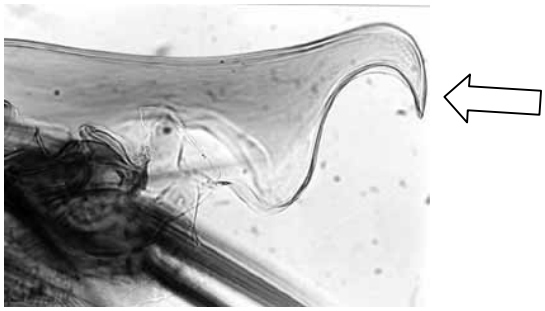
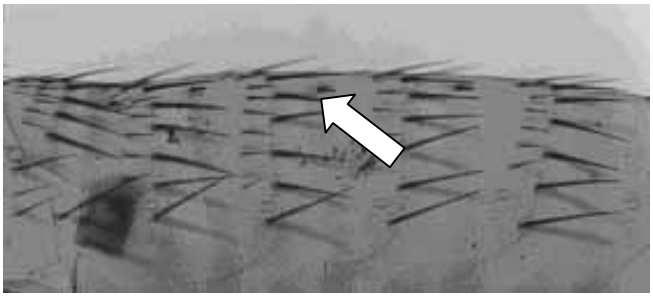


Fig. 5-45 Fig. 5-46

26 - Au total, 2 à 4 épines dorsales sur les premiers segments abdominaux (Fig. 5-47)…….27

- Plus de 6 épines dorsales sur plusieurs segments abdominaux (Fig. 5-48)……..

…….*P. (P.) beaucournui* (in MS)



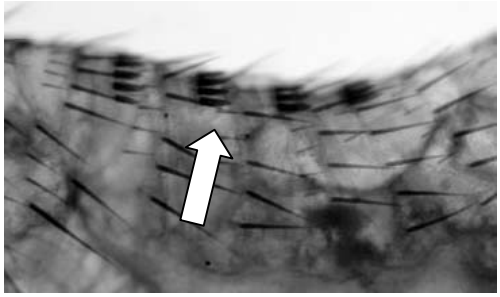


Fig. 5-47 Fig. 5-48

27 - Apex du lobe dorsal du phallosome en crochet (Fig. 5-49)……*P. (P.) raxworthyi* (in MS)

- Apex du lobe dorsal différent ……...….…...28

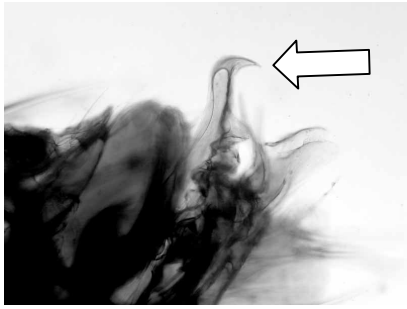


Fig. 5-49

28 - Au moins 4 soies frontales modifiées spiniformes (Fig. 5-50)……...……...29

- Moins de 4 soies frontales spiniformes (Fig. 5-51)……..……30

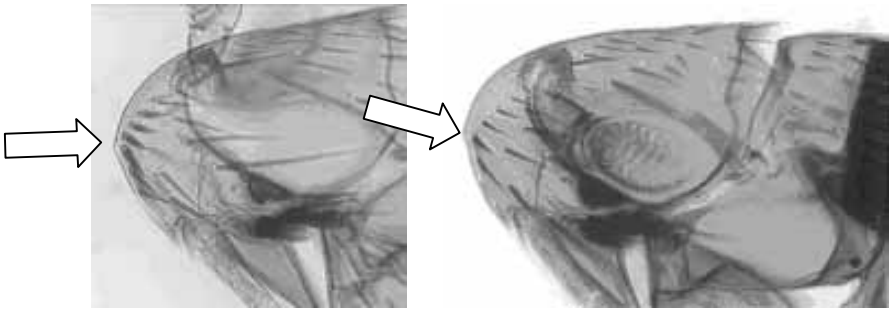


Fig. 5-50 Fig. 5-51

29 - Apex du lobe dorsal du phallosome en doigt de gant (Fig. 5-52)……

……*P. (P.) ratovonjatoi* (in MS)

- Apex du lobe dorsal du phallosome différent (Fig. 5-53)……. ……...*P. (P.) petiti*

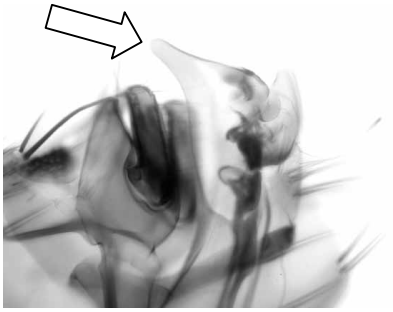


Fig. 5-52

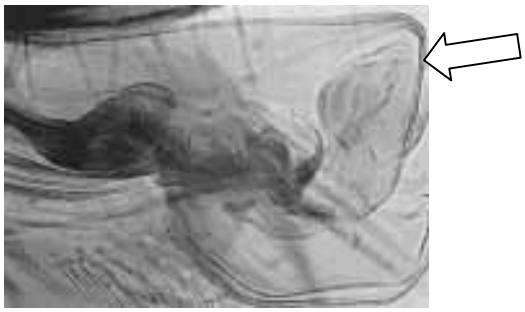


Fig. 5-53

30 - Apex du lobe dorsal du phallosome large et arrondi (Fig. 5-54)……...*P. (P.) pauliani*

- Apex du lobe dorsal du phallosome arrondi avec un lobe ventral prononcé (Fig. 5-55)…

……...*P. (P.) vauceli*

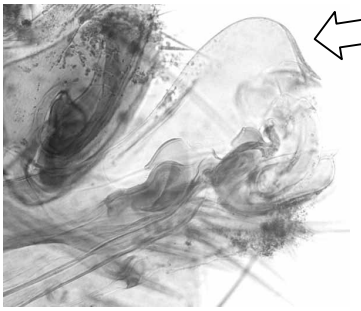


Fig. 5-54

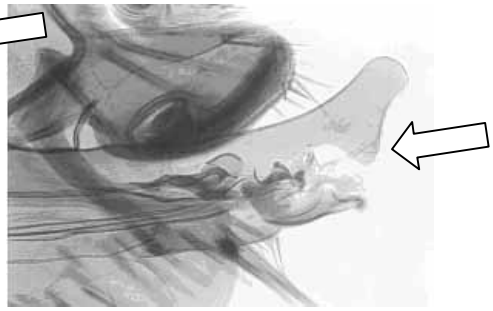


Fig. 5-55

Section 6 - Genre *Dinopsyllus*

La femelle de *D. tsaratananae* n'est pas décrite, la diagnose morphologique ne permet donc que de différencier les mâles des 3 espèces. La femelle de *D. flacourti* est bien individualisée tandis que la femelle de *D. brachypecten* n'est reconnue, en l'état actuelle des connaissances, qu'en association avec le mâle de la même espèce et/ou sur des arguments de répartition spatiale (*D. tsaratananae* n'est connue que de la région du Tsaratanana).

1 - nombre de rangées de soies pronotales égal à 3 (Fig. 6-1)…….*D. flacourti*
- nombre de rangées de soies pronotales supérieur à 3 (Fig. 6-2)…… ……..2

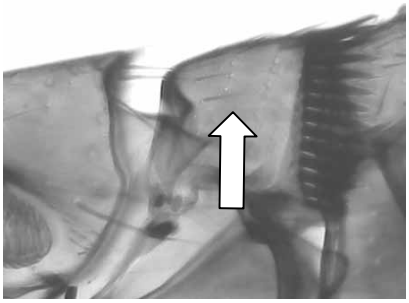


Fig. 6-1

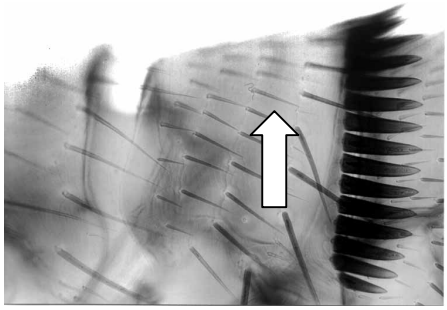


Fig. 6-2

2 - Sinuosité postéro-dorsale du sternite VIII prononcée (Fig. 6-3) ; sur la portion verticale du segment IX, la série de soies inférieures comprend 2 épines incurvées forte et moyenne et une série d'une douzaine d'épines courtes marginales (Fig. 6-4) ; (rapport longueur/plus grande largeur de l'apophyse P1 du clasper égal à 3,2)…….*D. tsaratananae*
- Sinuosité posterodorsale du VIII sternite peu prononcée (Fig. 6-5) ; série inférieure des épines marginales de la portion verticale du sternite IX comprend 4 à 9 épines dont seule la distale est forte et non incurvée (Fig. 6-6) ; (rapport longueur/plus grande largeur de l'apophyse P1 du clasper compris entre 4,7 et 5,2……..*D. brachypecten*

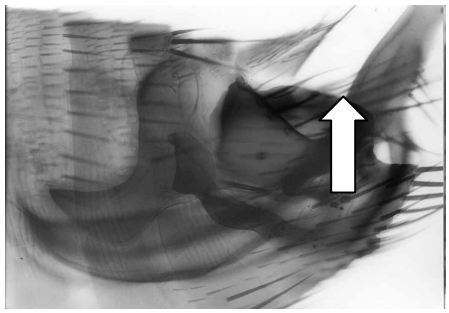


Fig. 6-3

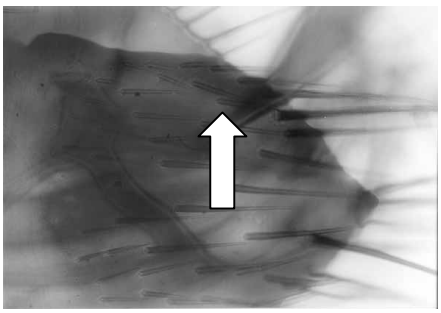


Fig. 6-5

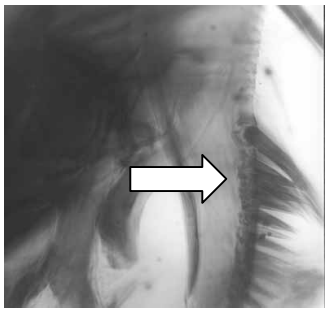


Fig. 6-4

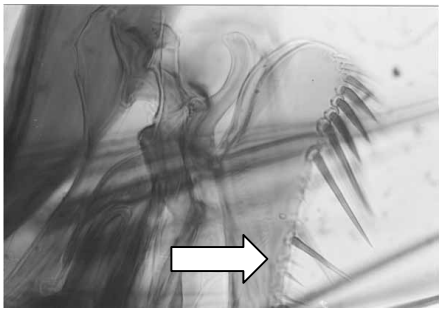


Fig. 6-6

Section 7 - Genre *Ctenocephalides*

Nous faisons apparaître l'espèce *C. canis*, sans qu'elle soit considérée comme retrouvée à Madagascar mais sa détermination érronée a déjà été notée. Les deux espèces retrouvées sur des animaux domestiques, *C. orientis* en Asie et *C. felis felis* en Europe pourraient éventuellement être importées accidentellement, ce qui motive leurs places dans cette clef.

1 Tibia III avec huit encoches sur le bord postérieur……...*C. canis*
Tibia III avec moins de huit encoches sur le bord postérieur……..….2

2 Tibia III avec sept encoches sur le bord postérieur……*C. orientis*
Tibia III avec six encoches sur le bord postérieur……...……..3

3 Femelles…….……4
Mâles…….…….5

4 - Une zone dépigmentée en avant et au-dessus de l'insertion de l'antenne….*C. brygooi*
- Pas de zone dépigmentée……*C. felis*

5 - Soies plantaires spiniformes au nombre de 3 à 5 sur le segment distal de la première patte ……..*C. brygooi*
- Soies plantaires spiniformes inférieures ou égales à 2 sur le segment distal de la première patte…… *C. felis*

NB : La diagnose entre les sous-espèces *C. felis felis* et *C. felis strongylus* est difficile. L'origine des spécimens est habituellement d'un grand apport, *C. felis felis* étant cosmopolite et, pour l'Afrique, essentiellement présente au Nord du Sahara tandis que *C. felis strongylus* est afrotropicale. Dans le cas de spécimens malgaches, la diagnose devra se faire, notamment sur les animaux domestiques importés, sur un nombre important de spécimens, surtout femelles, en insistant sur la courbure du front, particulièrement fuyant chez *C. felis felis* et bien arrondi chez *C. felis strongylus*.

Troisième partie : Biogéographie

Cette partie se sépare en trois chapitres, correspondant à trois échelles biogéographiques.

- Le premier concerne la biographie écologique locale et va s'attacher à étudier la biodiversité des puces de Madagascar au niveau des sites forestiers échantillonnés. Nous nous sommes intéressés à déterminer les facteurs biotiques et abiotiques influençant la répartition des puces dans les forêts malgaches. Cette approche permet d'apprécier les grands traits de la biologie actuelle des puces et de savoir si elle suffit à expliquer leur distribution spatiale.
- Le deuxième chapitre concerne la systématique des puces au travers de leur étude morphologique. Il nous autorise à dresser un tableau aussi précis que possible des rapports entre les différentes espèces de puces, au sein de leur classification. L'échelle biogéographique la plus utilisée ici est celle des régions à l'intérieur de l'île et correspond au rang taxonomique d'espèces.
- Le troisième chapitre traite des études de phylogénie moléculaire que nous avons effectuées. A travers un ensemble de méthodologies, ce travail permet, de manière complémentaire aux études morphologiques, d'apprécier les relations entre espèces et donc de se situer au niveau de l'île dans son ensemble, mais aussi au niveau des genres. La situation particulière des Leptopsyllinae malgaches nous a conduit à tenter d'éclairer les liens entre genres au sein des Ceratophyllidae. Une discussion fait suite

immédiatement à ce travail dans une optique cette fois-ci continentale et pose une hypothèse d'origine des Leptopsyllinae malgaches, puis des Ceratophyllidae.

Biogéographie écologique

Les données du catalogue actualisé des puces de Madagascar ont permis de préciser les répartitions et les spectres d'hôtes de ces espèces. Ces données qualitatives mais aussi quantitatives sur un certain nombre de sites nous ont autorisé de poser les bases d'une étude biogéographique des puces de Madagascar. La biogéographie permet, à différentes échelles, l'étude spatio-temporelle des diversités biologiques, de leur origine, de leur évolution, et de leur régulation dans des espaces hétérogènes et changeants.

Des campagnes d'inventaires biologiques menées par des équipes pluridisciplinaires entre 200 et 1700m d'altitude ont permis une meilleure connaissance des communautés végétales et animales des forêts de Madagascar. L'inventaire qualitatif standardisé de 19 sites forestiers a permis de récolter 18 espèces de puces endémiques et permet une analyse comparative des différentes forêts.

Matériels et Méthodes

Sites explorés :

Nous avons participé à l'échantillonnage de 19 sites (Fig. 106, Tab. 6). La technique de récolte des puces a été réalisée par des membres de la même équipe au cours de ces missions et les résultats, notamment quantitatifs sont comparables d'un site à l'autre.

Provenance des spécimens :

Seule la phase de vie parasite des puces a été échantillonnée. Ni le recueil de puces à l'état larvaire par récolte de litière ni la capture de puces en phase libre à l'entrée des terriers n'ont été effectuées. Bien que techniquement réalisable, la nature des sols des sites forestiers et l'encombrement des racines n'ont pas permis, de manière large, le creusement de terriers. De plus la capture des mammifères nous apparaît beaucoup plus standardisable et comparable d'un site à l'autre. Il en ressort néanmoins qu'un biais de recrutement en défaveur des espèces nidicoles est manifeste.

Tableau 6. Liste des sites échantillonnés

Numéro	site	altitude	est	sud	date
1	Ankazomivady 1	1700	47°10'	20°46'	01/1998
2	Ambalamanakana 2	1650	47°16'	20°49'	12/1998
3	Col Itremo	1630	46°34,3	20°36,1	02/1999
4	Tsinjoarivo 1	1500	47°46,2'	19°40,8'	01/1999
5	Tsinjoarivo 2	1350	47°50,1'	19°42,4'	01/1999
6	Ikongo	700	47°21	21°50'543	04/1999
7	Manambolo 1	1200	47°01'25"	22°08'58"	11/1999
8	Manambolo 2	1600	47°2,5	22°9,8	12/1999
9	Ambohijanahary	1150	45°25,2'	18°15,7'	12/1999
10	Ravaro	1500	46°50,7'	22°12,7'	01/2000
11	Vatoharanana	1025	47°26,0	21°17,4'	10/2000
12	Vatomikona	1075	47°24,0'	21°30,9'	10/2000
13	Vinanitelo	1100	47°28,8'	21°46,6'	10/2000
14	Analavelona	1250	44°10,3'	22°38,5'	11/2000
15	Marojejy 1	810	49°36,5	14°25,6	10/2001
16	Marojejy 2	1175	49°37,2	14°26,2	10/2001
17	Binara-Daraina	325	49°37	13°15,3	11/2001
18	Bemaraha	200	44°29'	19°05'	11/2001
19	Bemaraha 2	200	44°30,5'	19°10'	12/2001

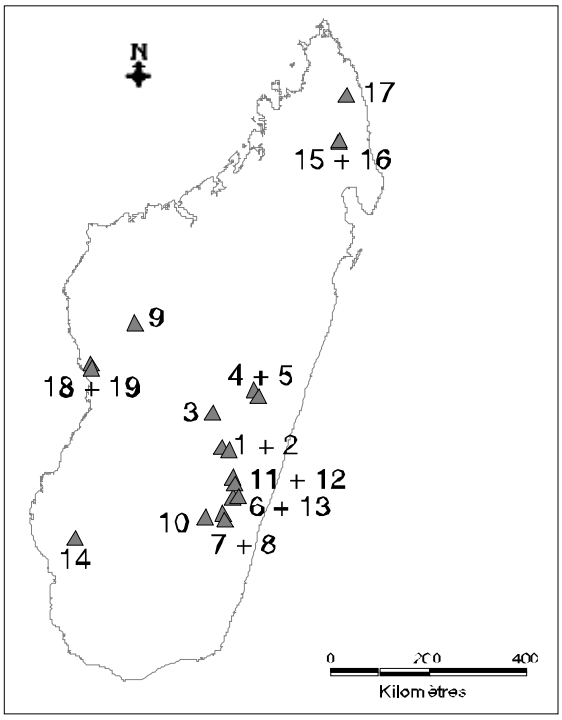


Figure 106. Carte des sites forestiers échantillonnés

Capture de micromammifères

Les autorisations de captures ont été délivrées par l'Angap (Association Nationale de Gestions des Aires protégées) et le Ministère des Eaux et Forêts. Les micromammifères ont été capturés d'Octobre à Février pendant la saison des pluies, au seul moment où les mammifères hivernants (Tenrecinae) sont actifs. Une seule station (Ikongo) a été échantillonnée en Avril, après une épidémie de peste dans un village voisin. Deux types de pièges ont été utilisés : a) des pièges à capture unique soit grillagés, type BTS ou National soit type Sherman et b) des lignes de trous-pièges (pitfalls), consistant en une série de 11 seaux enterrés et percés, séparés de 10m et reliés par une bande plastique noire, en contact avec la litiére et longue de 100m. Un protocole standard a été utilisé tout au long des sites. Les lignes de pièges étaient en place durant six nuits et vérifiées deux fois par jour. Les pièges étaient appâtés quotidiennement avec du beurre de cacahuète ou du poisson sec et de l'oignon. Les micromammifères étaient déterminés sur le terrain et confirmés par l'étude d'échantillons. Ce protocole a été mis en place par l'équipe du WWF-Madagascar dans le cadre d'échantillonnage rapide des micromammifères. Une prolongation des captures au-delà de 6 nuits n'apporte aucun renseignement supplémentaire quant à la richesse spécifique des sites. L'apport de l'utilisation des trous-pièges par rapport à l'utilisation seule des pièges grillagés ou Sherman est très important, notamment en ce qui concerne les insectivores (Goodman & Rakotondravony, 2000). La classification des rongeurs suit celle de Musser & Carleton (1993), celle des insectivores suit Hutterer (1993).

Capture des puces

Plusieurs protocoles ont été utilisés et les comparaisons quantitatives n'ont été faites qu'entre données provenant du même type d'échantillonnage.

Nous avons récolté les puces par brossage des mammifères dans une bassine large et à bords hauts, la brosse étant adaptée à la taille du mammifère (brosse à chaussure, à dent…). Un aspirateur à poire a permis la récolte des ectoparasites dans un tube de verre identifié. Les puces étaient ensuite conservées en microtubes remplis d'alcool.

Une autre méthode a consisté à récolter les puces, une fois l'hôte endormi ou euthanasié, puis brossé et examiné sur un grand linge blanc, les puces étant récoltées à l'aspirateur ou à la pince.

Enfin la dernière méthode de récolte des puces, utilisée par Barry O'Connor, consistait à examiner sous loupe binoculaire le pelage d'animaux tués et conservés en formol dans un

tulle fin. Cette dernière technique nécessitait d'envelopper l'animal très rapidement pour éviter la fuite rapide des puces après la mort de l'animal. D'autre part, la conservation en formol a interdit les études moléculaires.
Les puces étaient ensuite conservées en éthanol 70% à 4°C après étiquetage du tube, chaque tube correspondant à l'ensemble des puces récoltées sur un même mammifère.

Identification :

Les puces ont été identifiées au niveau générique par la clef morphologique de Beaucournu & Fontenille (1993) puis au niveau de l'espèce en s'aidant de la clef de Klein & Grenier (1969) pour les *Paractenopsyllus*. Les autres espèces ont été déterminées à l'aide des articles de description des espèces puis par la rédaction d'une clef dichotomique simple utilisée dans le laboratoire. Les espèces difficiles et rares ont nécessité leur montage.

Base de données

L'ensemble des données concernant les micromammifères, les puces et les sites explorés a été colligé dans une base de données Access.
La répartition de espèces a été illustrée grâce à un système d'informations géographiques mis en place sur le logiciel Mapinfo 4.0.

Analyse écologique

La matrice de distribution des taxons a été analysée soit sous forme présence/absence soit sous forme quantitative d'abondance. Quelle que soit la forme, l'analyse utilisée a toujours été de type multivariée faisant intervenir soit un calcul de matrice de distance (par index de Jaccard par exemple) soit une analyse factorielle puis une comparaison des tableaux obtenus par méthode d'analyse de plans grâce au logiciel ADE4 (Thioulouse *et al.*, 1997). Les détails sont fournis au cours de l'exposé des résultats.

Résultats

Indices globaux de diversité

Une première analyse consiste à déterminer les indices classiques en écologie pour chaque groupe ou « guilde » étudié, par exemple les puces : pour chaque site, a) l'abondance ou l'effectif, b) la richesse spécifique, c'est à dire le nombre d'espèces, c) l'index de Shannon Weaver qui reflète l'équilibre entre les différentes espèces qui peuplent une unité d'échantillonnage. Cet index est égal à la somme des produits des pourcentages relatifs de chaque espèce par le logarithme de base 2 des mêmes pourcentages (tableau 7) et est donc égal à 0 si seule une espèce est retrouvée.

Nous avons comparé ces indices avec des paramètres abiotiques du milieu : l'altitude et la surface relative (données disponibles pour 15 sites, I. Jeanne, données non publiées), par corrélation non paramétrique de Spearman, et l'appartenance au massif septentrional, central ou aux marges, et le domaine bioclimatique, tel que défini par Koechlin, par ANOVA de Kruskal-Wallis. On s'aperçoit que les indices de biodiversité sont tous trois positivement corrélés avec l'altitude (abondance $p = 0.0063$, richesse spécifique $p = 0.035$, cf Fig. 106, Shannon $p = 0.024$). Seuls la richesse spécifique ($p = 0.0395$) et le Shannon ($p= 0.0068$) sont corrélés avec les massifs et seul le Shannon avec les domaines bioclimatiques ($p= 0.0204$). Aucun de ces index n'est corrélé avec la taille des fragments forestiers échantillonnés.

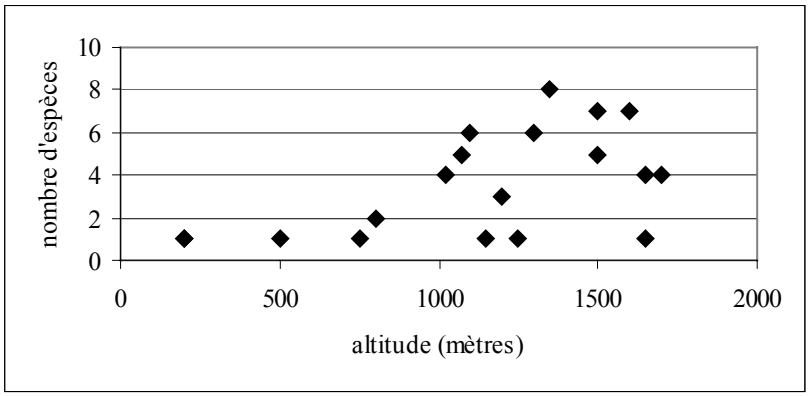


Figure 107. Richesse spécifique en fonction de l'altitude.

En ce qui concerne l'altitude, sur la figure 107, on remarque que le maximum est atteint pour l'altitude moyenne de 1400m. Cet effet est connu pour les micro-mammifères de Madagascar (Goodman, 1996, 1998, 2000.).

Tableau 7. Indices globaux de diversité des puces par site

	Abondances	Richesses spécifiques	Index de Shannon
Ambalamanakana 2	102	4	1,887
Ambohijanahary	98	1	0
Analavelona	1552	1	0
Andrambovato	20	5	2,088
Ankazomivady 1	139	4	1,58
Ankidrodroa	11	1	0
Bezavona	8	1	0
Binara-Daraina	36	1	0
Col Itremo	61	1	0
Ikongo	4	1	0
Manambolo 1	19	6	2,182
Manambolo 2	75	7	2,437
Marojejy - camp II	15	3	0,906
Marojejy-Bemanavy	156	2	0,89
Ravaro	456	5	1,375
Tsinjoarivo 1	234	7	2,312
Tsinjoarivo 2	333	8	2,291
Vatoharanana	57	4	1,037
Vinanitelo	41	6	2,29

Il est cependant important de noter que, pour les sites étudiés, des index de biodiversité des micro-mammifères, seul le Shannon est corrélé avec un facteur abiotique proposé : l'appartenance aux massifs. Ceci est lié à la plus faible diversité enregistrée au niveau des sites de basse altitude ou des marges.

Si l'on considère les indices de biodiversité des mammifères comme des facteurs biotiques de biodiversité des puces, les relations sont très fortes entre ces trois indices des mammifères et la richesse spécifique et le Shannon des puces (toutes relations avec $p < 0.0005$). Par contre l'abondance des puces n'est corrélée avec aucun des indices de biodiversité des mammifères.

Abondances et Présences / Absences

Afin d'étudier les facteurs écologiques de répartition des différentes espèces et non plus seulement de richesse biologique globale, nous nous proposons d'effectuer, à l'échelle des différents sites, l'analyse multivariée de l'abondance des différentes espèces de puces. Ceci nous permettra d'effectuer une classification de ces sites forestiers.

Nous avons construit une matrice de données ordonnant par lignes les sites forestiers et par colonne les espèces présentes (tableau 8).

Tableau 8. Matrice de présence / absence des puces endémiques par site

	S. fonquerniei	*S. estradei*	*S. girardi*	*D. brachypecten*	*D. flacourti*	*T. rodhaini*	*P. kerguisteli*	*P. grandidieri*	*P. pauliani*	*P. viettei*	*P. vauceli*	*P. petiti*	*P. randrianasoloi*	*P. rouxi* (in MS)	*P. duplantieri* (in MS)	*P. gemelli* (in MS)	*P. ratovonjatoi* (in MS)	*P. goodmani*
col itremo	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bemaraha	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bemaraha 2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ambohijanahary	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anavelona	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ankazomivady	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
Anbalamanakana	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
ikongo	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
manambolo 1300	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
manambolo 1600	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
Ravaro	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Marojejy 800	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Marojejy 1200	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Binara Daraina	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Andrambovato	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Vinanitelo	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
Vatoharanana	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
Tsinjoarivo 1550	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Tsinjoarivo 1400	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0

Une matrice de distances calculées d'après l'indice de Jaccard a ensuite été élaborée (ADE4, option clusters) puis hiérarchisée par UPGMA. Le dendrogramme obtenu (figure 108) permet plusieurs remarques :

- Les sites les plus proches les uns des autres sont liés deux à deux (Manambolo, Tsinjoarivo, Marojejy , Ambalamanakana et Ankazomivady).
- Les sites des hautes terres sont reliés en un cluster et séparés en deux selon l'altitude (1000-1150m et 1300-1700m).
- Le site d'Ikongo, siège d'une épidémie de peste, est à part de tous les autres.
- Les massifs les plus occidentaux (cf carte supra) sont tous reliés et correspondent à la présence unique de *S. fonquerniei*.
- Ces derniers sont reliés avec le massif septentrional du Marojejy.

Nous avons donc une double stratification selon les massifs centraux, septentrionaux et les

marges et selon l'altitude. Ce qui correspond aux résultats de l'analyse globale de biodiversité des puces.

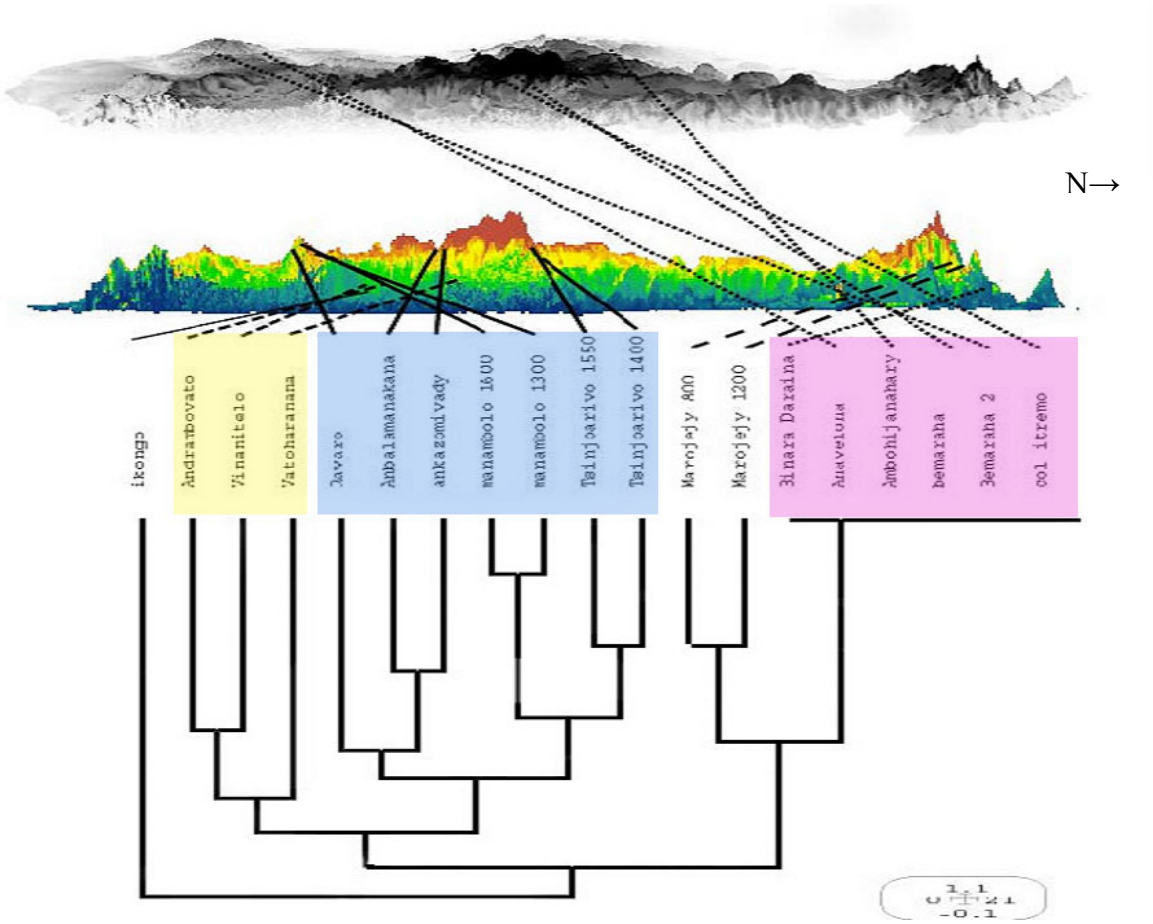


Figure 108. Dendrogramme des sites selon la présence des puces endémiques, projeté sur le relief de Madagascar (images I. Jeanne)

Si l'on effectue la même démarche avec les mammifères sur les mêmes sites, on obtient un dendrogramme différent (Fig. 109).

Certains regroupements persistent, par exemple, Ankazomivady et Ambalamanaka ainsi qu'un certain degré de différentiation des sites occidentaux (les embranchements les plus à droite de l'image), avec une association avec certains sites du massif septentrional. La stratification altitudinale est plus difficile à retrouver. Le test de Mantel (1967) effectuée entre les deux matrices de distances calculées par les indices de Jaccard montre une corrélation significative ($p<0.05$). Si nous reprenons les mêmes données de manière quantitative (abondances) en utilisant l'indice D5 de Legendre pour les données quantitatives (Gower & Legendre, 1986), le même test de Mantel est très significatif. La répartition des puces dans les

forêts de Madagascar est donc corrélée avec la répartition actuelle des mammifères, ce qui semble logique.

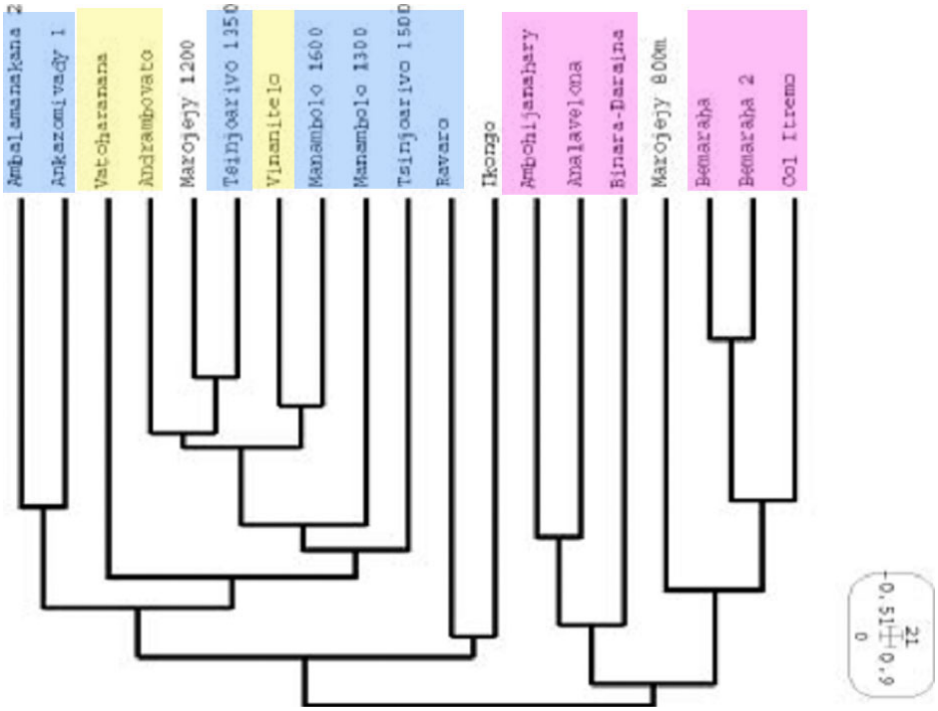


Figure 109. Dendrogramme des sites selon la présence des mammifères endémiques.

Spectre d'hôtes

Nous voulions tester l'hypothèse de lien direct des puces et des mammifères par l'intermédiaire du spectre d'hôtes. Nous avons donc construit une matrice croisée des données des puces et des mammifères afin d'obtenir une matrice puces/ mammifères des sites échantillonnés (option « match two triplets » *in* ADE4) (Fig. 110).

Nous reprenons les mêmes espèces de puces étudiées avec le spectre d'hôtes connus depuis les données du catalogue, traitées au niveau des genres pour les micro-mammifères avec calcul des distances par indice D5 de Gower-Legendre pour la matrice d'abondance. Ces deux méthodes permettent d'obtenir toutes deux une distance euclidienne. En comparant les matrices de spectres d'hôtes et celles d'abondances sur les sites, nous n'obtenons par contre aucune corrélation positive que ce soit par le test de Mantel (distance euclidienne) ($p=0.32$) ou le test RV ($p = 0.46$).

Les relations retrouvées entre les puces et les mammifères ne semblent donc pas en rapport avec le spectre d'hôtes connu. Soit le spectre est incohérent, aussi bien en abondance qu'en présence / absence alors qu'il repose cependant sur la base de données largement partagées avec l'analyse écologique, soit la relation retrouvée repose sur des caractères du milieu

communs aux mammifères et aux puces. Ceci est corroboré par exemple par la sympatrie de *Galidia elegans*, petit carnivore endémique vivérridé avec 3 espèces de puces (*P. goodmani*, *P. randrianasoloi* et *P. kerguisteli*) alors qu'aucune puce n'a jamais été retrouvée sur cet animal ou les relations entre *D. flacourti* et les genres *Brachyuromys*, *Gymnuromys* et *Oryzorictes* alors que le seul hôte endémique connu est *Nesomys rufus*. On voit que les espèces peuvent être considérées comme des marqueurs écologiques des biotopes des sites échantillonnés.

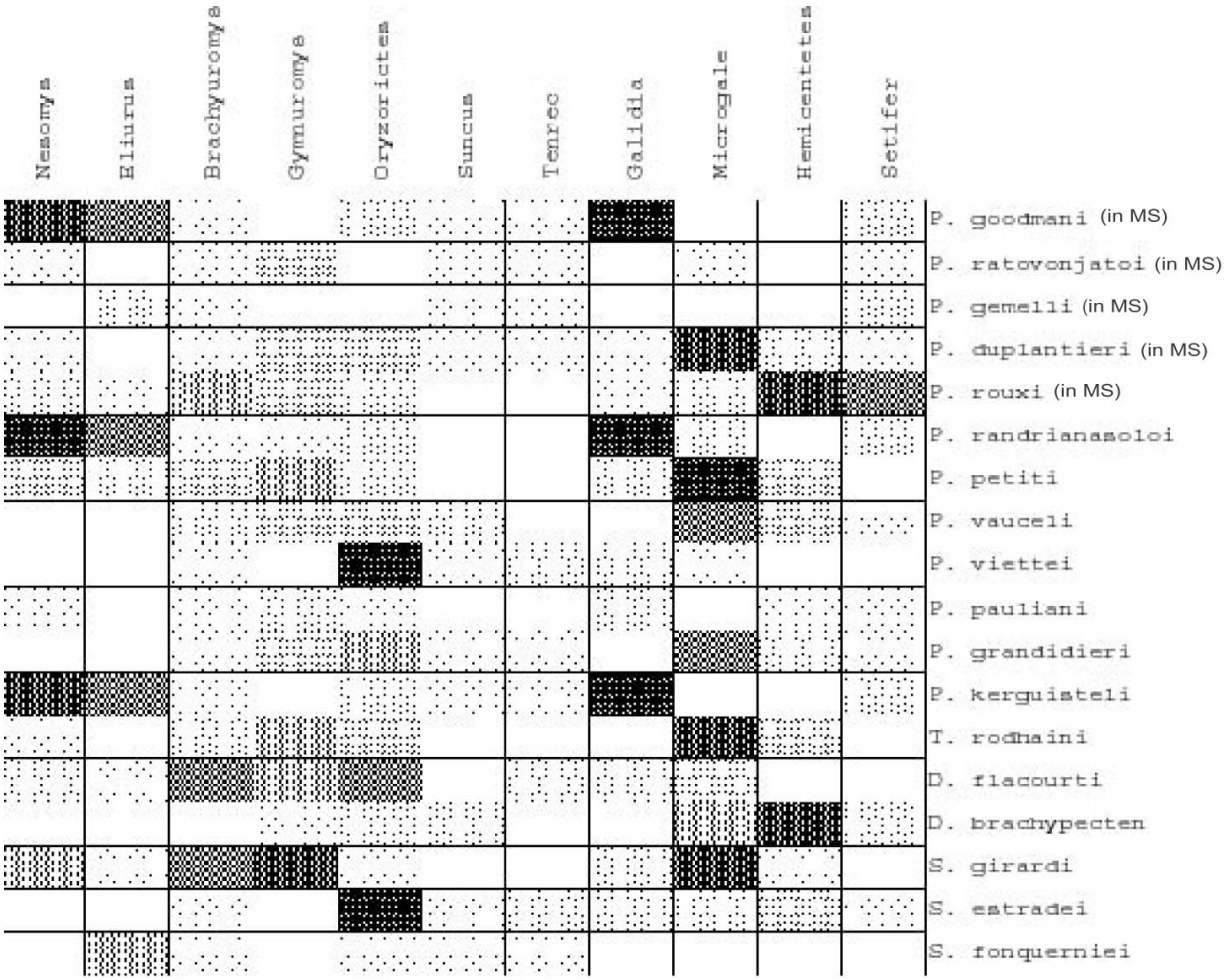


Figure 110. Résultats de l'analyse croisée des deux matrices d'abondances dans les sites des puces et des micro-mammifères. Plus la couleur est sombre, plus la liaison positive est forte. Le blanc correspond au maximum de liaison négative.

Facteurs environnementaux abiotiques

Il est alors nécessaire de faire une analyse sur les facteurs environnementaux des sites.

Nous choisissons comme variables environnementales :

- L'altitude, en 4 classes :
    - 1 = moins de 750m
    - 2 = 750-1299m
    - 3 = 1300-1599m
    - 4= au moins 1600m
- L'appartenance aux massifs ou aux marges :
    - 1 = hautes terres centrales
    - 2 = Nord
    - 3 = marges occidentales
- Les domaines bioclimatiques définis comme ci-dessous par Koechlin *et al.* (1974) rassemblés en 5 classes (cf. introduction):
    - 1 = 2
    - 2 = 4-5
    - 3 = 6
    - 4 = 8-9
    - 5 = 10
- La température moyenne annuelle
    - 1 = 24-26°
    - 2 = 21-23°
    - 3 < 21°

Une analyse effectuée comme précédemment en utilisant une analyse inter-classes en composantes multiples pour les variables environnementales qualitatives ne montre qu'une relation, appréciée par Test RV sur les matrices distances, entre la répartition des puces et la température (p= 0.003). Les autres paramètres ne montrent pas de relation significative. Pour les mammifères la température est un facteur également significatif (p= 0.012) ainsi que l'altitude (p= 0.014).

Les figures de l'analyse inter-classes des occurrences des puces selon les sites montrent une séparation relativement bonne pour la température (Fig. 111) alors que les différentes classes des bioclimats sont mal séparées (Fig.112), sauf la classe 1 qui correspond au domaine

perhumide tempéré regroupant les sites du versant oriental des Hautes Terres. Les classes 4 et 5 des domaines les plus secs ne sont pas différenciées, du fait de la seule présence de *Synopsyllus fonquerniei*.

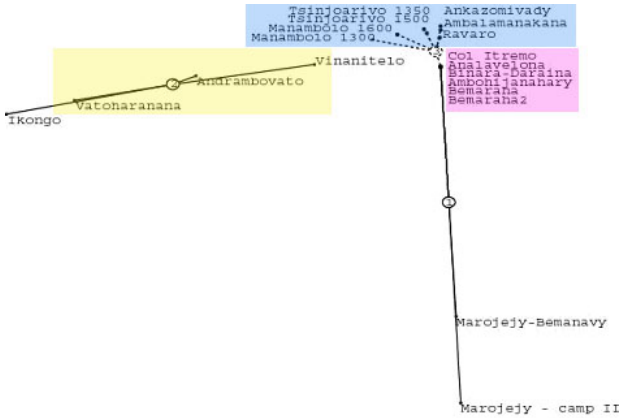


Figure 111. Analyse inter-classes selon la température de la répartition des puces dans les sites forestiers

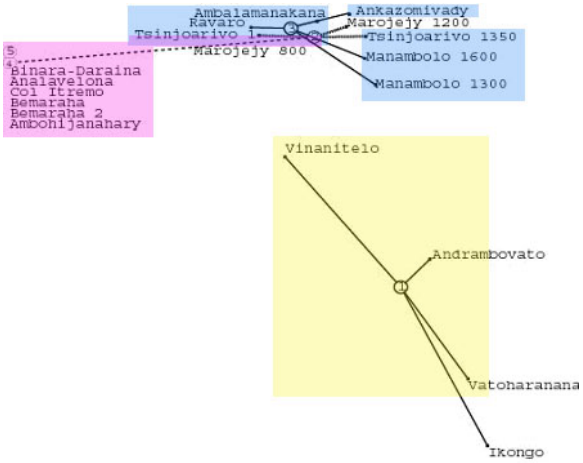


Figure 112. Analyse inter-classes selon les domaines bioclimatiques de la répartition des puces dans les sites forestiers.

Au total, l'analyse multivariée de la répartition des puces dans les forêts de Madagascar montre une structuration des peuplements liée aux mammifères, sans qu'un lien spécifique hôte-parasite soit prouvé. Concernant les paramètres environnementaux, seule une relation avec la température est retrouvée. Les difficultés d'analyse peuvent être liées au nombre limité de sites échantillonnés mais aussi au mode d'analyse rassemblant l'ensemble des puces

récoltées en forêt. Les genres en causes sont différents et leurs préférences écologiques peuvent s'exprimer de manière différente. Une analyse menée au niveau d'un seul genre pourrait peut-être apporter de nouveaux renseignements. On est cependant alors gêné par le faible nombre de taxons. Le même plan d'analyse RV de corrélation entre matrices de distances avec les données des Leptopsyllinae endémiques montre une corrélation entre la distribution de spécimens récoltés et les facteurs environnementaux, incluant de manière significative les bioclimats ($p = 0.0027$), la température ($p = 0.0045$) et l'altitude en mètres et non plus en classes ($p = 0.02$).

Un certain nombre de facteurs écologiques abiotiques et biotiques sont donc en rapport avec la distribution actuelle des puces dans les forêts malgaches et il semble utile d'envisager la perspective de suivis écologiques au niveau des terriers et, surtout, des litières où se développent les larves. La biologie de ce stade a conditionné primitivement au cours de l'évolution et conditionne toujours la présence ou l'absence des imagos.

Systématique et analyse morphologique des puces de Madagascar

Nous allons étudier les relations d'ordre systématique qui peuvent exister au sein des siphonaptères endémiques de Madagascar. Parmi les Pulicidae, les Archeopsyllinae et notamment le genre *Ctenocephalides* ont déjà été traités par Ménier & Beaucournu (1998, 1999) et Beaucournu & Ménier (1999). Le genre *Dinopsyllus*, seul représentant des Dinopsyllinae (Ctenophthalmidae), forme un ensemble très peu polymorphe et de diagnose difficile. Les représentants malgaches (Smit, 1951 ; Grenier & Klein, 1965 ; Klein, 1965c, 1967) de la sous-famille présentent cependant un ensemble de caractères communs :

a) les épines du peigne pronotal sont relativement courtes par rapport aux autres espèces du genre et leur longueur est inférieure à la moitié de la largeur du pronotum
b) l'extrémité des soies du rang principal des tergites abdominaux n'atteint pas la base des soies du même rang du tergite suivant.

La monophylie des espèces malgaches ne semble pas faire de doute. Les liens avec les autres espèces de l'Afrique continentale sont difficiles à établir tant qu'une étude approfondie du genre n'a pas été effectuée.

Les deux autres sous-familles : les Leptopsyllinae et les Xenopsyllinae vont être détaillées ici.

Ceratophyllidae – Leptopsyllinae

Liens entre la systématique et la morphologie

La description de nouvelles espèces de Leptopsyllinae permet de définir les relations qui peuvent exister entre les différentes espèces. Jusqu'à présent aucun travail de synthèse n'a été réalisé dans ce sens. Les travaux de Rothschild & Hopkins (1971), tout comme ceux de Klein & Grenier (1965, 1969) et Klein & Uilenberg (1966) ne font que souligner les caractères différentiels ou communs entre les différentes espèces sans y attacher aucun sens phylétique. Les seuls liens jusqu'ici décrits sont ceux qui unissent et séparent les espèces au travers des clefs morphologiques dichotomiques. Ces liens sont réels mais n'apparaissent qu'à travers

une série unique de caractères diagnostiques. C'est une approche qui vise à séparer et non rassembler les espèces proches. Le travail de Cheetham (1988) concernant les Pulicidae s'est appuyé sur la morphologie des caractères mâles pour établir une phylogénie des Pulicidae. Sans vouloir prétendre à reproduire ce travail pour les Leptopsyllinae, il semble important d'essayer d'établir des liens entre espèces par l'analyse des caractères morphologiques. Plusieurs caractères morphologiques semblent évidents, dont certains d'ailleurs sont utilisés dans les clefs : bord postérieur du sternite VII des femelles, forme de la spermathèque, des ducti, des hamuli, des lobes dorsaux des phallosomes, des sternites VIII et IX des mâles, des plaques péniennes, des basimères et des télomères. Il nous parait logique, à l'instar de Cheetham de nous servir des caractères sexuels mâles mais aussi, et ce qu'il n'a pas fait, femelles. Les caractères de sétation sont très variables mais nous en retiendrons cependant quelques-uns uns : l'abondance des dents du peigne pronotal, la présence de soies spiniformes sur la rangée frontale et du nombre de soies longues en arrière de cette rangée chez la femelle.

Analyse morphologique

Nous présentons ici un tableau (Tab. 9) rassemblant les 15 espèces étudiées avec les 20 critères morphologiques correspondants.

Critères retenus :

1. Nombre de lobes du bord postérieur du sternite VII de la femelle, code : 0 = 1 lobe, 1 = 2 lobes
2. Soies spiniformes de la rangée frontale, code : 0 = au plus une soie spiniforme, 1 = au moins 2
3. Nombre de dents du peigne pronotal de la femelle, code : 0 = 28 et plus, 1 = au plus 27
4. Rapport longueur / largeur d la spermathèque, code : 0 = inférieur à 1,5, 1= supérieur ou égal à 1,5
5. Taille de la femelle, code : 0 = inférieur à 3,4 mm, 1 = supérieur ou égal à 3,4mm
6. Largeur *Perula*, code : 0 = large et / ou arrondie, 1 = étroite, sa largeur proche de la largeur du *ductus bursae*
7. Direction *Perula* code : 0 = dirigée vers le haut ou l'avant, 1 = dirigée vers l'arrière
8. Plaque pénienne, rapport longueur sur plus grande largeur, code : 0 = inférieur ou égal à 4, 1 = supérieur à 4
9. Forme de la dilatation apicale du bras céphalique du sternite IX du mâle, code : 0 = quadrangulaire, 1 = trapézoïdale
10. Clasper : rapport de la longueur du manubrium sur la hauteur du basimère, code : 0 = inférieur à 1,1, 1 = supérieur ou égal à 1,1
11. Sternite VIII du mâle largeur bord postérieur, code : 0 = aussi large que le corps du sternite, 1= plus étroit

12. Sternite VIII du mâle bord postérieur avec une concavité, code : 0 = pas de concavité, 1 = présence d'une concavité
13. Sternite VIII du mâle bord postérieur avec une convexité inférieure, code : 0 = pas de convexité, 1 = présence d'une convexité
14. Lobe apico-dorsal du phallosome en crochet , code : 0= pas de crochet, 1 = crochet
15. Lobe apico-dorsal du phallosome arrondi à l'apex, code : 0= large, non arrondi, 1= arrondi
16. Nombre de soies longues génales en arrière de la série frontale chez la femelle, code : 0= plus de 4, 1= 4
17. Nombre de rangées de soies occipitales, incluant la rangée sub-marginale, code : 0 = 3, 1 = 4
18. Bras caudal de l'hamulus, code : 0 = simple, 1= multilobé
19. Hamulus, angle entre le bras céphalique et le bras caudal, code : 0 = inférieur ou égal à 50°, 1 = supérieur à 50°
20. Sternite IX, bras distal triangulaire à base supérieure, code : 0 = non, 1 = oui

Les valeurs retenues proviennent des dessins de Klein (1969) et des nôtres.

Nous ne pouvons retenir les caractères femelles des espèces dont seuls les mâles sont connus ; sont donc exclus de l'étude : *Tsaractenus grenieri*, *Paractenopsyllus beaucournui* (in MS), *P. raxworthyi* (in MS) et *P. oconnori* (in MS).

Tableau 9. Matrice des caractères morphologiques des espèces de Leptopsyllinae endémiques de Madagascar

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
P. kerguisteli	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1
P. pauliani	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
P. grandidieri	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1
P. viettei	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
P. petiti	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
P. vauceli	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1
P. randrianasoloi	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1
P. albignaci	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P. goodmani	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0
T. rodhaini	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
P. rouxi (in MS)	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1
P. ratovonjatoi (in MS)	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
P. duplantieri (in MS)	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
P. juliamarinus (in MS)	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
P. gemelli (in MS)	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1

Méthodes

L'analyse a été réalisée par l'option « mix » de Phylip (Phylogeny Inference Package Version 3.2) (Felsenstein 1989, 1993) qui permet l'analyse en parcimonie de caractères

morphologiques discrets. Les critères de Wagner (Eck & Dayhoff. 1966) ont été retenus : les états ancestraux sont inconnus, les changements d'état ont autant de chance de se réaliser dans un sens que dans l'autre.

Cette matrice de données a été rééchantillonnée 100 fois par bootstrap, c'est à dire que, de manière aléatoire certains caractères ont été effacés tandis que d'autres ont été dupliqués, de telle sorte que la matrice de données a toujours la même taille mais avec un jeu de données différent. Cette méthode permet de juger de la robustesse des données en s'assurant que l'effet observé ne repose pas sur un petit nombre de caractères. L'ensemble des arbres obtenus par l'emploi de Mix sur l'ensemble des jeux de données permet d'obtenir un arbre consensus. Figurent sur cet arbre (Fig. 113), sur chaque embranchement, le nombre de fois sur 100 où l'embranchement a été retrouvé. Les nombres supérieurs à 50 sont indiqués en gras. L'arbre n'est pas enraciné afin de considérer l'ensemble des relations au sein des Leptopsyllinae endémiques malgaches, y compris celles entre les espèces des deux genres considérés.

Résultats. Fig. 113

On remarque que, malgré le faible nombre de caractères étudiés, un certain nombre d'embranchements sont souvent retrouvés :

- *P. duplantieri* (in MS) et *P. juliamarinus* (in MS), mettant en évidence les ressemblances notées lors de la description.
- *P albignaci* et le groupe précédent.
- *P. randrianasoloi* et *P. gemelli* (in MS), rapprochement déjà remarqué lors de la description de cette dernière espèce
- *P. goodmani* et *T. rodhaini*, renforçant la position intermédiaire de *P. goodmani* et l'intérêt de créer le sous-genre *Consobrinopsyllus*.

D'autres relations telles que celles rapprochant *P. grandidieri* et *P. rouxi* (in MS) ou *P. vauceli* et *P. kerguisteli* ne sont pas significatives et mériteraient une analyse portant sur un plus grand nombre de caractères.

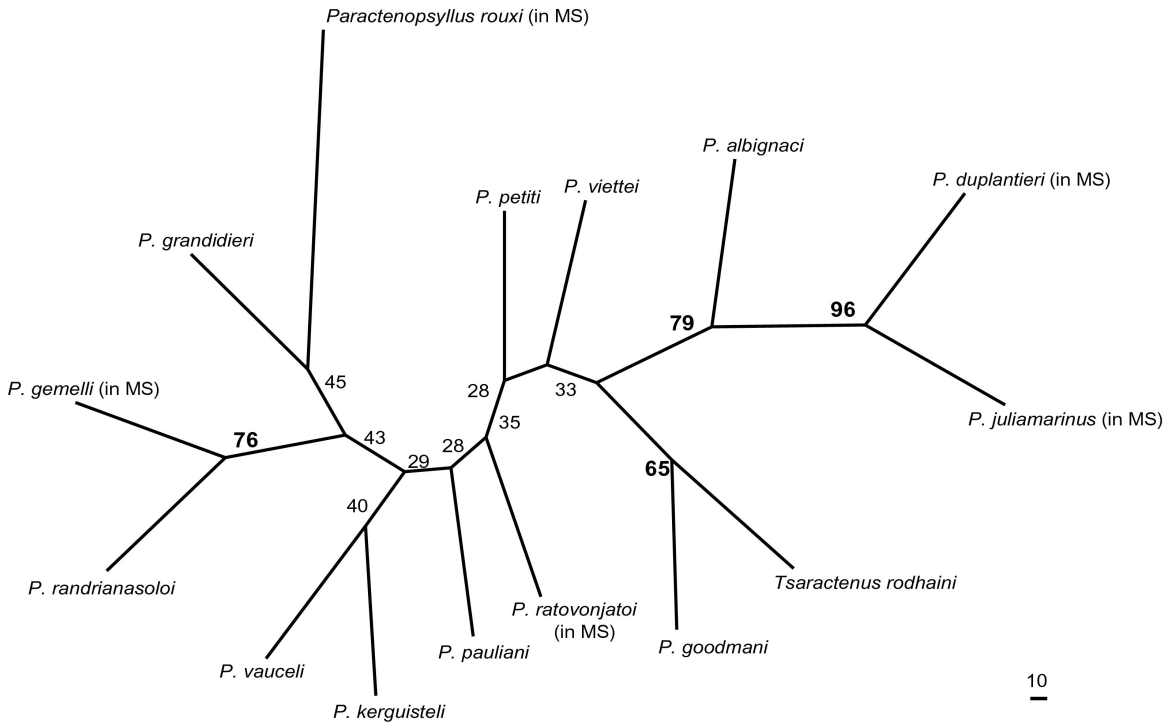


Figure 113. Phylogénie morphologique des Leptopsyllinae endémiques de Madagascar dont les deux sexes ont été décrits

Pulicidae

Concernant les Pulicidae, le travail de Cheetham (1988) montre les relations étroites entre les genres *Synopsyllus* et le groupe *hirsuta* du genre *Xenopsylla*, dont un représentant endémique de Madagascar a été décrit. Cependant pour établir ce rapprochement, il s'appuie essentiellement sur la sétation marquée du sternite VIII et sur l'absence de la suture métépisternale. Au sein du genre *Synopsyllus*, il rapproche, sur les critères de largeur de l'apodème de l'adeage et sur la taille de l'apophyse mobile du clasper (P1) les espèces *S. fonquerniei* et *S. girardi* et place *S. estradei* dans une position primitive.

Relations intergénériques

Si l'on considère les relations inter-génériques au sein des Xenopsyllinae, la suture métépisternale rapproche *Synopsyllus* de *Synosternus*, mais un grand nombre de critères l'en éloignent : la plaque pénienne étroite à la base, la présence d'une apophyse P3 notable chez *Synosternus*, la spermathèque avec une hilla très allongée par rapport à la bulga, petite et

arrondie. De manière nette, si, comme Cheetham, on se fie aux caractères sexuels, *Synopsyllus* se rattache au genre *Xenopsylla* plus qu'aux genres *Synosternus*, *Pariodontis*, *Procaviopsylla* et *Parapulex*. Au sein des groupes du genre *Xenopsylla*, un certain nombre de groupes semblent se détacher de *Synopsyllus* par la présence d'une apophyse P3 , portant des soies : *erilli*, *gratiosa*, *nilotica*. D'autres groupes se différencient de *Synopsyllus* par une spermathèque dont la base de la hilla est dilatée et fortement colorée : *cheopis*, *brasiliensis*. A ces caractères peuvent s'ajouter la forme de la plaque pennienne, étranglée chez *cheopis*. Le groupe *trispinis*, dans lequel l'apophyse P3 n'est pas fortement individualisée, la plaque pénienne non étranglée à la base, et la spermathèque peu dilatée à la base pourrait présenter un lien fort mais il se différencie du genre *Synopsyllus*, en dehors de la présence de la suture métépisternale et entre autres par les caractères de la sétation des segments V des tarses et par une hilla fortement colorée sur sa moitié basale.

Le groupe hirsuta

Le groupe *hirsuta*, tout comme le groupe *brasiliensis* porte une soie antépygidiale marginale et implantée sur un cône (sauf *X. petteri*), une apophyse P1 très réduite (sauf *X. petteri*), une plaque pénienne étranglée à la base (sauf *X. petteri*) et une spermathèque avec une hilla relativement large et peu dilatée à la base. Plus qu'un groupe auquel se rattache donc *Synopsyllus* au sein du genre *Xenopsylla*, c'est donc bien de l'espèce *X. petteri* qu'elle se rapproche le plus. Haesalbarth (1964) considère *X. petteri* comme à part au sein du groupe *hirsuta* : soie antépygidiale non marginale, apophyse P1 du clasper relativement longue, soies du sternite VIII différentes dans leur forme, certaines sont spiniformes, et leur emplacement par rapport aux autres espèces du groupe. On voit donc se dessiner ici les liens entre les taxons malgaches où *X. petteri* représenterait une forme intermédiaire entre les genres *Synopsyllus* et *Xenopsylla*, particulièrement *hirsuta*.

Analyse moléculaire des puces de Madagascar

Matériels et Méthodes :

Matériel :

Spécimens testés (entre parenthèses, les numéros de référence):

Ctenocephalides felis strongylus (IPM22), *Xenopsylla cheopis* (DAE 274), *X. brasiliensis* (CO 45), *X. nubica* (TG 23), *Synopsyllus fonquerniei* (SMG 12351), *S. girardi* (SMG 11306), *S. estradei* (RAV 008), *Leptopsylla segnis* (DC 065), *Tsaractenus rodhaini* (SMG 10564), *Paractenopsyllus pauliani* (DIK 026), *P. grandidieri, P. petiti* (DT 106), *P. viettei* (RAV 117), *P. vauceli* (DT 97), *P. randrianasoloi* (2 spécimens : ENT 001, SMG 10890), *P. raxworthyi* (in MS) (initialement diagnostiqué comme *P. randrianasoloi* : RAX 3960), *P. rouxi* (in MS) (DF 51), *P. duplantieri* (in MS) (DT 121), *P. juliamarinus* (in MS) (SMG 10896), *P. ratovonjatoi* (in MS) (SMG 12216), *P. gemelli* (in MS) (SMG 12190), *P. goodmani* (SMG 11095).

Les spécimens ont été identifiés selon les critères morphologiques définis dans les clefs disponibles, pour les espèces difficiles à déterminer (genre *Paractenopsyllus*) et extérieures à Madagascar (*Xenopsylla nubica*, *X. brasiliensis*), des photos au grossissement x 400 ont été prises et conservées. Enfin la plupart des spécimens n'étaient pas récoltés de manière isolée et d'autres spécimens de la même série ont pu être montés au baume du Canada et conservés.

Les régions du génome étudiées :

Les gènes choisis pour l'analyse des spécimens ont été :

Le gène codant pour l'ARN ribosomal 16S :

Il s'agit d'un gène mitochondrial, utilisé dans les phylogénies d'insectes. La longueur du fragment ici amplifié est de l'ordre de 500 bp. Concernant ce gène, plusieurs séquences sont disponibles dans les banques de séquences, nous avons choisi deux séquences appartenant à des Ceratophyllidae :

- *Amphipsylla quadratoides* (Genbank AY072636), représentant d'Amphipsyllinae, proche des Leptopsyllinae
- *Citellophilus sparcilis* (Genbank AY072638), Ceratophyllinae
- et une séquence choisie comme groupe externe pour ancrer les arbres obtenus : *Panorpa claripennis* (Mecoptera : Panorpidae) (Genbank AF180068).

La région de la boucle D3 du gène d'ARN ribosomal 28S

Il s'agit d'un gène nucléaire largement utilisé pour la taxonomie des insectes. La longueur du fragment amplifié est de l'ordre de 340bp. Ce gène présente habituellement une séquence plus conservée que l'ARN ribosomal 16S (vitesse d'évolution relative plus lente), et permet, a priori, l'étude des relations à un niveau taxonomique plus élevé que l'ARN 16S. De nombreuses séquences sont disponibles. Nous avons choisi :

- *Ophthalmopsylla volgensis palestinica* (AF423952.1), Amphipsyllinae
- trois représentants des Ceratophyllinae : *Ceratophyllus petrochelidoni* (AF423942.1), *Malaraeus sinomus* (AF423939.1) et *Megabothris calcarifer* (AF423941.1)
- *Ctenocephalides canis* (AF423974.1), Pulicidae
- et *Boreus coloradensis* (AF423934.1) (Mecoptera : Boreidae), choisi comme groupe externe.

Les deux gènes choisis codent tous deux pour de l'ARN ribosomal, donc non traduit. Il n'y a donc pas d'analyse sélective entre les différentes bases des codons (polymorphisme silencieux de la troisième base).

Méthodes

Extraction ADN

L'ADN des puces est extrait d'après Cornel et Collins (1996) après broyage et lyse (chauffage, protéinase K et tampon de lyse) par précipitation sel (Acétate de Potassium 8M) / alcool (éthanol). Le détail du protocole est fourni en Annexe - 2.

Amplification par Polymérisation enzymatique en chaîne (PCR) :

Les couples d'amorces respectives permettant l'amplification de la portion du gène rARN 16S et de la boucle D3 du gène rARN 28S sont :

- 16SP1 : AACTCAGATCATGTAAGAAT
- 16SP2 : GTTTAACAAAAACATGTCTT
- D3a : GACCCGTCTTGAAACACGGA
- D3b : TCGGAAGGAACCAGCTACTA

Préparation MIX : pour 50 microlitres (en µl): Eau distillée 31,1, Tampon 10X 5, DNTP 1, amorces 5 chaque, *Taq*polymerase 0,4, ADN 2,5.

Conditions PCR :

- Pour 16S : Dénaturation à 94° pendant 5 minutes puis 35 cycles d'amplification (94°/30s, 46°/30s, 72°/1 mn) et élongation finale à 72°C pendant 10 minutes
- pour 28S : Dénaturation à 94° pendant 5 minutes puis 30 cycles d'amplification (94°/30s, 57°/30s, 72°/30s) et élongation finale à 72°C pendant 10 minutes

L'électrophorèse sur agarose à 1% en présence de bromure d'éthidium et en tampon TBE permet la visualisation des fragments amplifiés sous UV puis la découpe de cette bande et la purification hors du gel par matrice d'extraction (Geneclean*).

Séquençage

Les fragments purifiés sont envoyés par courrier rapide et séquencés par Genomexpress* (Meylan, France) en simple brin sur séquenceur (« *single short run* ») dans les deux sens. Les électrophorégrammes ABI fournis permettent de juger de la bonne qualité de la séquence et facilitent l'alignement ultérieur. Cette vérification s'est faite *de visu* à l'aide du logiciel Chromas°1.45 (http://www.technelysium.com.au/chromas.html) pour comparer les brins sens et antisens.

Analyse

Les séquences ont été alignées avec Clustal X 1.6 (Thompson *et al*., 1994) :

- à 395 paires de bases (pb) pour le 16S et 315 pb pour le 28S.
- Les séquences consensus ont été déterminées à l'aide de BioEdit° v. 5.0.6 (Hall, 1999)

Une séquence consensus arbitraire a été construite en attribuant au site polymorphe la valeur de la base la plus fréquente, l'absence de base étant comptée comme une base.

- Re-échantillonnage (bootstrapping) : 100 bootstraps ont été réalisés sur le jeu de données par le logiciel Seqboot de l'ensemble PHYLIP -- Phylogeny Inference Package Version 3.2 (Felsenstein, 1989, 1993) pour pouvoir tester la robustesse des données.
- L'ensemble des nouveaux jeux de données est comparé en maximum de vraisemblance (DNAMLK-Phylip) et en parcimonie (DNAPARS-Phylip).
- L'ensemble des arbres obtenus sont examinés avec Treeview v. 1.6.6 (Page, 1996) puis un arbre consensus est obtenu soit avec CONSENSE (Phylip) par la méthode Majority rule ou avec Component (Page, 1989) pour la comparaison des arbres par la méthode Nelson (1979) d'après un algorithme défini par Page (1989b)
- Le jeu de données concernant le polymorphisme de la boucle D3 du gène rARN 28S des Leptopsyllinae endémiques a été testé en double avec Paup° (Swofford, 1998) avec l'aide du Dr F.Ariey (GRP, Institut Pasteur de Madagascar).

Résultats – Les Leptopsyllinae

rARN 16S

L'annexe 3 présente l'ensemble des séquences obtenues.

Pour le gène mitochondrial rARN 16S, 14 séquences ont présenté une bonne qualité (lecture homogène dans les deux sens), dont 11 appartiennent à des Leptopsyllinae, représentant 8 espèces endémiques : *Paractenopsyllus duplantieri* (in MS), *P. goodmani*, *P. rouxi* (in MS), *P. ratovonjatoi* (in MS), *P. randrianasoloi* (2 spécimens), *P. pauliani*, *P. vauceli*, *P. raxworthyi* (in MS), *Tsaractenus rodhaini* et une espèce de répartition large, *Leptopsylla segnis*. Trois séquences appartiennent à des Xenopsyllinae : *Xenopsylla cheopis*, *X. nubica* et *Synopsyllus fonquerniei*.

Le genre *Paractenopsyllus*

Plusieurs anomalies majeures sont constatées avec l'analyse du gène du rARN 16S (Fig. 114) :

- La position de *Tsaractenus* avec les Xenopsyllinae
- La position de *Paractenopsyllus duplantieri* (in MS) en dehors des *Paractenopsyllus*. *P. duplantieri* devient alors taxon frère des genres *Amphipsylla* et *Ceratophyllus*. Le genre *Paractenopsyllus* devient paraphylétique. Cette conclusion est totalement aberrante avec les données de la systématique actuelle. Si on peut considérer que, morphologiquement, *P. duplantieri* (in MS), avec *P. juliamarinus* (in MS), ont une place à part au sein du genre *Paractenopsyllus* et que la création d'un sous-genre puisse être évoquée, leurs relations avec les autres espèces du genre n'en sont pas moins évidentes et sûrement plus fortes qu'avec les autres genres de la sous-famille (*Tsaractenus* et *Leptopsylla* pour citer les genres analysés) ou, présentement de la famille (*Amphipsylla* et *Citellophilus*). On peut donc envisager un cas de convergence de caractères moléculaires, nécessitant des analyses plus larges ou avec d'autres marqueurs, dont la vitesse d'évolution relative est plus lente. L'analyse de la structure 2D de l'ARN ribosomal et non plus seulement sa séquence, pourrait peut-être aussi faciliter l'analyse intra-genre.
- La position non basale de *P. goodmani* dans le genre *Paractenopsyllus*. Cependant les valeurs de bootstraps sont faibles et la seule assurance qu'elles donnent sont que *P. goodmani*

est inclus dans le genre *Paractenopsyllus* et n'appartient pas au groupe « *vauceli* – *rouxi* (in MS) – *pauliani*- *raxworthyi* (in MS) » tel qu'identifié dans l'arbre de la figure 114.

- L'insertion de *P. raxworthyi* (in MS), considérée comme espèce morphologiquement proche de *P. randrianasoloi*, à distance de cette dernière et agrégée au sein d'un groupe cohérent.
- La différence de position de taxons considérés jusqu'à présent comme appartenant à la même espèce : les spécimens de *Paractenopsyllus randrianasoloi* du Nord et du Sud sont séparés par *P. goodmani*.

De ces différentes anomalies, il est manifeste que l'utilisation de la portion étudiée du gène 16S est inappropriée à l'étude des rapports interspécifiques au sein du genre *Paractenopsyllus*. La vitesse d'évolution de cette portion du gène est probablement trop rapide pour apprécier les phénomènes inhérents aux spéciations passées dans ce groupe. On peut se poser la question, cependant de l'intérêt de ce gène comme marqueur populationnel.

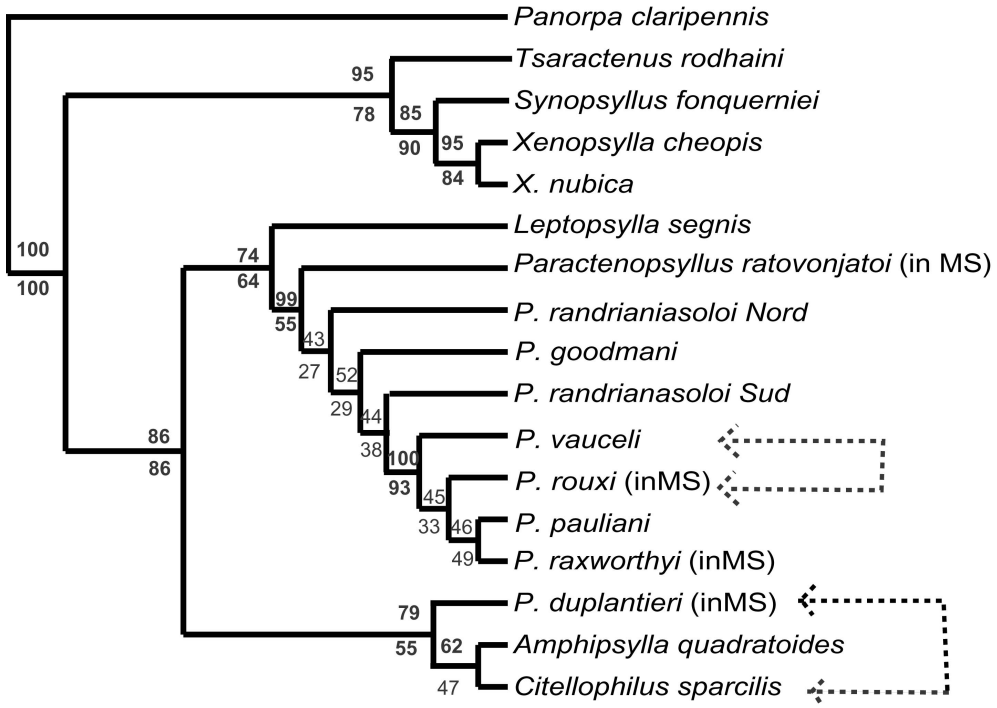


Figure 114 : Cladogramme de Ceratophyllidae basé sur le gène rARN 16S

Sont figurées les valeurs de bootstraps (au dessus en maximum de vraisemblance, au-dessous en parcimonie). En traits pleins : les embranchements mis en évidence par analyse en parcimonie ; en pointillés : les changements obtenus par l'analyse en maximum de vraisemblance.

rARN 28S

Nous avons obtenu 21 séquences pour le gène 28S dont 15 pour les Leptopsyllinae de Madagascar, sur les 20 espèces enregistrées à Madagascar. Certaines de ces espèces sont très rares et décrites à un ou deux exemplaires (*T. grenieri*, *P. beaucournui* (in MS), *P. oconnori* (in MS)). Seules deux espèces n'ont pu être capturées et analysées : *P. albignaci* et *P. kerguisteli*. Au total, la couverture du groupe est tout à fait correcte (cf Annexe 3) :
Ctenocephalides felis strongylus, Xenopsylla cheopis, *X. brasiliensis, X. nubica, Synopsyllus fonquerniei, S. girardi, S. estradei, Leptopsylla segnis, Tsaractenus rodhaini, Paractenopsyllus pauliani, P. grandidieri, P. petiti, P. viettei, P. vauceli, P. randrianasoloi* (2 spécimens), *P. rouxi* (in MS), *P. duplantieri* (in MS), *P. juliamarinus* (in MS), *P. ratovonjatoi* (in MS), *P. gemelli* (in MS), *P. goodmani*.

Le genre *Paractenopsyllus*

L'analyse du polymorphisme de la région D3 du gène rARN 28S montre des relations cohérentes avec la systématique morphologique au sein des Leptopsyllinae (Fig. 115). Ceci renforce nos conclusions quant au peu d'intérêt de travailler, à cette échelle, avec les données issues du séquençage de l'ADN ribosomal 16S.

Liens avec la morphologie

Ce cladogramme montre beaucoup de similitudes avec l'arbre phylogénétique établi sur les caractères morphologiques :

- Un lien très fort entre *P. duplantieri* (in MS) et *P. juliamarinus* (in MS)
- Un groupe comprenant 2 spécimens de *P. randrianasoloi* et *P. gemelli* (in MS). Il est à noter que *P. gemelli* (in MS), issu du massif du Marojejy (Nord) est plus proche du spécimen de *P. randrianasoloi* du Centre, récolté à une altitude proche de *P. gemelli* (in MS) (respectivement 1025 et 1200m), que de celui du Nord, pourtant plus proche géographiquement mais récolté à 1600m d'altitude.
- Un groupe entre *P. petiti*, *P ratovonjatoi* (in MS) et *P. viettei*. Ces trois espèces étaient également proches sur l'arbre phylétique basé sur la morphologie. Ce regroupement est ici significatif alors qu'il ne l'était pas en morphologie.

- Le regroupement *P. grandidieri*, *P. rouxi* (in MS), *P. pauliani* et *P. vauceli* se retrouve ici de manière non significative, comme on l'avait vu en morphologie.
- Par contre *P. goodmani* ne présente pas la position basale et proche de *Tsaractenus* qu'il avait en morphologie.

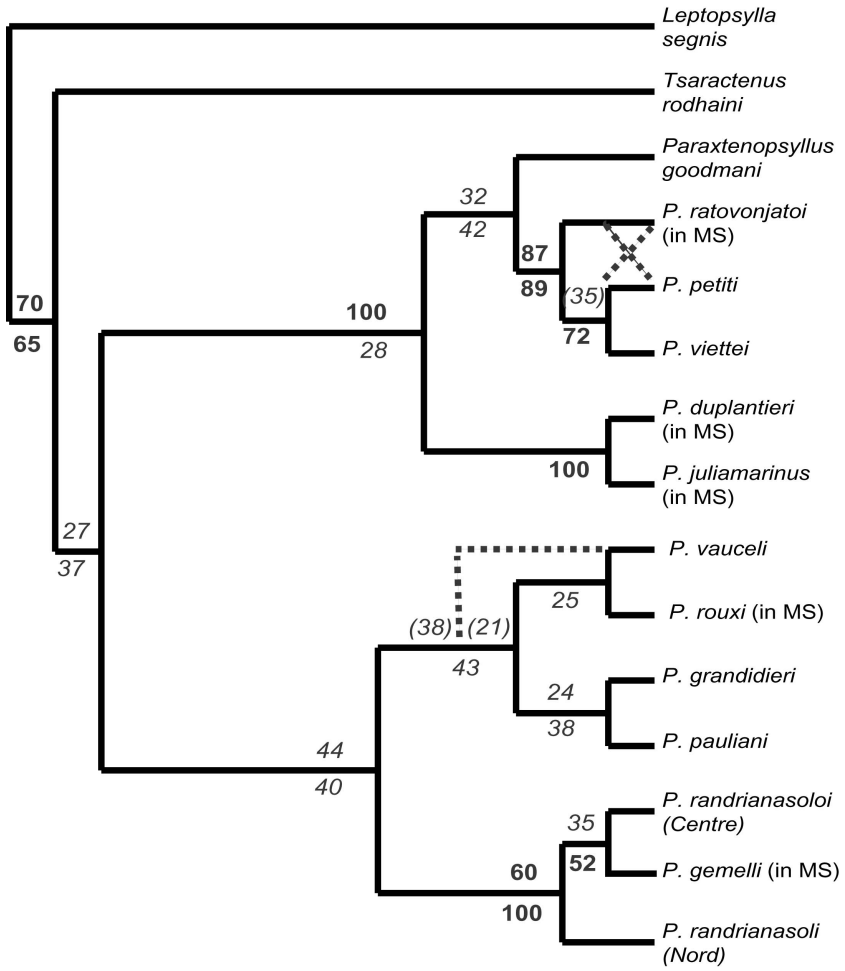


Figure 115. Cladogramme des Leptopsyllinae de Madagascar basé sur la région D3 du gène rARN 28S.

En traits pleins, analyse en parcimonie, en pointillés : modifications du cladogramme précédent en analyse en Maximum de vraisemblance. Valeurs de bootstraps au niveau des embranchements, (en dessous, parcimonie, au dessus Maximum Vraisemblance)

La position de *P. goodmani* montre une discordance manifeste entre le marqueur moléculaire et la morphologie très particulière de cette espèce qui nous a conduit à définir un nouveau sous-genre. Etant donné le nombre de caractères morphologiques établissant la différence

avec les toutes les autres espèces du genre, nous donnons ici la priorité à la morphologie et concluons à un échec de ce marqueur moléculaire quant à la résolution du sous-genre. Cependant pour les autres espèces du genre, nous pensons que le polymorphisme de la région D3 du gène rARN 28S permet de tester l'arbre obtenu en morphologie, en les reconstruisant avec les espèces disponibles pour les deux tests, soit 13 espèces.

La comparaison des deux arbres s'est faite à l'aide du logiciel Component° par l'option NNI « Nearest neighbor interchange metric ». Cette distance entre deux arbres non enracinés correspond au plus petit nombre d'échanges de branches voisines d'un embranchement requis pour transformer un arbre en l'autre (Robinson, 1971, Waterman & Smith. 1978). L'analyse montre que 13 échanges sont nécessaires pour rassembler les deux arbres. Cette valeur, comparées à la même analyse de 100 arbres aléatoires de même nombre de taxons correspond à une probabilité inférieure à 0.7%. Les arbres sont donc comparables dans leur aspect et le marqueur moléculaire équivaut à la morphologie pour les spécimens testés (Bledsoe & Raikow, 1990).

Phylogénie

L'analyse effectuée cette fois-ci avec Paup° en parcimonie et 100 bootstraps avec un groupe externe plus large, incluant des Ceratophyllidae, montre les mêmes regroupements, sans toutefois isoler de manière significative le regroupement *randrianasoloi/gemelli* (in MS). La figure 116 montre la monophylie des Leptopsyllinae endémiques de Madagascar. Au sein du genre, trois regroupements sont retrouvés (en couleurs sur la figure). La position des taxons sur la carte sert surtout à séparer ceux des Hautes Terres Centrales de ceux du Nord. On voit ici nettement la séparation au sein de 2 clusters (rouge et bleu sur la figure) de taxons dans chacun des deux massifs. Ceci illustre une spéciation réalisée au sein des différents massifs dans un groupe qui, initialement était unique.

Facteurs de spéciation

Le climat

Une hypothèse peut rendre compte de cette observation : une première « proto-espèce » est née dans une zone, s'est répartie dans les deux zones par dispersion puis, par dérive génétique a donné naissance à deux espèces dans deux zones différentes (celle d'origine et une autre). Ceci nécessite, dans une hypothèse de spéciation parapatrique, l'établissement de barrières,

d'abord physiques ou écologiques, à la panmixie des spécimens de la « proto-espèce ». Si l'on envisage la possibilité de spéciation en sympatrie, un événement, chromosomique par exemple, aurait pu également établir une barrière post-copulatoire à la panmixie. Mais comme on le voit sur la figure 116, cet événement aurait du avoir lieu plusieurs fois pour plusieurs groupes d'espèces. L'hypothèse la plus parcimonieuse est qu'un seul événement, en l'occurrence climatique touche l'ensemble des groupes. Madagascar a été le siège d'évènements climatiques plio-pléistocènes importants.

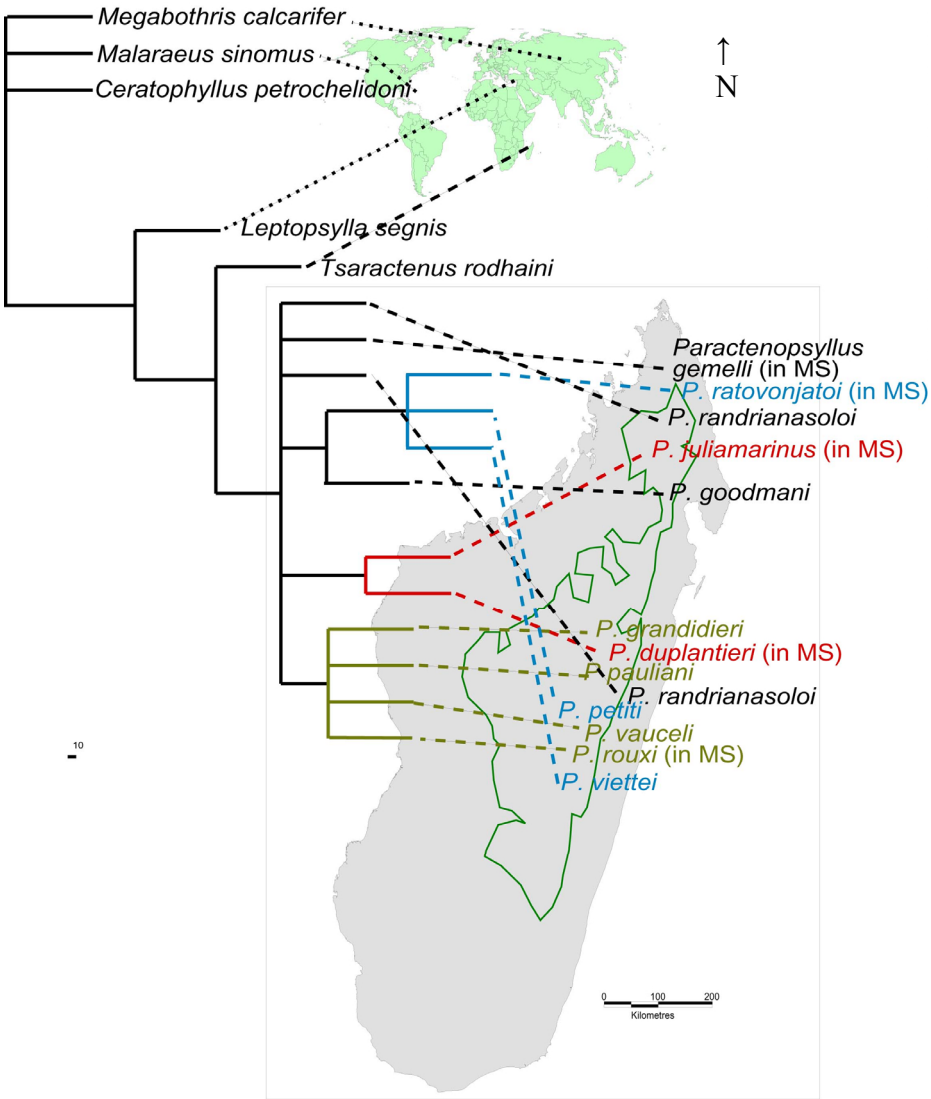


Figure 116. Cladogramme (ancré arbitrairement sur les Cératophyllinae) des Leptopsyllinae de Madagascar avec 3 espèces de Ceratophyllinae.

Analyse en parcimonie par Paup* effectuée avec l'aide de F. Ariey (IP Madagascar). Les clusters significatifs au sein du genre *Paractenopsyllus* sont individualisés par couleur.

Cette période, du pliocène au plésitocène, a été marquée par des épisodes de glaciations en Europe et en Amérique du Nord, mais aussi des phénomènes d'alternance de périodes de sécheresses et de précipitations (dyspluviaux) dans les zones tropicales qui ont profondément remanié les paysages. Des périodes d'expansion et de régression des forêts tropicales ont eu lieu et ont pu aboutir à des phénomènes de spéciation, tels que, par exemple, les Cercopihèques d'Afrique Centrale ou les papillons de la forêt amazonienne (Blondel, 1995).

Paléoclimat

A Madagascar de tels évènements climatiques ont eu lieu et sont illustrés par des phénomènes géologiques tels que la rubéfaction de cordons dunaires dans le Sud, témoin d'une période pluviale intense (Battistini, 1996). Les sédiments du bassin de Madagascar montrent un contraste fort entre le Paléogène et le Néogène (-25 millions années) quant à la richesse en minéraux détritiques, hérités de l'érosion des cuirasses latéritiques malgaches suite au couvert forestier (Fröhlich, 1996). A une échelle de temps plus proche de nous, les données d'origine pollinique (Straka, 1996) montrent une alternance de périodes fraîches et chaudes, comparables dans leur durée, mais pas forcément dans leur amplitude, aux glaciations de l'hémisphère nord. La dernière période fraîche s'est étendue d'environ –100 000 ans à – 9 500 ans. Sur les hautes terres centrales, la limite entre la forêt humide et la brousse éricoïde la surplombant était plus basse de 800m. Cette différence d'altitude correspond à peu près à l'altitude limite basse de distribution actuelle des Leptopsyllinae endémiques et de *Synopsyllus fonquerniei* sur les rats noirs (Duplantier *et al*., in prep). On peut donc supposer qu'il y'a plus de 9500 ans, les Leptopsyllinae et *S. fonquerniei* étaient répartis sur toute l'île et que les barrières physiques d'altitude n'existaient pas entre massifs pour les puces. La limite altitudinale, basse, de distribution des puces permettait leur passage d'un massif à l'autre. Le net réchauffement débuté il y'a 9 500 ans, ou un autre potentiellement survenu plus tôt, a très bien pu isoler des populations de Leptopsyllinae en érigeant des barrières physiques : les fonds de vallée bénéficiant d'une température ou de conditions climatiques défavorables pour les puces, interdirent alors tout flux génique entre des populations désormais génétiquement séparées.

Cette hypothèse peut être également soulevée pour le genre *Tsaractenus*, dont les deux seules espèces récoltées jusqu'à présent, *T. grenieri* et *T. rodhaini* l'ont été chacune dans un massif différent. Le genre *Dinopsyllus* dont un représentant, *D. tsaratananae* n'existe que dans le

nord tandis que les deux autres espèces *D. brachypecten* et *D. flacourti* ne se rencontrent que sur les hautes terres centrales est également un exemple d'un tel phénomène.

L'altitude

Si on s'intéresse aux deux seuls embranchements qui sont les plus robustes (dont les valeurs de bootstraps sont les plus élevées) :

- *P. juliamarinus* (in MS) et *P. duplantieri* (in MS) : on voit que les distributions altitudinales sont globalement identiques (respectivement, d'après les données du catalogue : 1200-1600m et 1100-1600m) dans chacun des deux massifs. Une autre espèce, *P. albignaci*, dont nous ne disposons pas de séquence (espèce rare) est proche, d'après l'analyse morphologique, de cet embranchement ; sa répartition altitudinale est nettement supérieure, à 2400-2500m dans le Nord.
- *P. ratovonjatoi* (in MS), *P. petiti* et *P. viettei* : *P. ratovonjatoi* (in MS) a été collecté dans le Nord à une altitude de 1200-1350m, tandis que *P. petiti* et *P. viettei*, dans le Centre, ont des répartitions altitudinales qui ne se chevauchent pratiquement pas (respectivement : 600-1600m, 1500-2050m).

On peut donc supposer que, dans un même cluster d'espèces monophylétiques, la spéciation a pu se faire, au sein d'un même massif, sur un gradient d'altitude.

Ce mode de spéciation est également retrouvée pour certains collemboles (Betsch, 2000). Le genre *Temeritas*, Collemboles Symphypléones de la famille des Sminthuridae, montre à Madagascar, une spéciation dite en mosaïque, avec la répartition des espèces en plusieurs étages altitudinaux, subdivisés secondairement suivant les coupures du relief. Là aussi ; les facteurs paléo-climatiques sont mis en avant pour expliquer une telle distribution. Les collemboles sont des arthropodes de litière, très sensibles aux conditions micro-climatiques des sols, tout comme peuvent l'être les larves des puces aux niveaux des litières de terriers ou de nids.

Les hôtes mammifères

Sur la base du cladogramme non ancré déduit des caractères morphologiques (Fig.113), nous avons identifié les hôtes préférentiels de chacune des espèces représentées. Les données des hôtes sont celles du catalogue, en ne conservant les que espèces hôtes les plus fréquentes et/ou les plus parasitées. Sont également notées les espèces récoltées au moins une fois sur *Rattus rattus*, espèce introduite.

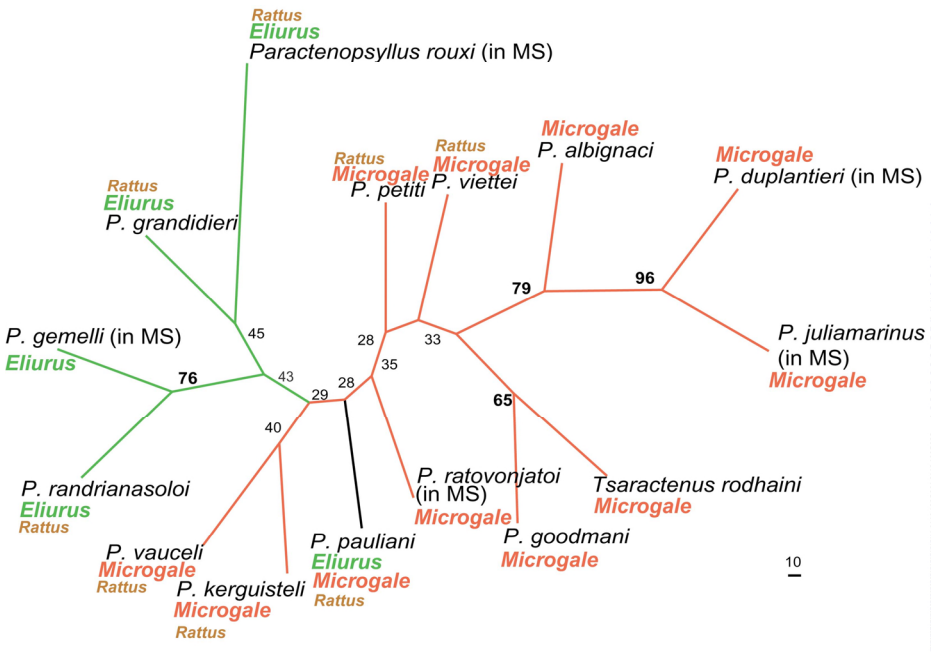


Fig. 117 Arbre non ancré basé sur la morphologie des Leptopsyllinae endémiques de Madagascar et sur le spectre d'hôtes.

En rouge les branches des espèces parasitant des *Microgale*, genre insectivore endémique, en vert celles parasitant les *Eliurus*, genre rongeur endémique ; les espèces récoltées au moins une fois sur *R. rattus* sont marquées en brun.

On remarque immédiatement sur la figure 117 que la grande majorité des espèces parasitent des hôtes du genre *Microgale*, tandis que 4 espèces parasitent exclusivement (en dehors de *Rattus rattus*) des membres du genres *Eliurus* et qu'elles sont toutes rassemblées sur un même embranchement. Le rat noir, *Rattus rattus* peut supporter de nombreuses espèces de puces et sa capacité à explorer de nombreux milieux est probablement à l'origine de ce phénomène, plus qu'une spécifictié de type hôte-parasite. Cependant, là encore, tout un groupe d'espèces n'ont jamais été récoltées sur *R. rattus*. Si un déficit d'échantillonnage peut être invoqué pour *P. gemelli* (in MS), ou *P. juliamarinus* (in MS), les autres espèces, notamment *P. goodmani*, *P. duplantieri* (in MS) et *Tsaractenus rodhaini*, ont été récoltées dans plusieurs sites, avec le rat noir présent parfois en abondance.

Il est intéressant de noter que ces espèces « indemnes » sont monophylétiques, du moins en ce qui concerne les caractères morphologiques. Nous avons donc là aussi un signal phylogénétique important soit en terme d'hôte primaire, soit en terme de rencontre et/ou de compatibilité avec *R. rattus*.

La diversité des mammifères endémiques de Madagascar a pu favoriser la spéciation des espèces de *Paractenopsyllus*, on reste cependant perplexe devant le peu de genres, et d'espèces, impliquées par le parasitisme par les Leptopsyllinae. Le spectre, toutes espèces concernées, des hôtes des puces de cette sous-famille ne paraît pas en rapport avec la radiation spécifique de celle-ci. Les facteurs du milieu, tels que l'altitude ou la température dont on a vu qu'ils continuent d'avoir une importance sur la répartition des puces, sont certainement les leviers les plus importants impliqués dans la spéciation des Leptopsyllinae et ceci très probablement au stade larvaire, libre, le plus exposé aux variations du milieu extérieur.

Résultats - les Xenopsyllinae

L'analyse moléculaire de la sous-famille des Xenopsyllinae porte sur le gène 28S à l'aide de 3 séquences de *Xenopsylla*, 3 séquences de *Synopsyllus* et une séquence de *Ctenocephalides felis strongylus*, en association avec une séquence de *Cenocephalides canis* (AF423974.1), *Pulex irritans* (AF423975.1) et *Boreus coloradensis* (AF423934.1) des banques de données moléculaires.

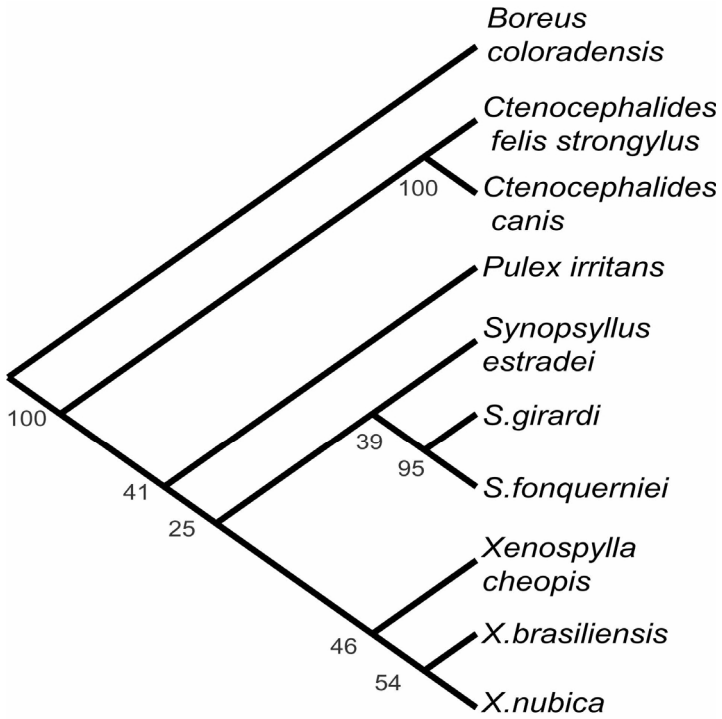


Fig. 118. Cladogramme de Pulicidae, analyse en maximum de vraisemblance.
Les valeurs de bootstraps sont indiqués aux embranchements.

La figure 118 montre la monophylie des Xenopsyllinae et les monophylies des deux genres *Xenopsylla* et *Synopsyllus*, il faut cependant se méfier car le nombre d'espèces des genres est réduit, notamment pour *Xenopsylla*. Malgré de nombreux essais, nous n'avons pu obtenir une séquence de qualité pour *Xenopsylla petteri* ; cette espèce du groupe *hirsuta* aurait pu éclairer de manière très intéressante les rapports entre les deux genres. Les résultats obtenus (Fig. 118) montre que *X. nubica* ne s'associe pas avec *X. cheopis*. Ceci mérite d'être précisé car, sur le plan systématique, *X. nubica* est plus proche de *X. cheopis* que de *X. brasiliensis* qui fait partie d'un autre groupe (Hopkins & Rothschild, 1953 ; Cheetham, 1988).
Dans le genre *Synopsyllus* on voit une forte liaison entre *S. fonquerniei* et *S. girardi*, que mettait déjà en évidence Cheetham (1988) par son analyse des caractères sexuels mâles. On retrouve également son hypothèse d'ancienneté de *S. estradei* par rapport aux autres espèces du genre. Le genre *Ctenocephalides* apparaît ici comme plus ancestral que les Xenopsyllinae et surtout que *Pulex*, mais là encore le nombre d'espèces réduit doit tempérer les conclusions.

Résultats – Les Ceratophyllidae

Nous avons réalisé une analyse des genres *Ctenocephalides* (Pulicidae : Archeopsyllinae), *Xenopsylla* (Pulicidae : Xenopsyllinae), *Tsaractenus* (Ceratophyllidae : Leptopsyllinae), *Paractenopsyllus* (Ceratophyllidae : Leptopsyllinae), *Leptopsylla* (Ceratophyllidae : Leptopsyllinae), *Ophthalmopsylla* (Ceratophyllidae : Amphipsyllinae), *Ceratophyllus* (Ceratophyllidae : Ceratophyllinae), *Megabothris* (Ceratophyllidae : Ceratophyllinae) et *Malareus* (Ceratophyllidae : Ceratophyllinae) avec un groupe externe : *Boreus* (Mecoptera : Boreidae). Pour les genres dont nous disposions de plusieurs espèces (*Ctenocephalides*, *Xenopsylla*, *Paractenopsyllus*), nous avons préféré utiliser une séquence consensus afin d'éviter les mauvaises résolutions intra-genres. De plus, la séquence consensus pourrait permettre de tempérer le signal au niveau spécifique pour ne conserver que celui de niveau générique. Le gène rARN 28S utilisé en analyse de parcimonie comme en maximum de vraisemblance montre un arbre de même forme (Fig. 119), sauf sur un embranchement concernant *Leptopsylla* et *Ophthalmopsylla*.

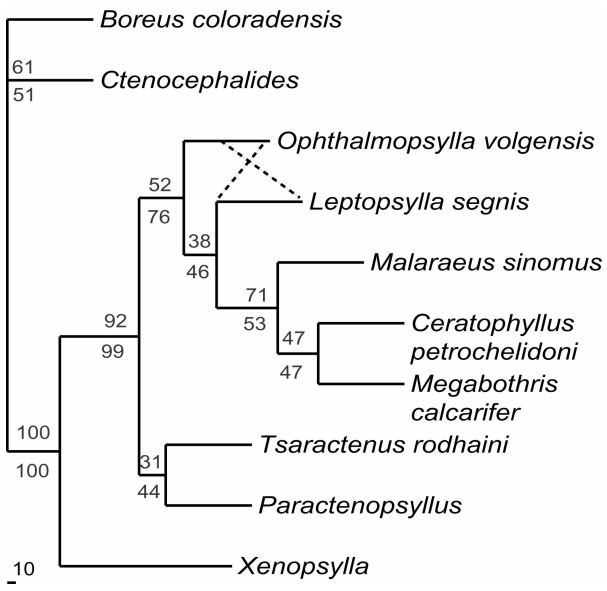


Fig. 119. Arbre phylogénétique basé sur l'analyse des séquences de l'ARN 28S des Ceratophyllidae en maximum de vraisemblance et en parcimonie.

Les valeurs de bootstraps de maximum de vraisemblance sont au-dessus des embranchements et les valeurs en parcimonie en dessous ; en pointillé, le changement d'embranchement obtenu en parcimonie. Ancrage sur *Boreus coloradensis*.

On voit sur la figure 119 les positions basales des genres *Ctenocephalides* et *Xenopsylla*, comme on s'y attendait. Concernant les Ceratophyllidae, les valeurs de bootstraps supportent une monophylie. On voit cependant la séparation précoce avec les taxons malgaches (genre *Paractenopsyllus* et *Tsaractenus rodhaini*). Les Ceratophyllinae, de répartition néarctique et paléarctique, apparaissent en position terminale.

Analyse de répartition

Nous avons ensuite effectué une analyse de répartition de taxons à l'aide de Component*. Ce travail repose sur l'hypothèse que la répartition actuelle (spatiale, ou par hôtes pour les parasites) des taxons est due à une association par « descendance » (Mitter & Brooks, 1983). Ceci permet une mesure de l'association entre des arbres, ici de phylogénie moléculaire et de répartition. Les répartitions ont été définies comme telles :

- *Paractenopsyllus* : Madagascar (cf catalogue)
- *Tsaractenus rodhaini* : Madagascar (cf catalogue)
- *Ophthalmopsylla volgensis palestinica* : Méditerranée (Hopkins & Rothschild, 1971)
- *Malaraeus sinomus* : Amérique (Lewis, 1975)

- *Megabothris calcarifer* : Sibérie (Lewis, 1975)
- *Ceratophyllus petrochelidoni* : Amérique (Lewis, 1975)
- *Leptopsylla segnis* : Méditerranée (Beaucournu *et al*., 1997)
- *Ctenocephalides* : Afrique (Menier & Beaucournu, 1999)
- *Xenopsylla* : Afrique (Hopkins & Rothschild, 1953)

Le cladogramme de l'aire de répartition (Fig. 120) a initialement été recherché par méthode heuristique en recherchant l'arbre le plus parcimonieux par NNI (Nearest neighbor interchange) et en minimisant le nombre de branches à ajouter (Swofford & Olsen, 1990).

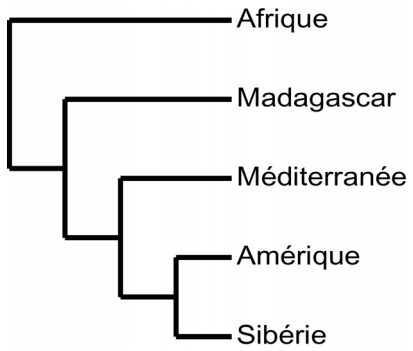


Figure 120 cladogramme des aires de répartition des taxons de Siphonaptères traités dans la figure 119 de phylogénie des Ceratophyllidae.

La recherche d'association des deux arbres s'est faite par Component (reconcile with tree) et le résultat montre, logiquement, une bonne association entre les deux arbres puisque l'un a servi à construire l'autre. La vérification statistique s'est fait en comparant avec un jeu d'arbres aléatoires de même taille, les résultats montraient une probabilité d'obtention de tels résultats de 1%.

Madagascar ancestral

Cet arbre (Fig. 120) nous montre une donnée importante : Madagascar y est figuré en amont des zones holarctiques. La Méditerranée peut être considérée ici comme représentant la zone paléarctique, ainsi que la Sibérie et l'Amérique comme la zone néarctique. La zone malgache apparaît donc comme ancestrale par rapport aux zones holarctiques. Ceci est en accord avec l'opinion de Traub qui propose que les Ceratophyllidae (*recte* Ceratophyllinae) émergent en

Amérique du Nord plus tard que les Leptopsyllidae (*recte* Leptopsyllinae et Amphipsyllinae) en Eurasie.

Hypothèse précédente du peuplement pulicidien de Madagascar (Traub, 1980)

Traub suppose que les Leptopsyllinae malgaches proviennent d'éléments filtrés de la faune paléarctique et notamment des rongeurs Cricetidae et leurs puces originaires de l'Asie, par l'intermédiaire de la Somalie (Traub, 1980).

Cet argument est essentiellement basé sur le fait que les Cricétidae *sensu lato* sont les hôtes d'origine des Leptopsyllinae, y compris les plus anciens. Si on examine le spectre d'hôtes actuels des Leptopsyllinae malgaches et la figure 116, basée sur la relation entre le spectre et l'arbre morphologique, on s'aperçoit qu'il est très probable que les hôtes d'origine de ces Leptopsyllinae soient des Tenrecidae. D'autre part le genre asiatique *Cratynius* parasite quasi exclusivement des insectivores comme le font quelques rares espèces de *Leptopsylla*. Dès lors et si l'on considère, comme Traub (1980), que l'évolution du spectre des hôtes d'un phylum parasite ne se fait que dans un sens, vers les hôtes les plus évolués, les insectivores apparaissent effectivement comme les hôtes primitifs de la sous-famille. Deux ordres d'arguments sont donc en faveur d'une origine ancestrale des taxons malgaches : d'une part les arbres phylétiques montrés plus haut, d'autre part le spectre actuel des Ceratophyllidae.

Hypothèse d'origine des Ceratophyllidae

Nous proposons donc comme hypothèse d'origine des Ceratophyllidae :

1. une origine probablement africaine d'un groupe, lié aux Ctenophthalmidae (Whiting, 2002). Ce groupe aurait donné naissance aux taxons malgaches et à des taxons africains disparus.
2. L'étape suivante a été la dispersion des taxons malgaches vers l'Inde, séparée de Madagascar depuis 88 millions d'années (Storey *et al*., 1995) et la dispersion vers l'Asie.
3. La dispersion des taxons dans la Laurasie puis vers le nouveau monde.

Quels sont les arguments pour un tel schéma ?

1. L'origine afro-malgache repose sur le caractère ancestral des taxons malgaches par rapport aux autres taxons. L'approche moléculaire que nous avons utilisée est basée sur un petit nombre de taxons pour les taxons extérieurs à Madagascar. Cependant l'ensemble de la hiérarchie systématique des Ceratophyllidae est représentée : Leptopsyllinae / Amphipsyllinae

/ Ceratophyllinae. Il serait bien entendu très intéressant de compléter cette analyse par un plus grand nombre de Leptopspyllinae, parmi les genres *Peromyscopsylla*, *Sigmactenus* et *Cratynius*. Les spectres d'hôtes nous paraissent indiscutables et, à eux seuls, sont un argument de poids, si on suit le dogme du sens phylétique du parasitisme. La disparition des taxons africains n'est pas une hypothèse que l'on peut tester mais elle paraît plus logique qu'une apparition du groupe à Madagascar.

2. La dispersion vers l'Inde et l'Asie à une époque récente apparaît peu probable en l'état actuel de la géographie. Les données géophysiques de dérive des continents montrent cependant une liaison prolongée entre Madagascar et l'Inde jusqu'à il y a 88 millions d'années (Storey *et al.*, 1995). L'hypothèse alterne serait une dispersion via l'Afrique puis la Laurasie, avec, de nouveau, une extinction des taxons africains et une proximité des taxons laurasiatiques (*Leptopsylla* ?) avec les taxons malgaches. Or la morphologie des Leptopsyllinae malgaches est à rapprocher du genre oriental *Cratynius* et du genre *Peromyscopsylla*, paléarctique et oriental, plus que du genre paléarctique *Leptopsylla* : insertion de la coxa antérieure sur le prosternum, critère retenu comme important par Klein (1968) et Beaucournu & Fontenille (1993) et absence de l'*area communis*. Les genres *Peromyscopsylla*, avec *Tsaractenus* et *Paractenopsyllus* sont les seuls de la sous-famille à présenter deux épines sur le peigne génal, tout en notant la valeur très relative de ce caractère.

3. Le sens de dispersion de la zone paléarctique vers la zone néarctique semble logique, en considérant les Ceratophyllinae comme le groupe le plus récent et dont la radiation spécifique s'est fait en zone néarctique ou holarctique. On peut considérer la zone orientale (Inde ?) comme la zone d'arrivée des taxons ancestraux. La place de *Cratynius* est ici primordiale. Considéré comme à part parmi les Leptopsyllinae car appartenant à la tribu monogénérique des Cratynii, on peut le considérer comme intermédiaire entre les Leptopsyllinae, dont il conserve les caractères de l'appareil génital mâle et les Amphipsyllinae (Hopkins & Rothschild, 1971). Les Leptopsyllinae arrivés en Asie auraient donc d'une part donné naissance aux Amphipsyllinae par l'intermédiaire de *Cratynius* ou des ses ancêtres et d'autre part continué le phylum des Leptosyllinae avec le genre *Peromyscopsylla* Oriental et Paléarctique puis les genres *Sigmactenus*, oriental et austro-malais (Nouvelle-Guinée) et *Leptopsylla*, paléarctique.

La seule phylogénie moléculaire publiée qui porte sur les Ceratophyllidae (entre autres) est celle de Whiting (2002) ; elle montre les Ceratophyllinae en position terminale, avec *Amphipsylla* en amont de l'embranchement. Malheureusement aucun Leptopsyllinae n'a été

inclus dans cette analyse et nous ne pouvons nous appuyer sur ces résultats pour tester notre hypothèse de l'origine des Leptopsyllinae. Il est cependant à noter que l'embranchement des Ceratophyllinae de l'arbre de Whiting s'ancre au travers des Ctenophthalmidae, dont la famille est dès lors prouvée paraphylétique.

Y a-t-il d'autres exemples malgaches d'affinités orientales ?

Quelques exemples d'éléments orientaux ou d'affinité orientale existent dans la faune malgache. Quatre exemples sont cités par Paulian (1995) :

- Les Coléoptères Aulonocnémides comptent 4 genres dont un de l'Inde méridionale, un uniquement malgache, un présent à Madagascar et aux Seychelles et un dernier genre incluant à la fois des espèces de la sous région malgache et une espèce endémique africaine.
- Les Diptères Ficalbiini : les deux genres *Ficalbia* répandu en Asie, Afrique et Madagascar et *Mimomyia* avec 21 espèces malgaches dont une partagée avec l'Afrique et trois espèces indo-malaises.
- Les Chiroptères : Trois genres sont présents à Madagascar et en Asie mais pas en Afrique alors que deux autres genres présents à Madagascar et en Afrique n'existent pas en Asie. Parmi les 18 espèces endémiques décrites en 1995, 10 sont à affinités africaines, 6 à affinités orientales et 2 ne sont pas classées (Eger & Mitchell, 1995).
- Les Coléoptères Ptinides répartis sur Madagascar et l'Inde, avec une très forte radiation sur les Mascareignes.

Tous ces exemples, pour Paulian, sont des exemples d'expansion de la faune orientale vers l'ouest tandis que le sens opposé apparaît, paradoxalement très peu ou pas desservi.

A l'opposé, Lourenço (1996b) renforce les liens des scorpions malgaches avec la faune africaine mais il établit aussi le lien entre le genre *Microcharmus* de Madagascar et le genre *Charmus* d'Inde et de Sri-Lanka, en soulignant leur caractère primitif, mais ne propose pas d'hypothèse de vicariance ou de diffusion. Fisher (1996) met en avant, pour les fourmis, les liens entre l'Afrique et Madagascar en soulignant la faiblesse de lien particulier avec la faune orientale.

Les puces entre l'Afrique et Madagascar

Les puces sont également un bon exemple de liens entre l'Afrique et Madagascar :

Les Pulicidae endémiques malgaches sont tous clairement d'affinités africaines. Il est cependant bon de rappeler qu'au sein du genre *Ctenocephalides*, en dehors des espèces africaines, on trouve une espèce malgache, une espèce paléarctique et deux espèces orientales. De même au sein du genre *Xenopsylla*, lui aussi très probablement d'origine africaine, on retrouve, en dehors de la zone chaude paléarctique, quelques espèces asiatiques et australiennes et une espèce malgache.

Le genre malgache *Centetipsylla*, parasite de Tenrecinae insectivores est proche du genre *Archaeopsylla* paléarctique jusque dans les contreforts orientaux de cette zone, et qui est lié aux hérissons, insectivores.

Les espèces du genre *Dinopsyllus* sont très proches des espèces uniquement africaines du même genre.

Parmi les 4 familles de puces présentes à Madagascar, 3 présentent des taxons en relation avec l'Afrique. Seule la famille des Ceratophyllidae (Leptopsyllinae) montre un exemple d'affinités orientales.

Origines de la faune mammifère malgache

Le peuplement mammalien terrestre de Madagascar comprend quatre grands éléments : les carnivores, les lémuriens, les rongeurs et les insectivores. Compte tenu de la faune mammalienne malgache actuelle, une hypothèse de vicariance, c'est à dire dérivant d'un stock gondwanien est maintenant généralement inconciliable avec la séparation de Madagascar, de l'Afrique, complète depuis plus de 40 millions d'années (revue *in* Krause *et al*, 1997). La plupart des chercheurs sont d'accord avec l'hypothèse que la diversité des mammifères malgaches résulte de leur dispersion à partir de l'Afrique et au travers du Canal du Mozambique. Les Tenrecidae sont considérés comme d'origine africaine grâce à des preuves fossiles (Butler & Hopwood, 1957). Une hypothèse de migration en sens inverse de Madagascar vers l'Afrique a été cependant posée pour certains taxons africains apparentés (Olson & Goodman, *sous presse*).

Seul un scénario alternatif a été proposé pour les rongeurs (Jansa *et al*., 1999), qui suppose la migration d'Asie à Madagascar, puis de Madagascar en Afrique. Cette hypothèse est critiquée et le scénario faisant intervenir une migration à partir de l'Afrique vers Madagascar est jusqu'ici admis par le plus grand nombre.

Ce consensus pour le peuplement mammalien de Madagascar nous pose problème. Si l'on considère que les Leptopsyllinae malgaches ont donné naissance aux souches asiatiques, deux hypothèses sont possibles :

1. La dispersion de Madagascar vers l'Asie s'est faite à l'occasion de la période commune Madagascar / Inde et les Leptopsyllinae ont profité de la dérive de la plaque indienne pour atteindre l'Asie. Quel pourrait alors être l'hôte, sachant qu'aucun des mammifères actuels, ou leurs ancêtres n'étaient censés être présents à Madagascar et sur la plaque indienne à ce moment ? La découverte récente d'une dent fossile d'allure marsupiale à Madagascar (Krause, 2001) montre l'existence de mammifères primitifs avant l'arrivée des mammifères « modernes ». La quasi-absence de fossile issu du tertiaire à Madagascar empêche de confirmer cette hypothèse de peuplement mammalien primitif. Il serait alors intéressant de la comparer avec un tel peuplement fossile indien. Il est important également de rapporter ici la découverte au Pakistan d'un fossile lémuriforme (Marivaux *et al*., 2001), rattaché morphologiquement aux taxons malgaches et plus précisemment au genre *Cheirogaleus* É. Geoffroy, 1812. La séparation de ce clade avec les autres taxons malgaches pourrait être datée de l'Eocène, donc postérieurement à la séparation géophysique de l'Inde et de Madagascar.
2. La dispersion s'est faite par l'Afrique, par exemple comme l'a proposé Traub, par la Somalie mais dans un sens inverse puis au travers de la Laurasie, à l'inverse de nombreuses dispersions de mammifères. Il faut alors supposer l'extinction de ces Leptopsyllinae ancestraux africains. L'analyse des genres *Peromyscopsylla*, *Cratynius* et *Leptopsylla* pourrait permettre d'apporter des éléments de réponse.

Conclusion

Les données portant sur les Xenopsyllinae, les Archeopsyllinae et les Ctenophthalmidae montrent une origine africaine des taxons malgaches et sont en accord avec les hypothèses actuelles du peuplement mammalien de Madagascar.

Les données moléculaires et de biologie portant sur les Ceratophyllidae supportent préférentiellement l'hypothèse d'une origine afro-malgache, mais suivie d'une dispersion dans la Laurasie avant une différentiation des Ceratophyllinae en zone néarctique ou paléarctique.

Biogéographie de la peste

Ce texte provient d'un article sous presse : Duchemin J-B, Duplantier J-M, Goodman S M, Ratovonjato J, Rahalison L, Chanteau S. La peste à Madagascar : faune endémique et foyers sylvatiques. *in* « *Les actes du colloque : ' Peste : entre épidémies et Sociétés', Marseille 2001* », sous presse.

Il permet de faire le lien entre les études réalisées sur les puces dans les forêts de Madagascar et la circulation du bacille de la peste. Les données exposées auparavant sur le spectre d'hôtes des puces sont d'une importance toute particulière. Si les puces ont tendance à changer d'hôtes facilement en terme d'individus, elles facilitent la diffusion du bacille ; en terme d'espèces, elles augmentent la probabilité de propager le germe dans des cycles nouveaux. La création, ou plutôt l'apparition de tels cycles peut engendrer deux conséquences sanitaires. D'une part la multiplicité des intervenants au cours du cycle pesteux, avec des hôtes résistants, d'autres sensibles, des phases de quiescence, des vecteurs qui sont susceptibles de passer de l'un à l'autre va entraîner une plus grande difficulté à maîtriser ce cycle et à l'éradiquer ; d'autre part, la diversité d'environnements que fréquentent les hôtes, qu'ils soient mammifères ou puces, peut augmenter le risque de sélection de nouvelles souches et/ou d'acquisition de caractéristiques nouvelles. La possibilité d'intégration d'un plasmide de résistance chez *Yersinia pestis* dans l'intestin de la puce, à partir d'*Escherichia coli* (Hinnebusch *et al*., 2002) démontre l'importance potentielle que revêtent ces différents environnements biotiques.

Enfin la distribution actuelle des cas ruraux de peste à Madagascar, au dessus de la limite des 800 m, pourrait être en relation avec les événements climatiques survenus il y'a environ 10. 000 ans. Curieusement, c'est également une fourchette proche de dates (-1 500 / -20 000 ans) qui est attribuée à l'émergence de *Y. pestis* à partir de *Y. pseudotuberculosis* (Achtman *et al*., 1999; Suntsov & Suntsova, 2000). Non que nous y voyions un lien de cause à effet direct mais il est tout à fait envisageable que les évènements climatiques qui ont entraîné à Madagascar des remaniements majeurs dans le peuplement pulicidien aient pu, ailleurs, avoir des effets du même type sur la faune pulicidienne. De nouvelles conditions climatiques ont pu mettre en contact des éléments d'un nouveau cycle tels que des rongeurs hébergeant *Y. pseudotuberculosis* et des nouvelles puces qui auraient pu alors, d'une part favoriser dans leur

tube digestif l'acquisition d'un plasmide permettant la transmission vectorielle, et ensuite permettre immédiatement sa sélection par transmission vectorielle.

La peste à Madagascar : faune endémique et foyers selvatiques

Historique

Les ports et les plateaux

La peste débarque à Madagascar en 1898 à partir de l'Inde (Fig. 121). Les premières épidémies ont lieu à Toamasina (Tamatave) sur la côte Est puis elles se localisent rapidement dans les autres ports du Nord (Antsiranana (Diego Suarez) en 1899, Mahajanga (Majunga) en 1902). D'autres ports de Madagascar sont touchés à partir de 1924 jusqu'en 1947 (Tolagnaro ou Fort-Dauphin, Mananjary, Analalava, Vatomandry). Bien que quelques cas de contamination maritime soient évoqués, notamment pour Tolagnaro (Fort-Dauphin) en 1924-26, la plupart de ces autres foyers sont attribués à une introduction à partir des foyers intérieurs (Brygoo, 1966). En effet la peste s'installe sur les Hautes Terres à partir de 1921, dans la capitale Antananarivo avec comme origine le port de Toamasina (Tamatave) ainsi que l'atteste une épizootie murine contemporaine à Périnet (Andasibe), sur le trajet de chemin de fer établi en 1908. Très rapidement, en cinq ans, la répartition spatiale de la peste sur les Hautes Terres centrales est quasiment identique à celle que l'on observe de nos jours. A partir de 1948, on note une extension centrifuge de certains foyers : vers le Sud-Est (Midongy du sud en 1949, Betroka en 1960), vers l'Est (Marolambo en 1949 et 1960) et enfin vers le Nord (Tsaratanana en 1946, Bealanana en 1948, Doany en 1959). Tous ces foyers sont situés au-dessus ou à une altitude très proche de 800 m. En 1991, le foyer portuaire de Mahajanga réapparaît, secondaire à un foyer situé sur les Hautes Terres malgaches. Au total, on est donc frappé par la rapidité avec laquelle la peste s'est installée sur les Hautes Terres et la façon dont elle s'est pérennisée.

La peste ancienne ?

Brygoo (1966) défend l'hypothèse de la présence de la peste à Madagascar avant 1898. Il s'appuie sur des témoignages historiques d'épidémies hautement meurtrières sur les Hautes

Terres. Les données actuelles de typage moléculaire des souches recueillies à Madagascar réfutent cette hypothèse car les souches de Madagascar partagent toutes les caractères des souches provenant de la troisième pandémie. Les quelques souches originales (Guiyoule *et al*., 1997) qui divergent de ce modèle sont d'apparition postérieure à 1982.

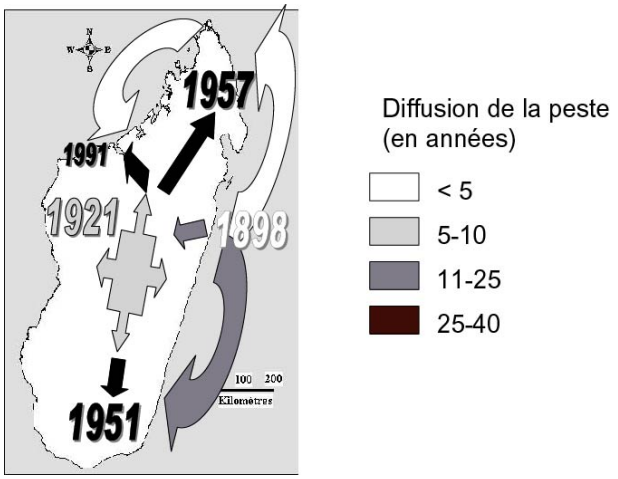


Figure 121. Schéma de propagation de la peste à Madagascar depuis son introduction en 1898.

La transmission de la peste à Madagascar de nos jours :

La peste rurale

La très grande majorité des cas actuels de peste humaine est représentée par la forme de peste bubonique et, hormis les foyers urbains du port de Mahajanga et de la capitale, survient en milieu rural à une altitude supérieure à 800m. La peste sévit par petites épidémies familiales touchant les villages ou hameaux. La période de transmission d'octobre à avril coïncide avec la saison chaude et pluvieuse sur les Hautes Terres. Les cas humains ne doivent pas faire oublier que la peste est primitivement une maladie des rongeurs. A Madagascar, le rat noir, introduit, *Rattus rattus* (Murinae) est devenu le principal réservoir et le mode de transmission, initialement épizootique, pourrait présenter un caractère enzoo-épizootique, du fait de l'acquisition d'une résistance relative des rats au bacille de Yersin (Rahalison *et al*., 2003). Néanmoins dans les foyers récents étudiés, Ikongo (Duplantier *et al*., 2001; Migliani *et al*., 2001), Ambodisiarivo, Anosibe-Anala, (données non publiées), on retrouve de manière quasi constante des témoignages de mortalités murines importantes avant l'apparition de cas humains. La règle générale de transmission de la peste aux hommes après une forte mortalité d'une population de rongeurs sensibles semble respectée.

La peste urbaine

Deux villes principales sont cependant touchées. L'une de manière sporadique ou anadémique (Brygoo, 1966), Antananarivo, la capitale (Rasoamanana *et al*., 1998 ; Raharimanga *et al*., 2001), l'autre sur le mode épidémique, c'est le cas de la ville portuaire de Mahajanga, siège d'épidémies en 1991 puis de 1995 à 1999. Ce dernier foyer présente des caractéristiques de peste urbaine avec *Xenopsylla cheopis* comme vecteur unique, *Rattus rattus* et *Rattus norvegicus*, le surmulot (*Rattus norvegicus* est prédominant à Mahajanga) comme réservoirs mais aussi la musaraigne asiatique introduite, *Suncus murinus*, comme refuge de puces vectrices et réservoir potentiel de bacilles puisque plusieurs souches de *Yersinia pestis* ont également été isolées de ces animaux (Boisier *et al.,* 2002).

Les ribotypes

Certains variants ribotypiques de *Y. pestis* sont spécifiques de Madagascar (Guiyoule *et al*., 1997) et donc différents des ribotypes B classiquement retrouvés dans plusieurs foyers mondiaux touchés par la troisième pandémie. Ces variants (Q, R et T) sont tous localisés dans les deux districts voisins d'Ambositra et d'Ambohimasoa, foyers très actifs de cas ruraux de peste. L'apparition de ces variants date du début des années 80 et font suspecter un circuit de transmission différent au niveau de cette zone.

La limite de 800 mètres

La zone de risque

La peste rurale se répartit dans une zone bien délimitée (Chanteau *et al*., 1998). Très rapidement dans l'étude de la peste à Madagascar, la limite altitudinale de 800m a été remarquée par les auteurs. Brygoo (1966) insiste cependant sur le risque de dissémination que permettent les moyens modernes de transport et sur la relativité de la définition de cette zone à risque. En pratique, de nos jours, de nombreuses zones sont enclavées et ne bénéficient pas de réseau routier permettant un transport rapide. De fait, même si l'extension des zones atteintes par la peste est un phénomène récemment identifié à Madagascar (Ratsitoharina *et al*., 2001), elle semble se faire de proche en proche par contamination de voisinage dont l'origine, humaine ou murine, est difficile à déterminer.

Relation avec la végétation

Brygoo (1966) attribue la limite des 800m au climat qui limiterait la pullulation de l'hôte habituel du bacille, *Rattus rattus*. Ce chiffre de 800 m est une valeur que l'on retrouve au niveau des divisions phytogéographiques de Madagascar (Humbert, 1955) et elle reflète l'influence des facteurs climatiques sur leur distribution (Donque, 1975). Madagascar est une île exposée aux influences océaniques, notamment les vents d'Est chargés d'humidité venant de l'Océan Indien. Son relief marqué détermine des zones exposées ou protégées des pluies. Le jeu simultané des différentes influences de température, des pluies et de durée de la saison sèche amène une diversité climatique régionale extrême, depuis des types très humides, jusqu'à des types presque arides, avec des variations altitudinales de grande amplitude. L'extrême diversité des formations végétales rend parfaitement compte de cette variabilité. Perrier de la Bâthie (1921) met le premier clairement en évidence les principaux caractères de la phytogéographie malgache et oppose deux ensembles : flore du vent et flore sous le vent. La frontière se situe aux environs de la cote 800 m sur le rebord occidental des Hautes Terres. Sur la marge Est des Hautes Terres Centrales, cette même limite sert à séparer la forêt orientale (de basse altitude) des forêts à mousse et sous-bois herbacés et forêts à lichens (de moyenne altitude). Sous diverses appellations cette limite est conservée depuis par de nombreux auteurs depuis (Humbert, 1955 ; Koechlin *et al*., 1974).

La faune des mammifères de Madagascar :

Les rongeurs

L'originalité la plus évidente des mammifères terrestres qui peuplent l'île de Madagascar est l'endémisme. Comme dans certaines îles (Sulawesi, Bornéo,…), la majorité des espèces et des genres des mammifères autochtones ne sont partagées avec aucun autre territoire continental proche, africain ou asiatique. Cet endémisme s'accompagne d'une forte radiation au niveau spécifique, tout comme celle que l'on peut retrouver par exemple au Sulawesi (Durden & Traub, 1990). Le relief marqué de l'île et ses climats tranchés entraîne une grande variation des biotopes. Néanmoins si l'on remonte au niveau des ordres et des familles, la richesse est beaucoup plus réduite : certains ordres sont absents (Lagomorphes, Perissodactyles, Artiodactyles sauf une espèce introduite, le potamochère) ; d'autres représentés par une seule famille. Ainsi les rongeurs endémiques ne sont représentés que par une seule sous-famille de Muridae : les Nesomyinae (Musser & Carleton 1993, Jansa *et al*.,

1999). Aucun Cricetinae, ni Sciuridae n'est retrouvé à Madagascar à l'état sauvage (cf. Annexe 4). Les réservoirs classiques de la peste dans les foyers invétérés n'existent donc pas à Madagascar et *R. rattus*, muridae introduit, est considéré jusqu'alors comme seul responsable de la pérennité de l'infection dans l'île. Les rongeurs endémiques de Madagascar ne sont pas des rongeurs constituant de larges colonies. La seule espèce qui creuse des terriers avec des réseaux très importants comparables avec ceux des rongeurs impliqués ailleurs dans la permanence de la peste tels que les chiens de prairie ou les mérions, est *Hypogeomys antimena*, rongeur de grande taille dont l'aire de distribution est actuellement réduite à une forêt décidufoliée de l'ouest de Madagascar (Kirindy, dans le Menabe) (Sommer, 1996). Cette zone est située très à l'écart de la distribution actuelle de la peste à Madagascar et au niveau de la mer. Cette espèce est d'ailleurs trouvée porteuse d'une seule espèce de puce, *Xenopsylla petteri*, qui n'est connue que sur ce rongeur ; la possibilité d'un cycle pesteux est nulle par rapport aux possibilités d'échange vectoriel. D'autres rongeurs peuvent creuser des terriers mais en général de taille plus réduite et sans constitution de colonies. Le rat noir, d'origine arboricole, ne creuse habituellement pas de terriers, mais fait des nids dans les arbres. A Madagascar il a un comportement plus terrestre et il utilise et aménage des fissures, des anfractuosités, sans toutefois créer des réseaux de galeries.

Les insectivores

Les Insectivores (ou Lipotyphlans) sont représentés (cf. Annexe 4) par : a) deux musaraignes de la famille des Soricidae (Hutterer, 1993): *Suncus madagascariensis*, endémique rare et mal connue et *Suncus murinus*, originaire d'Asie, commune, vivant aussi bien en extérieur que dans les habitations ; b) la famille endémique des Tenrecidae (Hutterer, 1993) sub-divisée en quatre sous-familles, dont deux majeures : les Tenrecinae (vicariants des hérissons) et les Oryzorictinae (vicariants des musaraignes et taupes). *S. murinus* semble jouer un rôle dans le foyer de Mahajanga (Boisier *et al*, 2002). Les Tenrecinae hibernent au cours de la saison froide et sèche. Cette caractéristique n'est pas partagée par la plupart des Oryzorictinae, sauf *Microgale dobsoni* et peut-être d'autres espèces du même genre. Ils sont souvent retrouvés porteurs de puces, fréquemment partagées avec *R. rattus*.

Autres mammifères

Enfin les carnivores n'appartiennent qu'à une seule famille (Albignac, 1973): les Viverridae. Aucun Felidae, ni Canidae sauvages n'existent à Madagascar. Il faut enfin citer les lémuriens

(Mittermeir *et al*, 1994), emblème de Madagascar. Ces prosimiens endémiques sont présents dans de nombreuses forêts de Madagascar. Leur rôle quant à la peste est inexistant. Ces animaux ne portent pas de puces et ne présentent donc pas le risque d'acquérir ou transmettre la peste. Ils sont sensibles au bacille de Yersin et peuvent développer une peste pulmonaire par infection expérimentale (Robic, 1941).

La puce endémique *Synopsyllus fonquerniei*, devenue parasite du rat introduit *Rattus rattus*.

Distribution altitudinale.

Plusieurs études de transects altitudinaux ont été conduites (Duplantier *et al., in prep*.) afin de connaître, au sein des principaux acteurs du cycle, à savoir le réservoir, *Rattus rattus* et les vecteurs, *Xenopsylla cheopis*, puce introduite du rat, et *Synopsyllus fonquerniei*, puce endémique (Wagner & Roubaud, 1932), le ou les facteurs déterminants de la répartition géographique de la peste rurale à Madagascar. Des transects sur les pentes orientale et occidentale des Hautes Terres, menant de la mer à la capitale, Antananarivo (1250m), nous ont permis de récolter des rats et des puces situées à des altitudes différentes. Au total, les résultats montrent que l'abondance des rats n'est pas limitée par un facteur altitudinal. Par contre, le seul élément variant en fonction de l'altitude, avec une valeur seuil nette aux alentours de 800m, concerne l'infestation des rats par les puces. *S. fonquerniei*, portée exclusivement par les rats capturés à l'extérieur, n'a pas été trouvée en dessous de cette altitude. La puce dite " orientale " du rat, *X. cheopis* peut être capturée à basse altitude, mais hors des villes, elle est moins abondante que sur les hauts plateaux (Estrade, 1935). Elle ne peut à elle seule expliquer les caractéristiques de la peste rurale à Madagascar et sa répartition altitudinale. Elle est effectivement très liée aux habitations humaines et donc souvent retrouvée dans les foyers urbains de peste, comme il est confirmé dans les foyers d'Antananarivo et de Mahajanga (Boisier *et al*., 2002). Par contre, dans les foyers ruraux, elle n'est retrouvée qu'à l'intérieur des maisons (Girard & Estrade, 1934). Enfin Estrade (1935) avait montré sa présence à l'état libre dans les cases. Si elle reste très impliquée dans la transmission de la peste à l'homme et fait donc l'objet de contrôle vectoriel, elle n'est pas pour autant responsable à elle seule de l'entretien de la circulation du bacille de la peste au sein des différentes populations murines. Nos résultats tendent à montrer que la puce

endémique, *S. fonquerniei*, serait le principal vecteur responsable, avec *Rattus rattus* comme réservoir, de la pérennisation et de la répartition de la peste sur les Hautes Terres malgaches. Le rôle pestifère et pestigène de cette puce a été étudié expérimentalement par Girard (1942) puis prouvé dans les années soixante (Brygoo, 1967 ; Brygoo & Dodin, 1967). Sa biologie est connue relativement tôt dans ses grandes lignes (puce portée par le rat à l'extérieur des habitations, tenrec proposé comme hôte endémique) (Girard, 1942). Mais son rôle dans la transmission à l'homme est alors considéré comme secondaire, n'étant jamais retrouvée, du fait d'un échantillonnage essentiellement urbain ou domestique, en l'absence de *X. cheopis*, alors considérée comme unique vecteur. Dans les années soixante, Brygoo & Rajenison montrent son importance dans les foyers ruraux, avec une abondance supérieure à *X. cheopis* (1960), voire sa présence exclusive dans un village forestier de la marge orientale (1963).

Ecologie

Synopsyllus fonquerniei fréquente préférentiellement deux types de milieux :

- les milieux cultivés (rizières, haies de sisal) où son hôte principal est *Rattus rattus.*
- Les forêts sèches de l'Ouest ou du Nord de Madagascar où son hôte principal est *Eliurus myoxinus* et, de manière moindre, *Eliurus antsingy* et une espèce congénérique encore non décrite.

Considérant les capacités d'exploration d'*E. myoxinus* des espaces ouverts de l'ouest de Madagascar, il est tout à fait logique de penser qu'il s'agit de l'hôte primitif. Pour ce qui est de la localisation de *S. fonquerniei* sur les Hautes Terres centrales, l'hôte primaire est difficile à préciser. *Setifer setosus* proposé par Girard (1942), De Meillon (1950), puis Klein (1966) pourrait être un hôte secondaire, tout comme *Rattus rattus*. Les Xenopsyllinae sont des puces de rongeurs (Hopkins & Rothschild, 1953) et il est logique de considérer que cette règle perdure à Madagascar. Donc soit la présence de *S. fonquerniei* sur les Hautes Terres est un phénomène récent lié à *R. rattus* et à l'anthropisation des milieux, soit cette puce avait un hôte endémique dans ces milieux ouverts, rongeur disparu ou *Setifer setosus*. L'hypothèse de *S. setosus* en tant qu'hôte primitif pourrait être liée au fait que cet animal est commun dans les zones anthropisées, y compris à l'intérieur des villages où il croise probablement assez souvent *R.rattus* et cette puce.

On peut aussi supposer que *S. fonquerniei* est originaire de l'ouest de Madagascar où l'on trouve également *S. smiti*, espèce la plus proche sur le plan morphologique. Son hôte primitif

serait alors *Eliurus myoxinus* et son biotope habituel, la forêt occidentale. Ce rongeur est connu pour parfois explorer des milieux plus ouverts type savane arborée secondaire (savoka) où sa puce a pu rencontrer l'insectivore endémique *Setifer setosus* ou, plus récemment, *R. rattus*. Les microclimats engendrés par les terriers de *R. rattus* sur les Hautes Terres Centrales pourraient correspondre aux optimums écologiques des larves de ces puces et permettrent une répartition aussi large que celle observée actuellement. Quelques exemples ponctuels de capture à basse altitude sur la côte Est sont le témoin de la diversité des biotopes occupés par *R. rattus* et peuvent correspondre à des hôtes accidentels. Le spécimen capturé à proximité de Tolagnaro (Fort-Dauphin) pourrait correspondre à l'extrême limite méridoniale du domaine du Centre.

Les foyers forestiers de peste.

La littérature rapporte peu de cas de circulation de peste en milieu forestier. Les exceptions concernent des milieux de forêts tempérées, en Californie (Clover 1989) ou froides (foyer du Kazakhstan et de Sibérie). La plupart des zones tropicales d'endémie pesteuse ne présentent pas de foyer forestier.

Les forêts malgaches

La plupart des forêts malgaches situées dans la zone d'endémie pesteuse sont, par définition, situées en altitude (supérieures à 800m). Ces forêts sont remarquables du fait d'une saison froide et sèche nettement marquée. Elle présente une forte diversité au niveau des micromammifères (Goodman *et al.*, sous presse) et des puces. Elles sont également le siège de dégradations de la part de l'homme, et *R. rattus* y est souvent capturé (Goodman, 1995 ; Duplantier & Duchemin, 2003). Nous avons mené plusieurs études dans ces forêts des Hautes Terres de Madagascar. De ces études, il ressort que la peste circule dans certaines forêts d'altitude : en témoignent les sérologies positives et des isolements de *Yersinia pestis* à partir de plusieurs *R. rattus* aussi bien en lisière qu'en pleine forêt. Un foyer particulièrement actif (Ankazomivady) a été découvert à proximité d'Ambositra, 7 souches ont pu être isolées lors d'une seule campagne : six sur des *R. rattus* et une souche sur un insectivore endémique, *Hemicentetes nigriceps*. L'espèce *H. nigriceps* est très souvent trouvée porteuse de puces en abondance (*cf. ante*).

Cependant aucune *S. fonquerniei* n'a été trouvée dans la forêt d'Ankazomivady, ni sur cette espèce, ni sur aucune autre. L'intervention d'autres puces vectrices de peste dans ces forêts est donc probable. Une autre espèce du genre *Synopsyllus*, *S. estradei* a été découverte en abondance ainsi que plusieurs spécimens de *Dinopsyllus brachypecten*. Le genre africain *Dinopsyllus* a été impliqué dans les foyers de peste des Grands Lacs et soupçonné en Afrique du Sud. De même, à l'occasion d'une épidémie d'origine forestière très probable près d'Ikongo (Madagascar), les seules puces découvertes lors des enquêtes faunistiques en forêt (Duplantier *et al*., 2001) appartenaient au genre endémique *Paractenopsyllus*, dont plusieurs spécimens ont également été découverts à Ankazomivady.

Les insectivores

Ces enquêtes faunistiques ont montré la grande abondance des insectivores dans ces forêts malgaches d'altitude supérieure à 800 m. L'isolement d'une souche sur un insectivore endémique, la présence sur ceux-ci de puces potentiellement vectrices présentant un spectre d'hôtes large et permettant le passage de germes d'un taxon (par exemple *R. rattus*) à d'autres (par exemple les insectivores) et vice-versa montrent à l'évidence que les insectivores peuvent intervenir dans le cycle de peste selvatique à Madagascar. Leur intervention pourrait se limiter à un rôle de réservoir de puces vectrices. Cependant plusieurs études d'infections expérimentales montrent une forte résistance de plusieurs Tenrecinae à la peste (Brygoo, 1960b). L'implication d'un hérisson (de la famille des Erinaceidae) au Sénégal colligée par Pollitzer (*op. cit*.) a été critiquée par Brygoo (1960) et le cas d'Ankazomivady semble être le seul cas d'infection naturelle d'un insectivore autre qu'un Crocidurinae (Pollitzer, 1954). La cohabitation au sein d'un même biotope de populations d'animaux résistants et d'animaux sensibles qui peuvent partager les mêmes puces rentre dans le schéma général de la circulation de la peste enzootique. De plus le caractère éminemment saisonnier du climat des forêts d'altitude de Madagascar et le phénomène d'hibernation observée chez les hérissons est à mettre en parallèle avec l'observation des épidémies printanières chez les chiens de prairie (*Cynomys*) dans les foyers du Sud-Ouest américain (Cully & Williams, 2001) ou les marmottes de Sibérie (Suntsov & Suntsova, 2000). Le réveil d'hibernation pourrait correspondre à une période de plus grande sensibilité des mammifères à la maladie mais aussi à une pullulation des vecteurs.

L'intervention de *R. rattus* est évidente initialement dans l'extension de l'épizootie et son maintien actuel en milieu rural. La rencontre du bacille au sein de biotopes forestiers avec la faune micromammifère endémique s'est probablement faite grâce à la pénétration de *R. rattus* dans ces biotopes, à l'occasion de dégradation des forêts. La présence de puces euryxènes a favorisé la dispersion du germe au sein des populations d'insectivores mais aussi de rongeurs. Les données de la littérature (JP Léger, 1934 ; Brygoo, 1966) montrent que ceux-ci semblent très sensibles à la peste. Tous ces caractères permettent une circulation de la peste à un haut niveau dans ces biotopes et en font un milieu à risque pour les travailleurs forestiers qui les fréquentent (charbonniers, colons...) et leurs proches (exemple du cas-index dans Ratsitorahina *et al*., 2000).

Conclusion

L'arrivée de la peste à Madagascar en 1898 et la vaste répartition de *R. rattus* sur toute l'île ont permis une installation durable de la maladie. Ce schéma classique a été modulé par l'intervention de la faune endémique de Madagascar. La présence de la puce endémique *Synopsyllus fonquerniei* et sa compétence vectorielle vis à vis du bacille de Yersin déterminent actuellement les limites de la peste rurale. Cette situation dans le passé a probablement participé à la rapidité de dissémination de la peste sur les Hautes Terres. La colonisation des biotopes forestiers par *R. rattus* a facilité la rencontre de la faune endémique malgache aussi bien mammifère que pulicidienne avec la peste. Désormais, la création de cycles originaux de peste au sein de ces forêts menace les populations humaines qui vivent à proximité. D'autre part, l'émergence de variants ribotypiques de *Y. pestis* à proximité de ces foyers forestiers pose la question du ou des déterminants (puces, insectivores, hibernation ?) favorisant ces modifications génétiques.

Conclusion générale

Madagascar est un foyer d'extrême biodiversité. Sa nature insulaire favorise les études biogéographiques. Les puces de Madagascar, comme la grande majorité de la faune malgache, trouvent leurs origines en Afrique. Les exemples de retours d'éléments de la faune malgache vers le continent africain existent à présent et concernent, par exemple, les caméléons (Raxworthy *et al*., 2002) et peut-être les rongeurs (Jansa *et al*., 1999). Nous proposons une hypothèse de dispersion originale des Leptopsyllinae qui se serait faite vers l'Asie, potentiellement via l'Afrique et l'Europe. Cet aspect, d'importance générale sur la dispersion des espèces, mérite d'être approfondi par l'étude des autres genres de la sous-famille, *Leptopsylla*, *Peromyscopsylla* et, si possible, *Cratynius*. Les Leptopsyllinae présentent une radiation forte à Madagascar mais le mode de spéciation semble beaucoup plus lié aux conditions climatiques passées, comme celles survenant pendant le pléistocène, qu'aux hôtes potentiels actuels, qu'ils soient rongeurs ou insectivores, peuplant Madagascar. Ces caractéristiques déterminent les répartitions de la faune pulicidienne observées dans les forêts d'altitude. Ces impératifs bioclimatiques touchent également *Synopsyllus fonquerniei*, puce endémique vectrice de la peste. Les spectres d'hôtes relativement larges des puces des forêts de Madagascar sont autant de risques pour la circulation de la peste et les échanges entre le rat introduit *Rattus rattus* et la faune des micro-mammifères sont fréquemment observés.

Cette étude est le fruit d'une rencontre entre les deux mondes de l'écologie et de la biologie médicale. La biogéographie évolutive permet d'apporter un regard nouveau sur les

organismes étudiés. C'est un reflet global de leur biologie, qui peut tracer à grands traits ce qui est inaperçu à une autre échelle. L'impact et l'importance des facteurs climatiques sur le développement des lignées de puces doivent souligner l'importance que revêt l'étude des phases non parasites des puces et en particulier le milieu original qu'offrent les terriers. Cette voie de recherche permettra d'affiner les relations entre le climat (macro- ou micro-) et la distribution des puces. Il est aussi important de vérifier, en laboratoire, la compétence vectorielle des puces potentiellement impliquées dans des cycles de peste selvatique : nous pensons ici à *Dinopsyllus brachypecten*, *Synopsyllus estradei* ou *Paractenopsyllus pauliani*. Il est très probable que d'autres espèces puissent à nouveau être rencontrées dans les forêts de Madagascar. A côté de la morphologie des adultes qu'il reste indispensable de bien connaître, le développement d'outils de diagnostic moléculaire, découlant des travaux présentés ici et adaptés aux phases larvaires, difficiles à différencier, pourrait faciliter les études proposées plus haut. La dynamique des populations des puces pendant la saison froide et sèche, plus silencieuse sur le plan de la peste, est pratiquement inconnue. Notamment aucune recherche n'a été effectuée sur les relations avec les insectivores en période de torpeur ; ceci pourrait être une voie recherche sur la pérennité des cycles pesteux.

La taxonomie et la phylogénie des puces peuvent apparaître, à tort, comme des sujets très académiques. Les résultats de ces études ont pourtant des implications médicales importantes et peuvent aboutir au développement d'outils de suivi de populations qu'ils soient moléculaires ou, par exemple, de modélisation climatique. Il est indispensable que l'écologie et la médecine restent en contact et les entomologistes et parasitologistes occupent une place clef dans cette association, qu'aucune autre spécialité médicale ne peut remplir actuellement.

Bibliographie

- Achtman M., Zurth K., Morelli G., Torrea G., Guiyoule A., Carniel E. 1999 *Yersinia pestis*, the cause of plague, is a recently emerged clone of *Yersinia pseudotuberculosis*. *Proc Natl Acad Sci U S A* **96** : 14043-8.
- Albignac R. 1973. Mammifères carnivores. Faune de Madagascar, n° 36, ORSTOM et CNRS eds.
- Battistini R. 1996. Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines: quelques données de base pour l'étude biogéographique de la "région malgache". *in* “Biogéographie de Madagascar”, Lourenço W. R, Eds. Paris : Editions de l’ORSTOM, 1-17.
- Beaucournu J.-C. 1974. *Ctenocephalides brygooi* n. sp. (Siphonaptera, Pulicidae), parasite du viverridé endémique malgache *Fossa fossana* (Muller). *Bulletin de la Societe de Pathologie Exotique et de Ses Filiales* 67:435-43
- Beaucournu J.-C. 1981. Les Siphonaptères et leurs hôtes: rapports phylétiques, convergences et déviations. *in* “2ème Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés”. Paris : Museum National d'Histoire Naturelle, 203-208.
- Beaucournu J.-C. 1990. *Leptopsylla algira vogeli* n. ssp. (Siphonaptera, Ceratophyllidae, Leptopsyllinae), parasite de Crocidure (Mammalia, Insectivoraz, Crocidurinae) sur lîle de Gozo (Archipel de Malte). Considérations sur les puces de Crocidures des peuplements insulaires du Bassin méditerranéen. *Bonner zoologishe Beiträge* **41** : 213-222.
- Beaucournu J.-C. & Fain A. 1983. Notes sur les Ischnopsyllinae du Continent Africain (Siphonaptera). *Revue Zoologie Africaine* **97** : 453-468
- 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., Kock D., Menier K. 1997. La souris *Mus musculus* L., 1758 est-elle l’hôte original de la puce *Leptopsylla segnis* (Schonherr, 1811) (Insecta, Siphonaptera)? *Biogeographica* **73** : 1-12
- Beaucournu J.-C & Launay H. 1990. *Les puces (Siphonaptera) de France et du bassin méditérranéen occidental*. Faune de France, 76, France et région limitrophes. Paris : Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, 548p.

- Beaucournu J.-C. & Menier K. 1998. The genus *Ctenocephalides* Stiles and Collins, 1930 (Siphonaptera, Pulicidae). *Parasite* **5** : 3-16
- Beaucournu J.-C. & Rahm U. 1975. Deux *Dinopsyllus* nouveaux du Zaïre (Siphonaptera Hystrichopsyllidae). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee* **50**: 97-104.
- Beaucournu J.-C. & Sountsov V. 1999. New fleas from Vietnam. Ceratophyllidae (Siphonaptera). *Bulletin de la Societe Entomologique de France* **104** : 447-453
- Betsch J.-M. 2000. Type de Spéciation chez quelques Collemboles Symphypleones Sminthuridae (Apterygotes) de Madagascar *In* "*Diversité et endémisme à Madagascar*" Lourenço W. R. & Goodman S. M. Eds, Paris : Mémoires de la Société de Biogéographie, 295-306.
- Bledsoe A. H. & Raikow R. J.. 1990. A quantitative assessment of congruence between molecular and non-molecular estimates of phylogeny. *J. Mol. Evol.* **30**: 247-259.
- Blondel J. 1995. Biogéographie - Approche écologique et évolutive. Collection d'écologie N° 27, Masson, Paris, 297 p
- Boisier P., Rahalison L., Rasolomaharo M., Ratsitorahina M., Mahafaly M., Razafimahefa M., Duplantier J.-M., Ratsifasoamanana L. and Chanteau S. 2002. Outbreaks of bubonic plague in Mahajanga, Madagascar. *Emerging infectious diseases* **8** : 311-316.
- Brygoo E. R. 1960. Immunité du hérisson et du tanrec à la peste expérimentale. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **28** : 47-52
- Brygoo E. R. 1966. Epidémiologie de la peste à Madagascar. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **35** : 9-149.
- Brygoo E. R. 1967. Démonstration expérimentale du rôle de vecteur de *Synopsyllus fonquerniei*. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **35** : 309-311
- Brygoo E. R. 1972. Human Diseases and their relationship to the environment. *In* "Biogeography and ecology in Madagascar", Battistini R. and Richard-Vindard G. Eds, The Hague: W. Junk, 703-725.
- Brygoo E. R. & Dodin A. 1967. Transmission expérimentale de la peste par *Synopsyllus fonquerniei* de Madagascar. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **264** : 681-682
- Brygoo E. R. & Rajenison S. 1959. Présence de *Centetipsylla madagascariensis* (Roth.), 1900, sur *Rattus rattus* d'Antananarivo. Observations sur les variations de la faune pulicidienne des rats d'Antananarivo. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **27** : 53-57

- Brygoo E. R. Rajenison S. 1960. Puces et rats d'un village de l'Itasy en zone d'endémie pesteuse. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **28** : 109-121
- Brygoo E. R. & Rajenison S. 1963. Puces et rats d'un village forestier en zone d'endémie pesteuse. Versant Est de Madagascar. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **31** : 155-164
- Butler P. M. & Hopwood A. T. 1957. Insectivora and Chiroptera from the Miocene rocks of Kenya colony. Fossil mammals of Africa 13. British Museum (Natural History), London.
- Carleton M., Goodman S. M., Rakotondravony D. 2001. A new species of tufted-tailed rat, genus *Eliurus* (Muridae: Nesomyinae), from western Madagascar, with notes on the distribution of *E. myoxinus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **114** : 972-987.
- Chanteau S., Rahalison L., Duplantier J.-M., Rasoamanana B., Ratsitorahina M., Dromigny J.-A., Laventure S., Duchemin J.-B., Boisier P., Rabeson D., Roux J. 1998. Actualités sur la peste à Madagascar. *Médecine Tropicale* **58** (2S) : 25-31.
- Chanteau S., Ratsifasoamanana L., Rasoamanana B., Rahalison L., Randriambelosoa J., Roux J., Rabeson D. 1998. Plague, a reemerging disease in Madagascar. *Emerging Infectious Diseases* **4 :** 101-4.
- Cheetham T. B. 1998. *Male genitalia and Phylogeny of Pulicoidea*. Koenigstein : Koeltz Scientific Books, 244p.
- Clover J. R., Hofstra T. D., Kuluris B. G., Schroeder M. T., Nelson B. C., Barnes A. M., Botzler R. G. 1989. Serologic evidence of *Yersinia pestis* infection in small mammals and bears from a temperate rainforest of north coastal California. *Journal of Wildlife Diseases* **25** (1) : 52-60.
- Cornel A. J. & Collins F. H. 1996. PCR of the ribosomal DNA intergenic spacer regions as a method for identifying mosquitoes in the *Anopheles gambiae* complex. *Methods Mol. Biol.* **50** : 321-32
- Coulanges P. 1989. La peste à Antananarivo (de son apparition en 1921 à sa resurgence en 1979). *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **56** : 9-35
- Coulanges P., Clerc Y., Randrianantoanina E. 1983. Etude de *X. cheopis* et *S. fonquerniei*, puces pestigènes malgaches. Mise en évidence de leur résistance au DDT, Dieldrin et Malathion. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **49** : 171-191

- Coulanges P., Randrianantoanina E. 1985. Resistance des puces pestigènes malgaches aux insecticides organochlorés, organophosphorés et aux carbamates. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **51** : 253-260
- Cully J. F. & Williams E. S. 2001. Interspecific comparisons of sylvatic plague in Prairie dogs. *Journal of Mammalogy* **82**(4) : 894-905
- De Meillon B. 1950. The Madagascar Siphonaptera. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar* **4** : 67-73.
- Donque G. 1975. *Contribution géographique à l'étude du climat de Madagascar*. Antananarivo: NIAG, 478p.
- Duchemin J.-B. 2003. Two new fleas (Siphonaptera: Ceratophyllidae: Leptopsyllinae) of Madagascar: *Tsaractenus rodhaini n. sp.* and *Paractenopsyllus (Consobrinopsyllus n. subgen.) goodmani n.sp*. *Parasite* **10** (4): 351-358.
- Duchemin J.-B. Leptopsyllines from Madagascar (Insecta: Siphonaptera: Ceratophyllidae): description of five new species of *Paractenopsyllus* Wagner, 1938. *Parasite*, *sous presse*.
- Duchemin J, Ramilijoana O, Le Goff G. 2003. Culicidae Mosquitoes (Diptera), moka gasy. *In*: "*Natural History of Madagascar"*. Goodman S. M. & Benstead J. Eds., Chicago: University of Chicago Press, 708-715.
- Duchemin J-B & Ratovonjato J. Description de trois nouvelles espèces de Paractenopsyllus (siphonaptera: Leptopsyllinae) de Madagascar. *Parasite*, *sous presse*.
- Duchemin J-B, Ratovonjato J, Duplantier J-M.. 2003. Fleas (Insecta: Siphonaptera), parasy gasy *In*: "*Natural History of Madagascar"*. Goodman S. M.& Benstead J. Eds., Chicago : University of Chicago Press, 687-692.
- Duplantier J.-M. & Duchemin J.-B. 2003. Introduced Small Mammals and Their Ectoparasites, A Description of Their Colonization and Its Consequences *In*: "*Natural History of Madagascar"*. Goodman S. M. & Benstead J. Eds., Chicago : University of Chicago Press, 1191-1194.
- Duplantier J.-M., Duchemin J.-M., Ratsitorahina M., Rahalison L., Chanteau S. 2001. Résurgence de la peste dans le district d'Ikongo à Madagascar en 1998. 2. Réservoirs et vecteurs impliqués. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **94** : 119-122.
- Duplantier J.-M., Orth A., Catalan J., Bonhomme F., 2002. Evidence for a mitochondrial lineage originating from the arabian peninsula in the Madagascar house mouse (*Mus musculus*). *Heredity* **89** : 154-158.

- Duplantier J.-M., Catalan J., Orth A., Grolleau B., Britton-Davidian J. 2003. Systematics of the black rat in Madagascar: consequences for the transmission and distribution of plague. *Biological Journal of the Linnean Society* **78** : 335-341.
- Durden L. A., Beaucournu J.-C. 2000. The flea genus *Sigmactenus* (Siphonaptera: Leptopsyllidae): Three new taxa from Sulawesi, updated identification key, and distribution map for all known species and subspecies. *Parasite* **7** : 151-165.
- Durden L. A. & Traub R. 1990. Zoogeographical implications from rodent ectoparasites in Sulawesi. *In* "*Insects and the Rain Forests of South East Asia (Wallacea)*", Knight W. J. & Holloway J. D. Eds., The Royal Entomological Society of London, 57-62.
- Eck R. V. & Dayhoff. M. O. 1966. *Atlas of Protein Sequence and Structure*. National Biomedical Research Foundation, Silver Spring, Maryland
- Eger J. L. & Mitchell L. 1996 Biogeography of bats of Madagascar. *In* "*Biogéographie de Madagascar*" W. R. Lourenço Ed., Paris : Editions de l'ORSTOM. 321-328
- Estrade, F. 1935. Observations relatives à la biologie de la *Xenopsylla cheopis* en Emyrne. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **28** : 293-298
- Felsenstein, J. 1989. PHYLIP Phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics* **5**: 164-166.
- Felsenstein, J. 1993. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.5c. Department of Genetics, University of Washington, Seattle.
- Fisher B. L., 1996. Origins and affinities of the ant fauna of Madagascar *In* "*Biogéographie de Madagascar*" W. R. Lourenço Ed., Paris : Editions de l'ORSTOM.. 457-465
- Fontenille D. & Coulanges P. 1987. Note sur la susceptibilité des puces *Xenopsylla cheopis* de la région d'Antananarivo Madagascar à la Deltamethrine et au Propoxur. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **53** : 209-214
- Fröhlich F. 1996. La position de Madagascar dans le cadre de l'évolution géodynamique et de l'environnement de l'Océan Indien.. *In* "*Biogéographie de Madagascar*" W. R. Lourenço Ed., Paris : Editions de l'ORSTOM. 19-26
- Girard G. 1942. Le comportement de la puce *Synopsyllus fonquerniei* et son rôle dans la transmission de la peste. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **35** : 177-181
- Girard G. & Estrade F. 1934. Faits nouveaux concernant la biologie de la *X. cheopis* et son rôle dans la persistance de l'endémo-épidémie pesteuse en Emyrne. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **37** : 456-458

- Goodman S. M. 1995. *Rattus* on Madagascar and the dilemna of protecting the endemic rodent fauna. *Conservation Biology* **9**(2) : 450-453.
- Goodman S. M. 1996. Floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Reserve Naturelle Integrale d'Andringitra, Madagascar with reference to elevational variation. *Fieldiana* **85**, 1-319.
- Goodman S. M. 1998. Floral and faunal inventory of the Reserve Speciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar with reference to elevational variation. *Fieldiana* **90**, 1-246.
- Goodman S. M. 2000. Floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar, with reference to elevational variation. *Fieldiana* **97**, 1-286.
- Gower J. C. & Legendre P. 1986. Metric and Euclidean properties of dissimilarity coefficients. *Journal of Classification* **3,** 5-48
- Grenier P. & Klein J. M. 1965. Description complémentaire de *Dinopsyllus brachypecten* Smit, 1951 et de *Nosopsyllus ziarus* Klein, 1963 (Insecta, Siphonaptera). *Bulletin de la Societe de Pathologie Exotique et de Ses Filiales* **58** : 297-305
- Griswold C. E. 2000. « Afromontane » Spiders in Madagascar (Aranae, Aranaeomorphae, Cxyatholipidae , Phyxelididae, Zorocratidae) *In* "*Biogéographie de Madagascar*" W. R. Lourenço Ed., Paris : Mémoires de la Société de Biogéographie. 345-54.
- Guiyoule A., Rasoamanana B., Buchrieser C., Michel P., Chanteau S., Carniel E. 1997. Recent emergence of new variants of *Yersinia pestis* in Madagascar. *Journal of Clinical Microbiology* **35** : 2826-33.
- Haeselbarth E. 1964. The South African species of the *hisuta*-group of the genus *Xenopsylla* Glinkiewicz (Siphonaptera : Pulicidae). *Journal of the Entomological Society of South Africa* **27** : 43-58.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* **41** : 95-98.
- Hérivaux A. & Toumanoff C. 1948. Epidémiologie de la peste à Saïgon-Cholon (1943). L'étude de la faune pulicidienne des rats dans ses rapports avec la transmission de la peste. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **41**(1-2): 47-59.
- Hinnebusch B. J., Rosso M.-L., Schwan T. G., Carniel E. 2002. High-frequency conjugative transfer of antibiotic resistance genes to *Yersinia pestis* in the flea midgut. *Molecular Microbiol*ogy. **46**(2) : 349-54

- Hopkins G. H. E. & Rothschild M. 1953. *An illustrated catalog of the Rothschild collection of fleas in the British Museum (Natural History)*. Vol. 1. Tungidae & Pulicidae. Cambridge : University Press, 361 pp..
- Hopkins G. H. E. & Rothschild M. 1966. *An illustrated catalog of the Rothschild collection of fleas in the British Museum (Natural History)*. Vol. 4. Hystrichopsyllidae. Cambridge : University Press, pp10-56.
- Hopkins G. H. E. & Rothschild M. 1971. *An illustrated catalog of the Rothschild collection of fleas in the British Museum (Natural History)*. Vol. 5. Leptopsyllidae & Ancistropsyllidae. Cambridge : University Printing House, 530 pp.
- Humbert H. 1955. Une merveille de la nature à Madagascar: Première exploration botanique du massif du Marojejy et de ses satellites. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar série B*, 271p.
- Hutterer R. 1993. Order Insectivora. *In* "*Mammal species of the World : a taxonomic and geographic reference*". Wilson D. E. & Reeder D. A. M. Eds, Washington and London : Smithsonian Institution Press. p 69-130.
- Jansa S. A., Goodman, S. M., Tucker P. K. 1999. Molecular phylogeny and Biogeography of the Native Rodents of Madagascar (Muridae : Nesomyinae) : A test of the Single-Origin Hypothesis. *Cladistics* **15**, 253-270
- Karimi Y., Eftekhari M., De Almeida C. R. 1974. Sur l'écologie des puces impliquées dans l'épidémiologie de la peste et le rôle éventuel de certains insectes hématophages dans son processus au Nord-Est du Brésil. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **67** (6) : 583-591
- Kilonzo B. S., Mbise T. J., Makundi R. H. 1992. Plague in Lushoto district, Tanzania, 1980-1988. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine & Hygiene* **86** : 444-5
- 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 et de Ses Filiales* **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. 1965c (1966). Une nouvelle espèce de *Dinopsyllus* Jord. and Roth., 1913 de Madagascar, *D. flacourti* sp. n. (Insecta, Siphonaptera). *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique et de Ses Filiales* **58** : 291-6
- Klein J. M. 1965d (1966). *Synopsyllus girardi* sp. n. (Insecta, Siphonaptera), nouvelle espèce de puce de la forêt orientale malgache. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique et de Ses Filiales* **58** : 306-11
- Klein J. M. 1965e (1966). *Synopsyllus robici* sp. n. (Insecta, Siphonaptera), une nouvelle puce de Madagascar, récolté au centre des Hauts Plateaux. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique et de Ses Filiales* **58** : 553-9
- Klein J.-M. 1966. Données écologiques et biologiques sur *Synopsyllus fonquerniei* Wagner et Roubaud 1932 (Siphonaptera) puce du rat péri-domestique, dans la région de Tananarive. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd.* 4 : 3-29
- Klein J. M. 1967 (1968). 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. 1968. *Tsaractenus grenieri* n. gen., n.sp., nouvelle Puce de Madagascar. *Bulletin de la Societe entomologique de France* **73** : 45-48.
- Klein J.-M. & Grenier P. 1965. Redescription de *Paractenopsyllus kerguisteli* Wagner, 1938 et *P. pauliani* Lumaret, 1962. *Bulletin de la Société entomologique de France* **70** : 287-295.
- Klein J.-M. & Grenier P. 1969. Description complémentaire de *Paractenopsyllus kerguisteli* Wagner, 1938 et clé illustrée de détermination des espèces du genre *Paractenopsyllus* Wagner (Siphonaptera). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. Méd. Parasitol.* **7** (4) : 329-339
- Klein J.-M. & Uilenberg G. 1966. Données faunistiques et écologiques sur les puces de Madagascar (Siphonaptera). *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd.* 4: 31-60.
- Koechlin J., Guillaumet J.-L., Morat P. 1974. *Flore et végétation de Madagascar*. Vaduz : Cramer, 687p.
- Krause D. W., Hartman J. H., Wells N. A. N. 1997. Late cretaceous vertebrates from Madagascar : implications for biotic changes in deep time. *In* "*Natural Change and human Impact in Madagascar*", Goodman S. M. & Patterson B. D. Eds,. Washington : Smithsonian Institution Press, 3-43.

- Krasnov B. R., Shenbrot G. I., Medvedev S. G., Vatschenok V. S., Khokhlova I. S. 1997. Host-habitat relations as an important determinant of spatial distribution of flea assemblages (Siphonaptera) on rodents in the Negev Desert. *Parasitology* **114** : 159-73.
- Krasnov B. R., Shenbrot G. I., Khokhlova I. S., Medvedev S. G., Vatschenok V. S. 1998. Habitat dependence of a parasite-host relationship: flea (Siphonaptera) assemblages in two gerbil species of the Negev Desert. *Journal of Medical Entomology* **35** : 303-13.
- Krause D. W. 2001. Fossil molar from a Madagascan marsupial, *Nature*. **412** (6846): 497-8
- Léger J.-P. 1934. Epizootie de rongeurs en Imerina. *Bulletin de la Société Française de Pathologie Exotique* **27** : 534-535.
- Lewis R. E. 1975. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Part 6. Ceratophyllidae. *Journal of Medical Entomology* **11**: 658-76
- Lewis R. E. 1998. Résumé of the Siphonaptera (Insecta) of the World. *Journal of Medical Entomology* **35** : 377-389
- Lourenço W. R. 1996. *Biogéographie de Madagascar*. Paris : Editions de l'ORSTOM, 588p.
- Lourenço W. R., 1996b. Origins and affinities of the scorpion fauna of Madagascar *in* "*Biogéographie de Madagascar*" Lourenço W. R. Ed., Paris : Editions de l'ORSTOM. 441-455
- Lourenço W. R, Goodman SM, 2000. *Diversité et endémisme à Madagascar*. Paris : Mémoires de la Société de Biogéographie, 379p.
- Lowry II P. P., Schatz G. E., Phillipson P. B. 1997. The classification of natural and anthropogenic vegetation in Madagascar. *in* "*Natural Change and Human Impact in Madagascar*" Goodman S. M. & Patterson B. D. Eds. Washington and London : Smithsonian Institution Press, 93-123.
- Lumaret R., 1962. Insectes Siphonaptères. *Faune de Madagascar* XV, Tananarive: Institut de Recherche Scientifique, 107p.
- Mantel N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* **27**, 209-220.
- Marivaux L., Welcomme J.-L., Antoine P.-O., Metais G., Baloch I. M. , Benammi M., Chaimanee Y., Ducrocq S. , Jaeger J.-J. 2001. A Fossil Lemur from the Oligocene of Pakistan. *Science*, **294**, 587-591

- Marshall A. G. 1980. The function of combs in ectoparasitic insects, *in* "*Fleas, Proceedings of the international conference on fleas*", Ashton Wold, Peterborough, UK, Traub R & Starcke H. Eds, Rotterdam : A. A. Balkema, 79-87.
- Mc Call R. A. 1997. Implications of recent geological investigations of the Mozambique Channel for the mammalian colonization of Madagascar. *Proceedings of the Royal Society of London B* **264**, 663-665
- Menier K. & Beaucournu J.-C. 1998. Taxonomic study of the genus *Ctenocephalides* Stiles and Collins, 1930 (Insecta: Siphonaptera: Pulicidae) by using aedeagus characters. *Journal of Medical Entomology* **35**: 883-890.
- Menier K. & Beaucournu J.-C. 1999. Biogeographical approach of the genus *Ctenocephalides* Stiles and Collins, 1930 (Insecta: Siphonaptera). *Biogeographica* **75**: 79-88.
- Migliani R., Ratsitorahina M., Rahalison L., Rakotoarivony I., Duchemin J.-B., Duplantier J.-M., Rakotonomenjanahary J. and Chanteau S. 2001. Résurgence de la peste dans le district d'Ikongo à Madagascar en 1998. 1. Aspects épidémiologiques dans la population humaine. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **94** : 115-118.
- Mitter C. & Brooks D. R. 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. *in* "*Coevolution*", Futuyma D. J. & Slatkin M. Eds, Sunderland : Sinauer Associates, 65-98.
- Mittermeir R. A., Tattersall I., Konstant W. R., Meyer D., Mast R. B. 1994. *Lemurs of Madagascar*. Washington : Conservation International.
- Musser G. G. and Carleton M. D. 1993. Family Muridae. *In*. "*Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*", Wilson D. E. & Reeder D. A. M. Eds, Washington and London : Smithsonian Institution Press, 501-756.
- Nelson G. 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's Famille des Plantes (1763-1764). *Syst. Zool.* **28** : 1-21.
- Njunwa K. J., Mwaiko G. L., Kilonzo B. S., Mhina J. I. 1989. Seasonal patterns of rodents, fleas and plague status in the Western Usambara Mountains, Tanzania. *Medical & Veterinary Entomology* **3 :** 17-22
- Olson L. E. & Goodman S. M. 2003. Phylogeny and Biogeography of Tenrecs. In "*Natural history of Madagascar*", Goodman S. M. & Bensteadt J. Eds, The University of Chicago Press, sous presse.
- Page R. D. M. 1989a. *COMPONENT User's manual* (Release 1.5). Auckland : University of Auckland.

- Page R. D. M. 1989b. Comments on component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* **5** : 167-182.
- Page R. D. M. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* **12** : 357-358.
- Paulian R. 1975. La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. *In* "*Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*". *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, série A (zoologie)* **88** : 55-71.
- Paulian R. 1996. Réflexions sur la zoogéographie de Madagascar. *in* "*Biogéographie de Madagascar*", W. R. Lourenco Ed. Paris : Editions de l'ORSTOM, 219-230.
- Perrier de la Bâthie H. 1921. La végétation malgache. *Annales de l'Institut Botanico-géologique Colonial de Marseille* **9**: 1-226.
- Pollitzer R. 1954. *La Peste*. Paris : Masson, 735p.
- Rahalison L., Ranjalahy M., Duplantier J.-M., Duchemin J.-B., Ravelosaona J., Ratsifasoamanana L., Chanteau S. 2003. Susceptibility to plague of the rodents in Antananarivo, Madagascar. *Advances in Experimental Medicine and Biology* **529** : 439-42.
- Raharimanga V., Ratsirahina M., Migliani R., Rosso M.-L., Rahalison L., Chanteau S. 2001. La peste dans le marché Tsenabe Isotry à Antananarivo: une situation épidémiologique complexe. *Archives Institut Pasteur de Madagascar* **67** : 19-20.
- Rasoamanana B., Dromigny J.-A., Duplantier J.-M., Ratsimba M., Chanteau S. 1998. Surveillance bactériologique et sérologique de la peste murine dans la ville d'Antananarivo. *Archives Institut Pasteur de Madagascar* **64** : 21-24.
- Ratovonjato J., Duchemin J.-B., Duplantier J.-M., Laventure S., Rabarison P., Chanteau S., Roux J. 1998. Evaluation en milieu urbain de la sensibilité des puces malgaches aux insecticides. Analyses et résultats préliminaires. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **64** : 29-33.
- Ratovonjato J., Duchemin J.-B., Duplantier J.-M., Chanteau S. 2000. *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera, Xenospyllinae), puces des foyers ruraux de peste des Hautes Terres malgaches: niveau de sensibilité au DDT, aux pyrethrinoides et aux carbamates après 50 années de lutte chimique. *Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar* **66** : 9-12.

- Ratsitorahina M., Chanteau S., Rahalison L., Ratsifasoamanana L., Boisier P. 2000. Epidemiological and diagnostic aspects of the outbreak of pneumonic plague in Madagascar. *Lancet* **355** : 111-113
- Ratsitoharina M., Migliani R., Ratsifasoamanana L., Ratsimba M., Chan Ho Thin F., Chanteau S. 2001. Recrudescence et extension géographique de la peste à madagascar de 1980 à 1999. *Archives Institut Pasteur de Madagascar* **67** : 14-18.
- Raxworthy C. J., Forstner M. R. J., Nussbaum R. A. 2002. Chameleon radiation by oceanic dispersal, *Nature* **415**, 784-787
- Ribeiro H. 1974. *Sifonapteros de Angola (Insecta, Siphonaptera) - Estudo sistematico e dados bioecologicos interessandoa epidemilogia da pestea*. Thèse de Parasitologie. Lisboa : Instituto de higien e medicina tropical, 202p.
- Robic J. 1937. Les caractéristiques de la peste à Madagascar. *Annales de Médecine et Pharmacie coloniales* **35** : 305-358
- Robic J. 1941. Peste expérimentale du maki. Rapport annuel d'Activités de l'Institut Pasteur de Madagascar : 23-25
- Robinson D. F. 1971. Comparison of labeled trees with valency three. *Journal of Combinatorial Theory* 11: 105-119.
- Roubaud E. & Girard G. 1943. Observations sur deux pulicides de la faune de Madagascar (*P. kerguisteli* et *S. fonquerniei*). *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **36** : 279-281
- Segerman J. 1995. Siphonaptera of Southern Africa – Handbook for the identification of fleas. *Publications of the South African Insitute for Medical Research*, Johannesburg **57** pp264.
- Smit F.G.A.M. 1951. A new flea from Madagascar. *Annals & Magazine of Natural History* **4** : 407-409.
- Smit F.G.A.M. 1972. On some adaptative structures in Siphonaptera. *Folia Parasitologica* (Praha) **19** : 5-17.
- Smit F.G.A.M. 1982. Classification of the Siphonaptera. *In* "S*ynopsis and classification of living organisms* – vol. 2", Parker S. P. Ed., New York : McGraw-Hill, 557-563.
- Sommer S. 1996. Ecology and social structure of *Hypogeomys antimena*, an endemic rodent of the dry deciduous forest in western Madagascar. *in* "*Biogéographie de Madagascar*", W. R. Lourenço Ed. Paris : Editions de l'ORSTOM, 295-302.

- Straka H. 1996. Histoire de la végétation de Madagascar oriental dans les derniers 100 millénaires. *in* "*Biogéographie de Madagascar*", W. R. Lourenço Ed. Paris : Editions de l'ORSTOM, 37-47
- Storey M., Mahoney J. J., Saunders A. D., Duncan R. A. , Kelley S. P. , Coffin M. F. 1995. Timing of Hot Spot-Related Volcanism and the Breakup of Madagascar and India. *Nature*, **267**, 852-855.
- Suntsov V. V., Suntsova N. I. 2000. [Ecological aspects of evolution of the plague microbe Yersinia pestis and genesis of natural reservoirs] (en russe). *Izv Akad Nauk Ser Biol*. **6**, 645-57.
- Swofford D. L. 1998. Paup* version 4.0. Sunderland MK : Sinauer and associate.
- Swofford D. L., G. J. Olsen. 1990. Phylogeny reconstruction *in* "*Molecular systematics*", Hillis D. M. & Moritz C. Eds, Sunderland, Massachusetts : Sinauer, 411-501
- Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S., Olivier J.M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* **7**, 75-83.
- Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* **22** : 4673-4680
- Traub R. 1972. Notes on zoogeography, convergent evolution and taxonomy of fleas (Siphonaptera), based on collections from Gunung Benom and elsewhere in South-east Asia. III. Zoogeography. *Bulletin of the British Museum, Natural History (Zoology)* **23** : 389-450.
- Traub R. 1980a. Some adaptative modification in fleas, *in* : '*Fleas, Proceedings of the international conference on fleas*', Ashton Wold, Peterborough, UK, Traub R. & Starcke H. Eds, Rotterdam : A. A. Balkema, 79-87.
- Traub R. 1980b. The zoogeography and evolution of some fleas, lice and mammals. *in* : '*Fleas, Proceedings of the international conference on fleas'*, Ashton Wold, Peterborough, UK, Traub R. & Starcke H. Eds, Rotterdam : A. A. Balkema, 93-172.
- Wagner J., Roubaud E. 1932a. Sur un Pulicidé nouveau parasite des rats domestiques à Madagascar. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **25** : 327-332

- Wagner J., Roubaud E. 1932b. Sur un Pulicidé nouveau parasite des Rongeurs et des Insectivores de Madagascar (2ème note). *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **25** : 962-964
- Wagner J. 1938. Sur un Cténopsyllide nouveau de Madagascar, *Paractenopsyllus kerguisteli* n. gen. n. sp. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique* **31** : 224-228.
- Waterman M. S., T. F. Smith. 1978. On the similarity of dendrograms. *Journal of theoretical Biol*ogy **73** : 789-800
- Whiting M. F. 2002. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Zoologica Scripta* **31** : 93–104.
- Yoder A. D., Cartmill M., Ruvolo M., Smith K., Vilgalys R. 1996. Ancient single origin of Malagasy primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **93**, 5122-5126.
- Yoder A. D., Burns M. M., Zehr S., Delefosse T., Veron G., Goodman S. M., Flynn J. J. 2003. Single origin of Malagasy Carnivora from an African ancestor. *Nature* **421** : 734-737

Annexes :

Annexe1 - Glossaire des termes utilisés en Taxonomie et morphologie

D'après Beaucournu & Launay (1990)

- Acétabulaire (soie -) : grande soie porté au voisinage de l'acetabulum, zone de jonction entre le basimère et le télomère.
- Aedéage = Aedoeagus : partie externe du phallosome.
- Anal (stylet -): appendice unisegmenté de la valve dorsale du segment X chez les femelles
- Antésensiliales (Soies -) = soies antépygidiales : soies de grande taille insérées près del amarge postéro-dorsale du tergite VII et surplombant le sensilium (tergite IX).
- *Area cribriformis* : zone d'abouchement du *ductus bursae* (cf.) dans la spermathèque, généralement en légère saillie
- Basimère: partie postérieure du tergite IX chez le mâle, c'est la partie fixe de la pince copulatrice.
- Bulga : partie la plus arrondie de la spermathèque. Les parois interne ssont parcourues de nervures plus ou moin sréticulées : les strigillae.
- Clasper : correspond au tergite IX chez le male, formé du basimère (cf.) et du télomère (cf.). Il est préférable d'employer ces derniers termes plutôt que "clasper".
- Coxa: article basal de la patte
- Cténidie (= peigne) : rangée d'épines jointives évoquant un peigne, ces épines n'étant pas des soies épaissies ou spiniformes. On parle dans ces dernier cas de fausse cténidie ou faux peigne (par exemple : faux peigne tibial).
- *Ductus bursae* : conduit allant du vagin au depart du *ductus spermathecae*, souvent beaucoup plus visible que ce dernier. Il est terminé par la perula, expansion plus ou moins différenciée de forme ovoïde ou arrondie vers l'arrière.
- Endotendons: conduits amenant le sperme du testicule à la spermathèque après cathétérisme du *ductus bursae* et du *ductus spermathecae*.
- *Falx* (= suture interantennaire). Sclérification due à la jonction dorsale des deux gouttières antennaires, scindée par un sillon (*caput fracticipit*). On parle de *caput integricipit* losrque ce sillon n'existe pas.

- Femur: 3ème article de la patte
- *Fracticipit*: cf *falx*
- Front : partie antérieure de la capsule céphalique s'étendant de l'angle oral à la *falx*.
- *Gena* : partie inférieure de la capsule cépahlique limitée par l'angle oral, l'oeil et la gouttière antennaire, elle peut porter ventralement une cténidie tandis que postérieurement elle se prolonge éventuellement par un processus génal.
- *Hamulus* : essentiellement contitué par une paire de sclérites de l'aedéage généralement situés de part et d'autre du *tubus interior*. Chez les Leptopsyllinae ici étudiés, il y'a verrouillage de l'*hamulus* sur le bras distal du sternite IX. L'*hamulus* était souvent désigné par le terme "crochet", qui ne doit plus être employé.
- *Hilla*: partie distale de la spermathèque, souvent plus étroite que la *bulga* (cf.) et courbée, sa délimitation avec la *bulga* peut s'accompagner d'un diaphragme. L'apex de la *hilla* peut s'accompagner d'un petit prolongement , la *papilla* (ex. *Paractenopsyllus gemelli*).
- *Integricipit*: cf *falx*
- *Lamina media*: cf plaque pénienne
- Manubrium : partie antéro-inférieure du tergite IX du mâle, généralement allongée en manche de brouette
- Mésothorax : deuxième segment thoracique
- mésothorax (Epaississement pleural du -): renforcement interne séparant au niveau de la partie ventrale du mésothorax le mésopleuron en 2 (mésépisternite en avant et mésépiméron en arrière).
- Métathorax : troisième segment thoracique
- Métépiméron: grand sclérite intercalé entre thorax et abdomen, situé à l'emplacement du premier sternite abdominal disparu.
- Métépisternite : petit sclérite plus ou moins fusionné ventralement avec le métanotum, en avant du métépiméron.
- Occiput : portion de la capsule céphalique située en arrière de la falx et au-dessus de la gouttière antennaire.
- occipital (Sillon -) (= fosse occipitale): dépression médiane et antéro-popstérieure de l'occiput chez le male.
- Palpe labial: seul constituant fonctionnel du labium chez les Siphonaptères
- Palpe maxillaire : appendice plurisegmenté fixé sur le stipe
- *Papilla* : cf *hilla*

- *Perula*: cf *ductus bursae*
- Phallosome : organe male de copulation, composé, en majeure partie, de l'aedéage, des hamuli, de la plaque pénienne et des endotendons.
- Plaque pénienne (= *lamina media*): lame verticale et basale de l'aedéage
- Prothorax : premier segment thoracique, fréquemment porteur d'une cténidie au bord postérieur du pronotum.
- Pseudoseta : expansion cuticulaire en forme de soie, mais non implantée dans une cupule sensorielle.
- Spinules marginales : épines de même origine que celles des cténidies mais considérées comme vestigiales, présentes en petit nombre sur le bord distal de certain segments thoraciques et abdominaux.
- Télomère : partie du tergite IX male articulée sur la face interne du basimère. Il forme la partie mobile de la pince copulatrice.

Annexe 2 – Protocole d'extraction ADN

1. Allumer le bain - marie 30 minutes à l'avance : Température : 65 °C
2. Réchauffer le tampon de lyse à 65 °C avant utilisation pour re solubiliser le SDS. Ajouter 19µl de solution de protéinase K pour 2,5 ml de tampon de lyse (concentration finale de 25 µg/ml)
3. Placer une puce (ou trois pattes) dans un tube TREFF stérile de 1.5 ml, numeroté et contenant 50 µl de tampon
4. Broyer la puce avec un piston parfaitement propre jusqu'à broyage complet. Rincer ensuite le piston avec 50 µl de tampon
5. Incuber le broyat pendant 30 minutes à 65 °C dans le bain - marie pour dénaturer les DNAses et pour libérer les ADN
6. Ajouter 13 µl d'acétate de potassium 8M, (1 M final). Vortexer.
7. Incuber dans de la glace pendant 30 minutes pour précipiter les protéines et la cuticule.
8. Centrifuger (4 °C) à 14000 tours/minute pendant 15 minutes
9. Après centrifugation, retirer le surnageant que l'on place dans un autre tube TREFF stérile de 1.5 ml numéroté. Changer de pointe à chaque puce. (Attention ! ne pas décrocher le culot, si c'est le cas centrifuger de nouveau).
10. Ajouter 200 µl d'éthanol 100 % à – 20 °C. Mélanger bien. Laisser incuber le mélange à la température ambiante pendant 5 minutes au moins (le DNA précipite au fond). *On peut stocker le DNA tel quel à – 80 °C ou à – 20 °C pour une courte période.*
11. Centrifuger les tubes, 14000 tours/minute (4 °C) pendant 20 minutes pour obtenir un culot d'ADN (très peu visible).
12. Enlever soigneusement l'éthanol 100 % en évitant de jeter le culot : vider délicatement le tube ou pipeter de côté opposé au culot. Dans ce cas bien changer la pointe à chaque moustique.
13. Rincer délicatement le culot avec 200 µl d'éthanol à 70 %. Verser délicatement l'éthanol (ou en pipetant délicatement). Prendre soin de ne pas verser le culot (ne pas centrifuger)
14. Sécher le culot à l'air libre pendant environ 1 heure
15. Reconstituer le culot dans 100 µl d'eau distillée stérile. Agiter doucement et laisser au réfrigérateur à 4 °C au moins pendant 12 heures.
16. Faire la PCR ou congeler le plus froid possible (- 80 °C ou même à – 20 °C).

NB : Etapes 12 et 13 : Utiliser un papier - filtre pour aspirer l'éthanol sur le bord du tube

ANNEXE - 3 Alignement des séquences

- Gène rARN 16S des 14 spécimens.

```
             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                 5          15         25         35         45         55
Xnubica      TTATGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Xcheopis     ATTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCATT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Sfonquerni   TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAAGGA
Tsaractenu   ATTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Pvaucelire   TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTT-AA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Prouxi       TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Ppauliani    TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Praxworthy   TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
PrandrianS   TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Pgoodmani    TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCANN AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Prandriani   TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATATTCAAT AGTTTTTTAA TTGAAAGCTG GAATGAATGA
Pratovonja   TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTTTTAA TTAGAAGCTG GAATGAATGA
Leptosegni   TTTTAACTGT GCAAAGGTAG CATAATAAAT AGTTTCTTAA TTAGCAGCTG GAATGAATGA
Pduplantie   TTTTGACTGT GCAAAGGTAG CATAATCAAT AGTTTCTTAA TTAGAAGCTG GAATGAATGA

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                 65         75         85         95        105        115
Xnubica      TTGAATGAAA TATTAACTGT CTATATTTTA TTGA---TTT AGAATTTAAT TTTTGTGTTA
Xcheopis     TTGGATGAAA TATTTACTGT CTTTATTTAA ATGA---TTT AGAATTTAAT TTTTATGTTA
Sfonquerni   TTGGATGAAA TAAAATCTGT CTTTATTTAA ATGT---ATT AAAATTTAAT TTTTATGTTA
Tsaractenu   TTGAATGAAA TATTAACTGT CTTAATAAAA TTGT---TAT AGAATTTAAT TTTTATGTTA
Pvaucelire   TTGAATGAAA TTTTTACTGT CTTATTTAAA TTGT---TGT AGAATTTAAT TTTTAAGTTA
Prouxi       TTGAATGAAA TTTTTACTGT CTTATTTAAA TTGT---TGT AGAATTTAAT TTTTAAGTTA
Ppauliani    TTGAATGAAA TTTTTACTGT CTTATTTAAA TTGT---TGT AGAATTTAAT TTTTAAGTTA
Praxworthy   TTGAATGAAA TTTTTACTGT CTTATTTAAA TTGT---TGT AGAATTTAAT TTTTAAGTTA
PrandrianS   TTGAATGAAA TTTTTACTGT CTTATTTAAA TTGT---TAT AGAATTTAAT TTTTAAGTGA
Pgoodmani    TTGAATGAAA TTTTTTCTGT CTTATTTAAA TTGT---TGT AGAATTTAAT TTTTAAGTTA
Prandriani   TTGAATGAAA TTTTTACTGT CTTATTAAAA TTGT---AGT AGAATTTAAT TTTTAAGTTA
Pratovonja   TTGAATGAAA TTTTTACTGT CTTATTTGAA TTGT---TAT AGAATTTAAT TTTTAAGTTA
Leptosegni   TTGAATGAGA TTTTTTCTGT CTTTTTTAAA TTGT---TAT TGAATTTAAT TTTTAAGTTA
Pduplantie   TTGAATGAAA TATTAACTGT CTAAATTTAA TTGT---TAT AGAAATTAAT TTTTAAGTTA

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                125        135        145        155        165        175
Xnubica      AAAAGCATAA ATTTATTTAA AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTTATAT AATTAATATA
Xcheopis     AAAAGCATAA ATATTTTTAA AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTTATAT A-TAAATTTA
Sfonquerni   AAAAGCATAA ATATTTTTAA AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTTATAT T-TAAAAAT-
Tsaractenu   AAAAGCGTAA ATATTATTAA AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGTTTTATAT A-TAAATATA
Pvaucelire   AAAAGCTTAA ATTTAATTAG AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-TAGTTTTA
Prouxi       AAAAGCTTAA ATTTAATTAG AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-TAGTTTTA
Ppauliani    AAAAGCTTAA ATTTAATTAG AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-CAGTTTTA
Praxworthy   AAAAGCTTAA ATTTAATTAG AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-TAGTTTTA
PrandrianS   AAAAGCTTAA ATTTAATTAA AGGACAAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-TAATTTTA
```

```
Pgoodmani    AAAAGCTTAA ATATAATTAA AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-TAATTTTA
Prandriani   AAAAGCTTAA ATTAAATTAA AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-TAATTTTA
Pratovonja   AAAAGCTTAA ATGAGATTAA AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-TAATTTTA
Leptosegni   AAAAGCTTAA ATAATATTAA AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTTATAT T-AATTTTAA
Pduplantie   AAAAGCTTAA ATAATATTAG AGGACGAGAA GACCCTTTAA AGCTTAATAT T-TAAATATA

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                185        195        205        215        225        235
Xnubica      TTATAGTT-T AATAATAAAA ATTTAATTAA G-TATATTGA --TATATTTT ATTGGGGTGA
Xcheopis     TAATATTTAT ATTAAAGGAA AATTAATTAT TATATATTTA --TATATTTT ATTGGGGTGA
Sfonquerni   TTATAGTTAT TATATAGAAG ATTATATTAA TATAAGTTTA --AATATTTT ATTGGGGTGA
Tsaractenu   GATTAATTTT AAGAAT-ATT ATTAAATTTA TTTATATTAA --TATATTTT ATTGGGGTGA
Pvaucelire   ATATAAAATT TA-AAGAAAA AT-ATTTTTG TTTAAAATAA --TATATTTT ATTGGGGTGA
Prouxi       ATATAAAATT TA-AAGAAAA AT-ATTTTTG TTTAAAATAA --TATATTTT ATTGGGGCGA
Ppauliani    ATATAAAATT TA-AAGAAAA AT-ATTTTTG TATAAAATAA --TATATTTT ATTGGGGTGA
Praxworthy   ATATAAAATT TA-AAGAAAA AT-ATTTTTG TTTAAGATAA --TATATTTT ATTGGGGTGA
PrandrianS   GTATAAAAGT TA-AAGAAGA AT-GGTTTTG TTTAAAATAA --TGTATTTT ATTGGGGTGA
Pgoodmani    ATATAAAGAT TA-AAGTTAA AT-ATTTTTA TTTAATATAA --TATATTTT ATTGGGGTGA
Prandriani   ATATAAAAAA AATAAGAAAA AT-ATTTTTA TTTAAGGTGA --GATATTTT ATTGGGGTGA
Pratovonja   TTATAAAAAT TA-AAGAAAA AT-ATTTTTA TTTAAAAGAA --TATATTTT ATTGGGGTGA
Leptosegni   ATTATAAAAT TATAAGTAAA TT-TATTTTA TTTTTAAAGT --AATATTTT ATTGGGGTGA
Pduplantie   GTTAATTTAT AA-AAGAATA AT-ATTATTA ATTATATGCT --AATATTTT ATTGGGGTGA

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                245        255        265        275        285        295
Xnubica      TAGGAAAATT TATTAAACTT TTTTTATAT- -TTAAA-CAT TGATTTATGA TTATTTGATC
Xcheopis     TAGAAAAATT TATTAAACTT TTTTTAAAT- -ATTAA-CAT TAATAAATGA ATTTATGATC
Sfonquerni   TAGGAAAATA AAATAAACTT TTTTTTTAA- -AAAAAACAA TAATTTATGA ATAATTGATC
Tsaractenu   TAGGAAAATT TATAAAACTT TTTTTTTAT- -TAAAA-CAT AAATAATTGA ATAATTGATC
Pvaucelire   TAGGAAAATT TGTTTAACTT TTTTT--AA- AAATAAACAT GAATTAATGA ATAATTGATC
Prouxi       TAGGAAAATT TGTTTAACTT TTTTTTTAA- AAATAAACAT GAATTAATGA ATAATTGATC
Ppauliani    TAGGAAAATT TGTTTAACTT TTTTTA-AA- AAATAAACAT GAATTAATGA ATAATTGATC
Praxworthy   TAGGAAAATT TGTTTAACTT TTTTTA-AA- AAATAAACAT GAATTAATGA ATAATTGATC
PrandrianS   TAGGAAAATT TAATTAACTT TTTTTT-AA- TAATTAACAT AAATAAATGA ATTATTGATC
Pgoodmani    TAGGAAAATT TACTTAACTT TTTTT--AA- AAATTAACAT TAATTAATGA ATAATTGATC
Prandriani   TAGGAAAATT TATTTAACTT TTTTTGAAAT AAATAAACAT GAATTAATGA TTAAATGATC
Pratovonja   TAGGAAAATT TATTTAACTT TTTTT--AA- AGATGAACAT TAATTAATGA ATATTTGATC
Leptosegni   TAGGAAAATT TATTGAACTT TTTTTTTAGT AAAT-AACAT TGATTAATGA TTTTATGATC
Pduplantie   TAGGAAAATT TATTAAACTT TTTTT--AAA AATTTAACAT AAATTAATGA ATAATTGATC

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                305        315        325        335        345        355
Xnubica      TATAATTTAT GATAAAAAGA ATAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA ATTTTTTAGA
Xcheopis     TATAATTTAT GATAAAAAGA ATAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATG ATTTTTTAGA
Sfonquerni   CATAATTTAT GATTAAAAGA ATAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA GTTTTTAAGA
Tsaractenu   CATAAATTAT GATTAAAAGA TTAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATT ATTTTTGAGA
Pvaucelire   CATTAATAAT GATTAAAAGA TCAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAAAGA
Prouxi       CATTAATAAT GATTAAAAGA TCAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAAAGA
Ppauliani    CATTAATAAT GATTAAAAGA TCAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAAAGA
Praxworthy   CATTAATAAT GATTAAAAGA TCAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAAAGA
```

```
PrandrianS   CATTAATAAT GATTAAAAGA TTAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAAAGA
Pgoodmani    CATTAATAGT GATTAAAAGA TCAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAAAGA
Prandriani   CATTATTAGT GATTAAAAGA TTAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAGAGA
Pratovonja   CATTAATAGT GATTAGAAGA TTAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAGAGA
Leptosegni   CATTTTTAAT GATTAAAAGA ATAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTGGAGA
Pduplantie   CATTTTTAAT GATTAAAAGA TTAAGTTACT TAAGGGATAA CAGCGTAATA TTTTTAGAGA

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|.
                365        375        385        395
Xnubica      GAACTTATCG ACAAAATAGA TTGCGACCTC GATGTT
Xcheopis     GAACTTATCG ACAAAATAGA TTGCGACCTC GATGTT
Sfonquerni   GAACATATCG ACAAAATTGA TTGCGACCTC GATGTT
Tsaractenu   GAACATATCG ACAAAATAGA TTGCGACCTC GATGTT
Pvaucelire   GAACTTATCG ATAAAAAAGT TTGCGACCTC GATGTT
Prouxi       GAACTTATCG ATAAAAAAGT TTGCGACCTC GATGTT
Ppauliani    GAACTTATCG ATAAAAAAGT TTGCGACCTC GATGTT
Praxworthy   GAACTTATCG ATAAAAAAGT TTGCGACCTC GATGTT
PrandrianS   GAACTTATCG ATAAAAAAGT TTGCGACCTC GATGTT
Pgoodmani    GAACTTATCG AAAAGAAAGT TTGCGACCTC GATGTT
Prandriani   GAACTTATCG ATAAAAAAGT TTGCGACCTC GATGTT
Pratovonja   GAACTTATCA ATAAAAAAGT TTGCGACCTC GATGTT
Leptosegni   GTTCTTATTA ATAAAAAAGT TTGCGACCTC AATGTT
Pduplantie   GAACTTATCG ATAAAAGAGA TTGCGACCTC GATG--
```

- Boucle D3 du gène rARN 28S des 15 spécimens de Leptopsyllinae de Madagascar.

```
             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                 5          15         25         35         45         55
P. duplantie CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCGAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
P. juliamari CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCGAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
P. ratovonja CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATT ACAAAACCTA
P. viettei   CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATT ACAAAACCTA
P. petiti    CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATT ACAAAACCTA
P. grandidie CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
P. pauliani  CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
P. rouxi     CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
P. vauceli   CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
P. goodmani  CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATT ACAAAACCTA
P. randriaC  CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
P. gemelli   CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
P. randriaN  CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAAAC ACAAAACCTA
L. segnis    CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
T. rodhaini  CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAAAC ACAAAACCTA
Clustal Co   ********** ********** ********** ***** **** ********   **********

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                 65         75         85         95        105        115
```

```
P. duplantie AAGGCGCAAT GAAAGTGAAG GTTAGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT TCGCGCCGTC
P. juliamari AAGGCGCAAT GAAAGTGAAG GTTAGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT TCGCGCCGTC
P. ratovonja AAGGCGCAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGACAGT TCGTGCT---
P. viettei   AAGGCGCAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGACAGT TCGTGCT---
P. petiti    AAGGCGCAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GTGAACTGAG GGATGACAGT TCGTGCT---
P. grandidie AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT GTGTGCC---
P. pauliani  AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT GTGTGCC---
P. rouxi     AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT GTGTGCC---
P. vauceli   AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT GTGTGCC---
P. goodmani  AAGGCGCAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT CTGTGCC---
P. randriaC  AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT GCGCGCC---
P. gemelli   AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT GCGCGCC---
P. randriaN  AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GCGAACTGAG GGATGATGGT GCGCGCC---
L. segnis    AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GTGGACTGAG GGATGATGGT TA--GCATT-
T. rodhaini  AAGGCGTAAT GAAAGTGAAG GTTCGCTTAT GTGAACTGAG GGATGATGGT TTGTGCT---
Clustal Co   ****** *** ********** *** ****** * * ****** ******  **     **

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                125        135        145        155        165        175
P. duplantie AAAAGCGCGA ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT CGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. juliamari AAAAGCGCGA ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT CGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. ratovonja -ATGGCGCGG ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. viettei   -ATGGCGCGG ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. petiti    -ATGGCGCGG ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. grandidie -ACGGCACGC ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. pauliani  -ACGGCACGC ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. rouxi     -ACGGCACGC ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. vauceli   -ACGGCACGC ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. goodmani  -ACGGCACGG ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. randriaC  -ACGGCGCGC ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. gemelli   -ACGGCGCGC ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
P. randriaN  -ACGGCGCGC GCTCGCAATC CCGGGGCGTC TCATTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
L. segnis    -ACGGTGCAA ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCACTCTCTT TGAGAAGAGG CGCACCCAGA
T. rodhaini  -ATGGGACAA ACTCGCAATC CCGGGGCGTC TCACTCTCAT TGAGACGAGG CGCACCCAGA
Clustal Co    *  *  *    ********* ********** *** **** *  **** **** **********

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                185        195        205        215        225        235
P. duplantie GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. juliamari GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. ratovonja GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. viettei   GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. petiti    GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. grandidie GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. pauliani  GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. rouxi     GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. vauceli   GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. goodmani  GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. randriaC  GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
P. gemelli   GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
```

```
P. randriaN  GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
L. segnis    GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
T. rodhaini  GCGTACACGC TGGGACCCGA AAGATGGTGA ACTATGCCTG GTCAGGTCGA AGTCAGGGGA
Clustal Co   ********** ********** ********** ********** ********** **********

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                245        255        265        275        285        295
P. duplantie AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. juliamari AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. ratovonja AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. viettei   AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. petiti    AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. grandidie AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. pauliani  AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. rouxi     AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. vauceli   AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. goodmani  AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. randriaC  AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. gemelli   AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
P. randriaN  AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
L. segnis    AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
T. rodhaini  AACCCTGATG GAGGACCGTA GCGATTCTGA CGTGCAAATC GATCGTCGGA ACTGGGTATA
Clustal Co   ********** ********** ********** ********** ********** **********

             ....|....| ....|
                305        315
P. duplantie GCGGCGAAAG ACTAA
P. juliamari GCGGCGAAAG ACTAA
P. ratovonja GCGGCGAAAG ACTAA
P. viettei   GCGGCGAAAG ACTAA
P. petiti    GCGGCGAAAG ACTAA
P. grandidie GCGGCGAAAG ACTAA
P. pauliani  GCGGCGAAAG ACTAA
P. rouxi     GCGGCGAAAG ACTAA
P. vauceli   GCGGCGAAAG ACTAA
P. goodmani  GCGGCGAAAG ACTAA
P. randriaC  GCGGCGAAAG ACTAA
P. gemelli   GCGGCGAAAG ACTAA
P. randriaN  GCGGCGAAAG ACTAA
L. segnis    GCGGCGAAAG ACTAA
T. rodhaini  GCGGCGAAAG ACTAA
Clustal Co   ********** *****
```

- boucle D3 du gène rARN 28S des 7 spécimens de Pulicidae de Madagascar.

```
             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                 5          15         25         35         45         55
S.estradei   CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCGAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
Ctenofelis   CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCGAGTC ATTGGGAAAT ACAAAACCTA
S.fonquern   CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCGAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
```

```
S.girardi    CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCGAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
X.nubica     CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGGATG TGCGCGAGTC ATTGGGAAAC ACGAAACCCA
X.brasilie   CTTGAAACAC GGACCAAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA
X.cheopis    CTTGAAACAC GGAC-AAGGA GTCTAGCATG TGCGCAAGTC ATTGGGAATC ACAAAACCTA

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                 65         75         85         95        105        115
S.estradei   -AAGGCGCAA TGAAAGTAAA GGTTCGCTTA AGCGAACTGA GGGATGATGG ACCGCATCTA
Ctenofelis   -AAGGCGCAA TGAAAGTAAA GGTTCGCTTA AGTGAACTGA GGGATGACGG ACCGCATCTA
S.fonquern   -AAGGCGCAA TGAAAGTAAA GGTTCGCTTA AGCGAACTGA GGGATGATGC ACCGCATCTG
S.girardi    -AAGGCGCAA TGAAAGTAAA GGTTCGCTTA AGCGAACTGA GGGATGATGC ACCGCATCTG
X.nubica     TAAGGCGCAA TGAAAGTGAA GGTTCGCTTA AGCGAACTGA GGGATGATGG AGCGCTTCCG
X.brasilie   -AAGGCGCAA TGAAAGTAAA GGTTCGCTTA AGCGAACTGA GGGATGATGG AGCGCGTCTG
X.cheopis    -AAGGCGCAA TGAAAGTAAA GGTTCGCTCA AGCGAACCGA GGGATGATGG TCCGCGTCCG

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                125        135        145        155        165        175
S.estradei   CGGATGCGTG CTCGCAATCC CGGGGCGTCT CGCTCTCATT GCGAGAAGAG GCGCACCCAG
Ctenofelis   CGGATGCGTG CTCGCAATCC CGGGGCGTCT CACTCTCATT GCGAGAAGAG GCGCACCCAG
S.fonquern   CGGATGCGTG CTCGCAATCC CGGGGCGTCT CACTCTCATT GCGAGAAGAG GCGCACCCAG
S.girardi    CGGATGCGTG CTCGCAATCC CGGGGCGTCT CACTCTCATT GCGAGAAGAG GCGCACCCAG
X.nubica     CGGAGGCGTT CTCGCAATCC CGGGGCGTCT CAATCTCATT GCGAGAAGAG GCGCACCAAG
X.brasilie   CGGACGCGTT CTCGCAATCC CGGGGCGTCT CACTCTCATT GCGAGAAGTG GCGCACCAAG
X.cheopis    AGGACGCGTG CCCGCAATCC CGGGGCGTCT CGTTCTCATT GCGAGAAGAG GCGCACCAAG

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                185        195        205        215        225        235
S.estradei   AGCGTACACG CTGGGACCCG AAAGATGGTG AACTATGCCT GGTCAGGTCG AAGTCAGGGG
Ctenofelis   AGCGTACACG CTGGGACCCG AAAGATGGTG AACTATGCCT GGTCAGGTCG AAGTCAGGGG
S.fonquern   AGCGTACACG CTGGGACCCG AAAGATGGTG AACTATGCCT GGTCAGGTCG AAGTCAGGGG
S.girardi    AGCGTACACG CTGGGACCCG AAAGATGGTG AACTATGCCT GGTCAGGTCG AAGTCAGGGG
X.nubica     AGCGTACACG CTGGGACCCG AAAGATGGTG AACTATGCCT GGTCAGGTCG AAGTCAGGGG
X.brasilie   AGCGTACACG CTGGGACCCG AAAGATGGTG AACTATGCCT GGTCAGGTCG AAGTCAGGGG
X.cheopis    AGCGTACACG CTGGGACCCG AAAGATGGTG AACTATGCCT GGTCAGGTCG AAGTCAGGGG

             ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
                245        255        265        275        285        295
S.estradei   AAACCCTGAT GGAGGACCGT AGCGATTCTG ACGTGCAAAT CGATCGTCGG AACTGGGTAT
Ctenofelis   AAACCCTGAT GGAGGACCGT AGCGATTCTG ACGTGCAAAT CGATCGTCGG AACTGGGTAT
S.fonquern   AAACCCTGAT GGAGGACCGT AGCGATTCTG ACGTGCAAAT CGATCGTCGG AACTGGGTAT
S.girardi    AAACCCTGAT GGAGGACCGT AGCGATTCTG ACGTGCAAAT CGATCGTCGG AACTGGGTAT
X.nubica     AAACCCTGAT GGAGGACCGT AGCGATTCTG ACGTGCAAAT CGATCGTCGG AACTGGGTAT
X.brasilie   AAACCCTGAT GGAGGACCGT AGCGATTCTG ACGTGCAAAT CGATCGTCGG AACTGGGTAT
X.cheopis    AAACCCTGAT GGAGGACCGT AGCGATTCTG ACGTGCAAAT CGATCGTCGG AACTGGGTAT

             ....|....| ....|.
                305        315
S.estradei   AGGGGCGAAA GACTAA
Ctenofelis   AGGGGCGAAA GACTAA
S.fonquern   AGGGGCGAAA GACTAA
```

```
S.girardi     AGGGGCGAAA GACTAA
X.nubica      AGGGGCGAAA GACTAA
X.brasilie    AGGGGCGAAA GACTAA
X.cheopis     AGGGGCGAAA GACTAA
```

Annexe 4 – Liste des rongeurs (Rodentia) et insectivores (Liopotyphla) de Madagascar

(d'après "*Natural history of Madagascar*" S.M. Goodman & Bensteadt J., Eds. The University of Chicago Press.), les espèces marquées * sont introduites.

Lipotyphla

- Tenrecidae
  - Geogalinae
    - *Geogale aurita*
  - Oryzorictinae
    - *Limnogale mergulus*
    - *Microgale brevicaudata*
    - *Microgale cowani*
    - *Microgale dobsoni*
    - *Microgale drouhardi*
    - *Microgale dryas*
    - *Microgale fotsifotsy*
    - *Microgale gracilis*
    - *Microgale gymnorhyncha*
    - *Microgale longicaudata*
    - *Microgale monticola*
    - *Microgale nasoloi*
    - *Microgale parvula*
    - *Microgale principula*
    - *Microgale pusilla*
    - *Microgale soricoides*
    - *Microgale taiva*
    - *Microgale talazaci*
    - *Microgale thomasi*
    - *Oryzorictes hova*
    - *Oryzorictes tetradactylus*
  - Tenrecinae
    - *Echinops telfairi*
    - *Hemicentetes semispinosus*
    - *Hemicentetes nigriceps*
    - *Setifer setosus*
    - *Tenrec ecaudatus*
- Soricidae
  - Crocidurinae
    - *Suncus madagascariensis*
    - **Suncus murinus*

Rodentia

- Muridae
  - Murinae
    - **Mus musculus*
    - **Rattus rattus*
    - **Rattus norvegicus*

Nesomyinae

Brachytarsomys albicauda
Brachytarsomys villosa
Brachyuromys betsileoensis
Brachyuromys ramirohitra
Eliurus ellermani
Eliurus grandidieri
Eliurus majori
Eliurus minor
Eliurus myoxinus
Eliurus penicillatus
Eliurus petteri
Eliurus tanala
Eliurus webbi
Gymnuromys roberti
Hypogeomys antimena
Macrotarsomys bastardi
Macrotarsomys ingens
Monticolomys koopmani
Nesomys audeberti
Nesomys lambertoni
Nesomys rufus
Voalavo gymnocaudus

Résumé :

Un important effort d'échantillonnage au niveau des forêts de Madagascar a permis la récolte d'un grand nombre de puces. Dix nouvelles espèces de Leptopsyllinae endémiques ont été décrites. Les données obtenues ont permis la rédaction d'un catalogue actualisé et d'une clef dichotomique d'identification illustrée. L'analyse multivariée de la distribution des puces dans les différents sites forestiers a montré une importance des facteurs abiotiques tels que la température et l'appartenance aux différents massifs et une liaison forte avec la biodiversité des mammifères. Une analyse morphologique a permis de définir les grandes lignes des liens d'ordre systématique parmi les Leptopsyllinae endémiques. Ces liaisons ont été confirmées par l'utilisation de marqueurs moléculaires d'ARN ribosomal et font proposer une hypothèse de spéciation, dans le genre *Paractenopsyllus*, liée aux évènements climatiques anciens. L'origine des Ceratophyllidae est discutée à la lumière de ces nouvelles données.

Summary:

Following considerable sampling in malagasy forests, ten new species of endemic fleas are described. Data allow us to build an up-to-date catalog and an illustrated identification key of the fleas of Madagascar. Multivariate analysis of fleas distributions among the forests sites show a strong influence of abiotic factors as temperature and a major linkage with mammal biodiversity. Analysis of morphological characters make us design the plan of the systematics of malagasy fleas, specially for the Leptopsyllinae sub-family. Nuclear and mitochondrial ribosomal RNA markers have been used for phylogeny. In accordance with morphological and ecological data, molecular trees show structuration of species of *Paractenopsyllus* genus with disjuncte mountains. Such a pattern may be explained by vicariance driven by ancient climatic events. At an upper and inter-continental level, our data make us propose the hypothesis of african origin for the Ceratophyllidae family.

Mots-clefs :

Biogéographie, Puces, Siphonaptera, Ceratophyllidae, Madagascar, Spéciation, Taxonomie.

Key-words :

Biogeography, fleas, Siphonaptera, Ceratophyllidae, Madagascar, Speciation, Taxonomy.