

Données écologiques et biologiques
sur *Synopsyllus fonquerniei* Wagner et Roubaud, 1932 (*Siphonaptera*),
puce du rat péri-domestique, dans la région de Tananarive

par

J.M. KLEIN*

Introduction

Synopsyllus fonquerniei Wag. et Roub., 1932 est une puce autochtone malgache, dont l'hôte primitif est très probablement le hérisson *Setifer setosus* Schr., 1777. En milieu rural sur les hauts plateaux et dans la plupart des régions forestières de l'île, elle s'est adaptée aux rats immigrés, *Rattus rattus alexandrinus* E. Geof., 1803 et *R.r. frugivorus* Raf., 1814 qui mènent dans ces milieux une vie parasitaire ou une vie sauvage.

Xenopsylla cheopis Roth., 1903 est actuellement la seule espèce pulicidienne qui soit reconnue vectrice de peste à Madagascar. Néanmoins, la liaison extrêmement étroite entre *S. fonquerniei* et le rat, tout particulièrement dans les milieux ou les régions dans lesquels *X. cheopis* est absente, justifie toutes les investigations scientifiques sur le rôle éventuel que cette puce endémique pourrait jouer dans la transmission de la peste et, en particulier, dans celle de la peste murine. Ses capacités pestigène et pestifère ont été reconnues expérimentalement par GIRARD (1942). Par ailleurs, BRYGOO et RAJENISON (1963) ont observé, dans une zone notoire d'endémie pesteuse, en l'occurrence dans un village forestier oriental près de Périnet, que *S. fonquerniei* se trouve être là, la seule puce parasitant le rat, aussi bien dans les habitations que dans les champs ou même la forêt. *X. cheopis* y est totalement absente, sur les rats comme à l'état libre. Ces auteurs concluent leur article en écrivant : "L'exclusivité détenue actuellement par *S. fonquerniei* dans cette région, rend absolument nécessaire une étude complète de sa biologie et de son comportement vis-à-vis du bacille de Yersin".

Dans ce travail, nous avons voulu apporter notre contribution à l'étude écologique et biologique de *S. fonquerniei*. Elle consiste en une série d'observations sur son biotope, le nid du rat péri-domestique et dans l'étude des variations, qui se manifestent au cours du cycle an-

* Maître de Recherches de l'O.R.S. T. O. M.

nel, dans la composition de sa population par groupes d'âge physiologique. Les résultats obtenus ne prendront toute leur signification que lorsqu'ils pourront être comparés avec ceux d'un travail analogue portant sur *X. cheopis*, qui sera mené dans des conditions analogues. Il ne nous a pas été possible matériellement de mener les deux études simultanément.

Nous examinerons successivement :

I - Les généralités

1. Données bibliographiques ;
2. La région étudiée ; relief, sol, végétation, climat ;
3. Le rat et ses terriers ;
4. La faune pulicidienne des terriers de rats ;
5. Techniques employées.

II - La détermination des groupes d'âge physiologique

1. Historique ;
2. La structure ovarienne et le cycle oocytaire ;
3. Les groupes d'âge physiologique.

III - Les variations saisonnières dans la population de *S. fonquerniei* des nids de rats péri-domestiques

1. Variations de fréquence ;
2. Variations d'abondance ;
3. Variations dans la sex-ratio ;
4. Variations dans la composition de la population, par groupes d'âge physiologique.

IV - L'infestation de *S. fonquerniei* par les Helminthes et son retentissement sur la fonction reproductrice

V - Discussion

I - GÉNÉRALITÉS

1. Données bibliographiques

KERGUISTEL (*in* GIRARD, 1935) a reconnu dès 1932, époque de la découverte de *S. fonquerniei* par FONQUERNIE sur les rats de Tananarive, que cette puce est plus fréquente sur les rats capturés à l'extérieur des habitations que sur ceux provenant de leur intérieur ; ces derniers rats, au moins dans les fortes agglomérations, sont presque exclusivement porteurs de *X. cheopis*.

GIRARD (1935 et 1942) a déterminé le biotope de *S. fonquerniei* en écrivant : "Elle pullule dans les terriers situés dans les talus et terrains vagues. Nous en avons dénombré 200 dans un seul trou de rat où la femelle avait édifié son nid. Aussi, par analogie, pensons-nous que les terriers de hérissons doivent également constituer des gîtes de *S. fonquerniei*." Le même auteur reconnaît, comme aire de répartition, l'ensemble des hauts plateaux malgaches et note les variations saisonnières d'abondance sur les rats, avec un maximum en septembre et un minimum en février. Quelques affirmations émises par GIRARD (1935 et 1942) ont été mises en doute ou infirmées par BRYGOO *et col.* (1962), en particulier l'hypothèse selon laquelle *S. fonquerniei* se serait abondamment multipliée et largement répandue grâce aux rats, à l'époque de sa découverte ; il en est de même de l'affirmation d'une association constante de *S. fonquerniei* et *X. cheopis*, ainsi que de celle concernant l'inexistence à Madagascar de région pesteuse dans laquelle *S. fonquerniei* serait abondante et prédominante.

En milieu urbain, la rareté de *S. fonquerniei* est mise en évidence par les enregistrements réguliers d'année en année des récoltes de puces de rats à Tananarive, qui figurent dans les Archives de l'Institut Pasteur de Madagascar. BRYGOO et RAJENISON (1959) donnent une analyse générale de cette faune pulicidienne ; l'indice d'abondance de *S. fonquerniei* y est de l'ordre de 0,03.

Dans les agglomérations rurales des hauts plateaux, *S. fonquerniei* et *X. cheopis* sont intimement associées dans la faune pulicidienne des rats. Ainsi, dans un village de l'Itasy, à une centaine de km à l'ouest de Tananarive, BRYGOO et RAJENISON (1960) ont constaté que l'importance relative de *S. fonquerniei* sur les rats, au sein d'une faune pulicidienne comprenant, en outre, *X. cheopis*, *Leptopsylla segnis* et *Echidnophaga gallinacea*, va en décroissant suivant que les captures de rats ont lieu dans les champs (76,9%), dans les porcheries (28,8%), dans les habitations (25%) ou dans les greniers (6,4%). L'importance relative de *X. cheopis* sur les rats capturés dans ces différents milieux, est respectivement de 3,2%, 1,9%, 21,1% et 25,1%. Dans les habitations de ce village, *S. fonquerniei* et *X. cheopis* ont, sur les rats, des fréquences et des abondances très voisines.

Par contre, dans une agglomération rurale du versant oriental, près de Périnet, à une altitude voisine de 800 m, les mêmes auteurs (BRYGOO et RAJENISON, 1963) constatent l'absence totale de *X. cheopis* ; toutes les puces récoltées sur les rats appartiennent à *S. fonquerniei*, aussi bien dans les habitations et dépendances (indice d'abondance, 0,2) que dans les champs ou les forêts (0,4).

A l'écart des habitations, aussi bien dans la steppe ou la forêt que dans les champs, *X. cheopis* est absente ou tout à fait exceptionnelle ; la faune pulicidienne des rats y est presque exclusivement représentée par *S. fonquerniei* et *S. estradei* Klein, 1964, associées ou non à *Dinopsyllus brachypecten* Smit, 1961.

La liste des hôtes habituels ou occasionnels de *S. fonquerniei* est déjà longue ; nous en faisons la revue dans un article faunistique et écologique sur les puces de Madagascar (KLEIN et UILENBERG, 1966).

L'agressivité de *S. fonquerniei* vis-à-vis de l'homme n'est pas encore clairement établie. GIRARD (1942) rapporte que F. ESTRADÉ et ses collaborateurs ont récolté 4 spécimens sur eux-mêmes, au cours de leur séjour dans les cases indigènes de l'Emyrne, sans toutefois en préciser l'agressivité ; ce nombre est faible comparé à celui des autres espèces récoltées à la même occasion et qui ont leur biotope dans les habitations, à savoir, 159 *Pulex irritans*, 64 *X. cheopis* et *Ctenocephalides felis strongylus*. LUMARET (1962) signale, sans commentaire, que *S. fonquerniei* pique l'homme. Nous pouvons témoigner, qu'au cours de ce travail, nous-même ainsi que notre assistant W. RAMBELOSON, avons été piqués plusieurs fois à la main et à l'avant-bras, lors des récoltes des litières de rats, en particulier en septembre et octobre, lorsque les puces nouvelles écloses sont nombreuses, à l'affût d'un hôte.

Enfin, l'existence de *S. fonquerniei* à l'état libre dans les habitations a été prouvée par ESTRADÉ (in GIRARD, 1942), en Emyrne, où cet auteur a pu en récolter 31 dans 98 maisons examinées, en association avec 1564 *X. cheopis* grâce au piège qu'il a mis au point (ESTRADÉ, 1934).

2. La région étudiée (relief, sol, végétation, climat)

La région étudiée est une plaine des hauts plateaux malgaches, située à une altitude d'environ 1250 m. Autour de Tananarive, elle s'étend très largement, principalement à l'ouest et au sud de la ville, où les cours d'eau Ikopa et Sisaony irriguent d'immenses rizières. Les surfaces irriguées, à pourtour complexe, sont isolées par des collines qui les dominent rarement de plus de 100 m. C'est dans ces secteurs de la vallée, dans un rayon de 10 km environ

autour de la ville, que nous avons mené notre étude, grâce à la facilité relative d'y découvrir des terriers de rats en nombre suffisant, mois après mois.

On distingue 3 étages topographiques, dans cette plaine :

a - la rizière. Le sol y est de nature alluvionnaire, provenant de l'érosion des sols latéritiques des collines. La rizière reste asséchée depuis la moisson, en avril, jusqu'au début de la saison des pluies, en fin octobre.

b - les cultures sèches. Au pied des collines, épousant le contour complexe des rizières, une zone en pente ou en terrasses est occupée par les cultures maraîchères ou fruitières. Par endroits, elle s'étend plus largement, en vastes champs de manioc, de canne à sucre, de patates douces ou d'ananas. Bien souvent, par contre, cet étage moyen est constitué uniquement par la tranche verticale de terrain, de couleur rosée ou rougeâtre, quelquefois de plusieurs mètres de haut, qui forme la limite franche entre la rizière fertile et la colline latéritique et inculte.

En bordure des champs, le long des chemins, des digues et des rizières, partout le goyavier pousse en arbustes ou en buissons, associé aux agaves et aloès ; cette végétation de bordure, tout comme les cultures elles-mêmes, joue un grand rôle dans l'écologie du rat péridomestique, qui a cet étage pour domaine.

c - les collines. Le sol latéritique est recouvert d'une steppe à graminées en touffes épaisses. Les arbres d'eucalyptus sont isolés par-ci par-là ou bien forment de petits bois. Près des sommets, quelques blocs rocheux émergent du sol, témoignant de l'existence d'un socle granitique que l'érosion très active a mis à nu. Quelques ravines anfractueuses, nommées *lavaka*, à flanc de colline, tranchent par leur couleur rougeâtre et donnent au paysage son aspect caractéristique. Sur les collines, se dressent les villages en agglomérations denses ; mais, par ailleurs, de nombreuses habitations sont isolées, éparpillées dans la brousse, entourées de manguiers, de goyaviers et d'aloès.

Le climat tropical et d'altitude de la région de Tananarive est caractérisé par une saison chaude et humide (de novembre à mars), à pluies de caractère orageux et par une saison fraîche et sèche, tempérée par des pluies fines (d'avril à octobre). Les pluies totalisent approximativement une hauteur d'eau de 1400 mm. L'hygrométrie moyenne annuelle de l'air est de 69,3% ; le minimum se situe en octobre avec 61,4% et le maximum en janvier, avec 78,1% d'humidité relative.

Dans les terriers, l'humidité relative est toujours à saturation ou bien en est très proche.

Les températures moyennes oscillent entre un minimum de 13,9°C en juillet et un maximum de 20,8° en décembre. Le minimum absolu est de 3,6° en juin et le maximum absolu de 29,3° en septembre. Les températures du sol, enregistrées au niveau des nids dans les terriers, à une profondeur moyenne de 25 cm, varient selon la nature et l'exposition des terrains ; les températures moyennes oscillent entre 16° en juillet et 23° en décembre et sont ainsi toujours supérieures de 1 à 4° aux températures moyennes de l'air. Nos données climatologiques figurent au tableau 1 et sur la figure 9. Pour tout ce qui concerne les généralités et la zoogéographie de Madagascar, on consultera l'ouvrage de PAULIAN (1961).

3. Le rat et ses terriers

Le rat noir, qui occupe les hauts plateaux malgaches, est représenté, dans la majorité des cas, sur le terrain qui nous intéresse, par sa variété à ventre blanc, *Rattus rattus frugivorus* Raf., 1814. La variété à ventre gris, qui coexiste avec la précédente, est considérée par les auteurs, comme *R. r. alexandrinus* Geofr., 1803, en particulier par GIRARD et LEGENDRE (1925) et PETIT (1934) mais déterminée comme *R. r. rufescens* Gray, 1837, par SCHWARZ (1960).

Au cours de cette étude, nous avons examiné 412 terriers-nids de rats péri-domestiques, soit en moyenne 34 par mois. Parmi eux, 183 - c'est-à-dire 44,4% - ont été découverts sur le pourtour immédiat de la rizière, dont plus de la moitié (111), au cours des mois de moissons, de mars à juin. Ce pourtour, souvent en tranche de terrain verticale, est généralement inaccessible en période d'irrigation et échappe ainsi à nos investigations, de décembre à mars. 135 autres terriers, soit 32,7%, étaient localisés autour des cultures sèches, principalement de manioc. Enfin, 94 terriers, soit 22,8%, ont été trouvés dans les parois de fossés, dans des buttes incultes couvertes d'agaves et de goyaviers ou en bordure des ruisseaux, plus ou moins à l'écart des cultures. Ainsi, la localisation des terriers-nids de rats péri-domestiques est en liaison étroite avec les cultures de riz et de manioc, dans une proportion de 70,7% ou avec les fruits sauvages, principalement les goyaves, dans une proportion de 29,3%. Le manioc est présent dans les champs et consommé par les rats péri-domestiques durant toute l'année, le riz de mars à juin et les goyaves de mars à novembre.

L'importance de la migration des rats du milieu domestique vers les champs et celle des rats péri-domestiques établis dans les cultures sèches vers la rizière, lors du murissement du riz et des moissons, en mars et avril, et inversement lors de la saison froide, reste à être étudiée.

Les terriers de rats sont de structure simple et s'ouvrent toujours sur une paroi verticale ou en pente formant bordure d'une dépression de terrain. Ils comprennent 1 à 3 orifices, une galerie horizontale de 10 à 50 cm de long et une petite chambre de 10 à 15 cm de diamètre, plus ou moins remplie de litière. Celle-ci est constituée de paille de riz, de foin, de feuilles vertes ou mortes, principalement de goyaviers, ou encore de papiers, de chiffons ou de résidus divers finement grignotés. L'état de la litière est un bon indice de l'âge du terrier et de son degré d'utilisation. Il n'est pas rare d'y découvrir, parmi les résidus de toute sorte, des crânes ou des fragments de squelettes de rats ou des touffes de leur fourrure ; en cas de traitement raticide, on y trouve des cadavres entiers.

En l'absence d'hôte ou de puces récemment nourries, le meilleur indice de l'occupation du nid est fourni par l'existence d'une faune biocénétique particulière où les petits acariens mésostigmatés (*Macrochelidae*) sont dominants. Dans la litière habitée, ces petits acariens pullulent ; dans la litière abandonnée, par contre, ils sont absents ou rares alors que les collembolles, les pseudo-scorpions, les cloportes, fourmis et araignées sont nombreux. Dans ce biotope, on remarque toujours l'absence de larves carnassières de Coléoptères, qui, dans d'autres faunes, constituent les principaux prédateurs des larves de puces.

Les nids abandonnés et dégradés sont encore fréquentés pendant des années par les rats en exploration ; les vieux terriers servent de magasins à manioc, de couloir de passage ou de lieux de consommation. Sur des sites particulièrement favorables à la vie du rat, par la proximité et l'abondance des sources alimentaires, par le relief du terrain, une irrigation continue et une couverture de goyaviers, de grands ensembles de terriers se maintiennent d'année en année. Ils sont habités en permanence même si les nids individuels ne servent que pour une période de reproduction, puis sont abandonnés. Certaines entrées sont élargies en petites grottes par l'activité des rats, mais aussi par le creusement des chiens qui y flairent une nichée. Le long d'un tel ensemble de terriers, les pistes de rats sont creusées en gouttière par un très long usage ; les résidus de consommations alimentaires les jonchent de place en place.

L'activité de fouissement des rats est très faible ; les déblais de terre, aux entrées de terriers, sont peu apparents ou inexistantes. Au cours de la saison sèche, les nids nouveaux sont quelquefois installés en surface, dans une entrée élargie d'un ancien terrier, derrière un pied de goyavier ou sous les agaves, sous des amas de résidus de maïs ou encore simplement entre les touffes de graminées dans un petit creux de terrain.

L'hôte n'a été rencontré au terrier, lors de nos creusements, que dans 16,5% des cas. De plus, 12 nichées de nouveau-nés ont été découvertes, à savoir, une seule au cours de chacun des mois d'octobre, décembre et janvier, comprenant respectivement 1, 3 et 4 nouveau-nés ; 2 nichées en mars, comprenant 7 à 10 nouveau-nés, 4 autres en avril et 3 en mai, compre-

nant de 3 à 11 nouveau-nés, en moyenne 7. Aucune nichée n'a été découverte au cours des mois de juin à septembre ainsi qu'en novembre et février. Les nouveau-nés sont souvent découverts fraîchement tués ou mutilés par de multiples morsures. Des nids contenant des subadultes ou jeunes rats ont été rencontrés de janvier à juin, en particulier 1 au cours de chacun des mois de janvier, février et juin, 2 en mars et 6 en mai ; ces jeunes sont au nombre de 2 à 9 par nid, en moyenne 4, 7.

Les nids de rats abandonnés sont souvent occupés par le hérisson *Setifer setosus* Schr. 17 nids contenant cet Insectivore, au nombre de 1 à 4, en moyenne 1, 6, ont été examinés au cours de nos prospections. Les litières contiennent *S. fonquerniei* à des taux de fréquence et d'abondance très comparables à ceux enregistrés pour les litières de rats.

Les terriers de *Mus musculus* L., qui ne sont pas rares à l'époque des moissons, dans les diguettes des rizières, sont reconnaissables au diamètre réduit de leurs galeries. Leurs litières contiennent une faune parasitaire identique à celle des rats.

4. La faune pulicidienne des terriers de rats

A l'intérieur des terriers, toute la faune pulicidienne se trouve localisée dans les litières ; les puces ne sont présentes dans les galeries que lorsque le terrier est abandonné par ses hôtes. Au cours de notre étude, qui porte sur 412 nids de rats, nous avons récolté 5 501 *S. fonquerniei* et 45 *X. cheopis*. 24 nids contenaient cette dernière espèce et parmi eux, 8 ont été rencontrés en avril, contenant 23 *X. cheopis*, c'est-à-dire la moitié de notre récolte annuelle de cette puce. Ce fait est à rapporter à la migration des rats domestiques vers la rizière à cette époque des moissons. Signalons encore que les récoltes de *X. cheopis* ne comprenaient pas de néonates, indication supplémentaire que l'espèce ne prospère pas dans le biotope constitué par le nid de rat péridomestique.

Leptopsylla segnis n'a été rencontrée qu'une seule fois au cours de cette étude, sur un rat capturé dans son terrier.

5. Techniques employées

La recherche des terriers-nids de rats ainsi que la récolte des litières et de leurs puces exigent un travail considérable. Nous y avons consacré, accompagné d'un assistant et d'un manoeuvre, les matinées de deux semaines par mois et quelquefois davantage. Il est souvent ardu de détecter le nid des hôtes parmi une multitude de terriers-abris, de terriers abandonnés ou de galeries de passage.

L'exploration des galeries et l'extraction des litières se font au moyen de la raclette de CHIRANOVITCH que nous avons figurée dans un travail précédent (KLEIN, 1963, fig. 1, H). La récolte des puces est faite au moyen de l'aspirateur à bouche à partir d'une cuvette à bords élevés dans laquelle on examine la litière touffe après touffe ; le substrat du fond de litière y est soigneusement tamisé à plusieurs reprises. Les tubes étiquetés, contenant les puces vivantes sont ramenés au laboratoire. Un jet d'alcool à 60° dans le tube à examiner, immobilise les puces et permet de les verser dans une coupelle que l'on recouvre pour éviter les fuites éventuelles. Avec un certain entraînement, on parvient à faire rapidement 3 à 5 dissections sur une même lame, dans une goutte d'eau salée à 7‰. On se sert de deux aiguilles à disséquer, à pointe mousse, que l'on appuie obliquement, l'une sur le thorax, l'autre sur l'extrémité postérieure de l'abdomen. Chez la femelle, on appuie cette dernière approximativement au niveau de T VII - S VII, en pratique, un peu en avant de la spermathèque. Une traction légère détache l'extrémité postérieure de l'abdomen, entraînant les ovaires, bien visibles sur fond noir. Pour éviter l'éclatement des ovaires ou la rupture des oviductes, lorsque les oocytes sont très volumineux, il convient d'enlever, au préalable, un volet de plusieurs tergites en

avant du niveau de traction postérieure. La dissection des mâles est rapide puisque l'aiguille appuyée au niveau des génitalia extrait aisément l'aedeagus et la plaque pénienne dont on constate l'état de sclérisation. Pour les deux sexes, on termine la dissection par l'examen du contenu intestinal et la recherche des Helminthes dans la cavité générale.

II - LA DÉTERMINATION DES GROUPES D'ÂGE PHYSIOLOGIQUE

1. Historique

IOFF (1941) est le premier à reconnaître que les puces néonates peuvent être déterminées grâce à la présence d'un méconium dans l'intestin, vestige de l'histolyse des tissus nymphaux.

En 1943 et 1944, il étudie la composition par âge, d'une population d'*Oropsylla silantiewi* Wag., 1898, puce des marmottes et des spermophiles en URSS asiatique ; il considérait le degré de pigmentation du tégument et l'usure de leurs ornements (cité par KULAKOVA, 1961). Plus tard, IOFF (1949), au cours de son étude sur les puces de Kirghizie, utilise le caractère fourni par l'absence de pigmentation de la spermathèque pour déterminer les jeunes femelles ; grâce à l'observation du degré de développement des ovaires, sans dissection, à travers les téguments, il détermine les autres âges physiologiques.

La même observation des ovaires par transparence à travers les téguments a permis à DARSKAIA (1955) de faire l'étude du cycle annuel de *Xenopsylla gerbilli caspica* Ioff, 1950, parasite de *Rhombomys opimus* Licht., 1823, dans le Priaral méridional et celui de *X. conformismis* Wag., puce des mérions en Azerbaïdjan (DARSKAIA *et col.*, 1962). Nous-même (KLEIN, 1963), avons pratiqué cette observation pour déterminer les périodes de reproduction de *Xenopsylla buxtoni* Jord., 1949 et de *Nosopsyllus iranensis* Ioff, 1934, puces des mérions au Kurdistan iranien.

Rappelons encore l'étude de JOVTII et PROKOPIEV (1958) sur le nombre de générations et la durée du cycle de reproduction chez *O. silantiewi* en Transbaïkalie, où cette puce est le principal vecteur de la peste ; ces auteurs ne se sont servi que des observations sur le degré de pigmentation des téguments, l'usure des ornements chitineux et la présence de méconium ou de sang dans l'intestin.

Dans une étude remarquable, PROKOPIEV (1958) s'est appliqué à utiliser, chez les puces, les méthodes de détermination des groupes d'âge physiologique telles qu'elles avaient été mises au point par BEKLEMISHEV et son équipe, à partir de 1940, sur d'autres insectes, en particulier les moustiques. Les méthodes utilisées chez ceux-ci ont été résumées par HAMON *et col.* (1961) et plus récemment par DETINOVA (1963).

L'étude de la structure et du cycle ovarien, chez les puces, a été reprise en détail par KUNITZKAIA (1960) ; cette étude constitue, comme chez les autres insectes, la base de la détermination des groupes d'âge physiologique et par conséquent, de la recherche des lois biologiques qui régissent les populations que nous étudions.

2. La structure ovarienne et le cycle oocytaire

Chacun des deux ovaires est constitué par une série d'ovarioles, qui sont réunis et fixés à la paroi dorsale par leurs filaments terminaux. Nous avons noté le nombre d'ovarioles, chez *S. fonquerniei*, au cours de 1306 dissections : 87,4% de femelles ont bilatéralement 4 ova-

rioles ; les variations mensuelles vont de 68,3 à 96,8%, sans valeur significative apparente. Dans 8,2% des cas, le nombre des ovarioles est, bilatéralement de 5 et dans 1,3% seulement, de 3 ; les cas d'asymétrie, 4 et 5 ou 3 et 4, ne représentent que 2,9% des cas.

Histologiquement, les ovaires de *S. fonquerniei* sont du type panoïstique, comme dans la plupart des genres de puces ; les cellules trophocytaires sont absentes.

Au sommet de l'ovariole, dans la chambre apicale, les oocytes sont de très petite taille et sont entassées irrégulièrement ; plus bas, ils sont disposés par deux, puis à la file. Un épithélium folliculaire s'édifie progressivement autour de la paroi propre des oocytes, issus de la chambre apicale. La vitellogenèse débute tardivement et accroît considérablement la taille des oocytes parvenus à la base de l'ovariole. Le plus évolué d'entre eux fait saillie dans la branche ovarienne de l'oviducte pair et acquiert sa maturité en étant revêtu d'un chorion, qui, selon CHVANVITCH (1949, cité par KUNITZKAIA, 1960), est secrété par l'épithélium folliculaire. Au niveau des oocytes les plus volumineux, on voit bien la tunique conjonctive qui forme la paroi de l'ovariole et qui se termine à l'apex par le filament terminal.

Avec KUNITZKAIA (1960), nous distinguons histologiquement six phases dans le cycle oocytaire :

- 1 — Les oocytes jeunes sont dans la chambre apicale ;
- 2 — Autour des oocytes, disposés en file, l'épithélium folliculaire apparaît, mais ses noyaux sont encore rares et isolés ;
- 3 — L'épithélium folliculaire recouvre l'oocyte en couche continue ;
- 4 — Le vitellus apparaît dans le cytoplasme de l'oocyte dont le noyau reste encore bien visible. L'épithélium folliculaire est alors constitué de cellules bien individualisées ;
- 5 — Le vitellus est abondant et recouvre totalement le noyau ;
- 6 — L'œuf mûr est recouvert d'un chorion et a déjà fait irruption hors de son follicule.

Alors que l'œuf progresse dans les voies génitales, le follicule vide, abandonné à la base de l'ovariole, se rétracte en une masse irrégulière, située au devant de l'oocyte le plus évolué ; c'est le corps relictuel, souvent mais improprement appelé corps jaune. Successivement tous les oocytes, arrivant à maturité, vont traverser ce corps relictuel et y adjoindre leur propre follicule vide. Au fur et à mesure de l'activité de ponte, le corps relictuel prend une coloration jaunâtre, puis franchement jaune, de plus en plus intense et sa masse se densifie progressivement.

Au niveau des voies génitales, oviductes impairs et pair, l'activité de ponte se manifeste par une intense opacification, bien apparente à première vue, lors de la dissection. Elle est due aux sécrétions de l'épithélium qui forme la couche interne de la paroi de ces voies. Les couches externe et moyenne sont respectivement conjonctive et musculaire. Grâce à cette dernière, les voies génitales sont animées de mouvements péristaltiques et sa tonicité leur donne un aspect dense et court, propre à la période d'activité gonique.

Les pontes sont fréquemment répétées et ne comprennent qu'un petit nombre d'œufs à la fois. Dans chaque ovariole, un seul oocyte arrive à maturation à la fois et ce processus n'est pas simultané dans tous les ovarioles de l'ovaire. Il n'y a pas de concordance trophogonique, comme chez les moustiques. Chez l'espèce qui nous intéresse, le rythme de croissance des oocytes tout comme la fréquence et l'abondance des pontes restent à être étudiés expérimentalement, en fonction des repas sanguins, de l'âge et des facteurs climatiques.

3. Les groupes d'âge physiologique

A. Chez les mâles

Nous distinguons 3 groupes d'âge physiologique chez les mâles, à savoir, les néonates, les jeunes et les âgés.

Chez les néonates, le tégument est jaune clair et l'estomac contient du méconium, le plus souvent verdâtre et clair. La plaque pénienne est parfaitement transparente. En l'absence d'hôte, le vieillissement chronologique provoque l'assombrissement du tégument et l'imbrication des segments les uns dans les autres. Les jeunes sont nourris ; leur estomac contient du sang. Le tégument est encore relativement clair et la plaque pénienne prend une teinte légère, jaunâtre. Chez les âgés enfin, la plaque pénienne a une teinte brunâtre à brun foncé, selon leur âge chronologique plus ou moins avancé.

B. Chez les femelles

Nous distinguons 5 groupes d'âge physiologique chez les femelles, à savoir, les néonates (I), les jeunes ou nullipares nourries (II), les unipares (III), les paucipares (IV) et les multipares (V).

Age I — Les néonates sont reconnaissables à leur tégument clair et à leur spermathèque transparente. L'estomac contient du méconium verdâtre. Les ovaires sont petits, presque transparents ; leurs ovarioles sont filiformes et contiennent des oocytes qui n'ont pas dépassé les deux ou trois premières phases du cycle oocytaire. Les oviductes sont étroits et transparents (fig. 1).

Dans des conditions écologiques favorables, cet âge physiologique ne dure qu'un ou deux jours ; en l'absence d'hôte, il peut atteindre un mois ou davantage. Dans ce cas, le tégument s'assombrit, les segments abdominaux s'imbriquent fortement les uns dans les autres, le méconium devient brunâtre et foncé, mais la spermathèque reste transparente et les ovaires toujours très petits.

Age II — Les nullipares ayant prélevé au moins un repas de sang ont un tégument déjà plus fortement pigmenté et une spermathèque déjà assombrie. Les ovaires ont augmenté de volume et les oocytes peuvent atteindre les phases 4 et 5 du cycle oocytaire. Les oviductes ont perdu leur transparence sans être encore totalement opaques (fig. 2). L'âge chronologique correspondant peut atteindre 2 à 4 jours dans de bonnes conditions écologiques.

Age III — Chez les femelles unipares, la bulga de la spermathèque est foncée ou déjà franchement noire. Chez les individus bien nourris, les ovaires sont volumineux ; les oocytes les plus évolués sont aux phases 5 et 6 du cycle oocytaire. A la base d'un ou de plusieurs ovarioles, on constate l'existence d'un follicule vide, blanc, encore peu rétracté. Les oviductes manifestent une grande tonicité et une activité sécrétrice intense ; ils sont larges et opaques, d'un gris sombre (fig. 3). Un ou plusieurs œufs mûrs peuvent être présents à leur intérieur.

L'âge chronologique correspondant, dans de bonnes conditions écologiques, est d'environ 3 à 6 jours. Non suffisamment nourries, ces femelles présentent des ovaires de taille relativement faible et les oocytes les plus évolués laissent voir leur noyau ; ils ne dépassent pas la phase 4 du cycle oocytaire. Les oviductes sont relativement clairs, faiblement chargés de sécrétions.

Age IV — Chez les femelles paucipares, on constate l'existence de corps relictuels d'un aspect jaune clair à la base des ovarioles ; ils sont suivis, dans un ou plusieurs ovarioles, par un follicule vide (fig. 4). Chez les individus bien nourris, les ovaires sont très volumineux et les oocytes les plus évolués sont aux phases 5 et 6 du cycle oocytaire. L'âge chronologique de ces femelles ayant vécu dans de bonnes conditions écologiques, est d'environ une à quatre semaines.

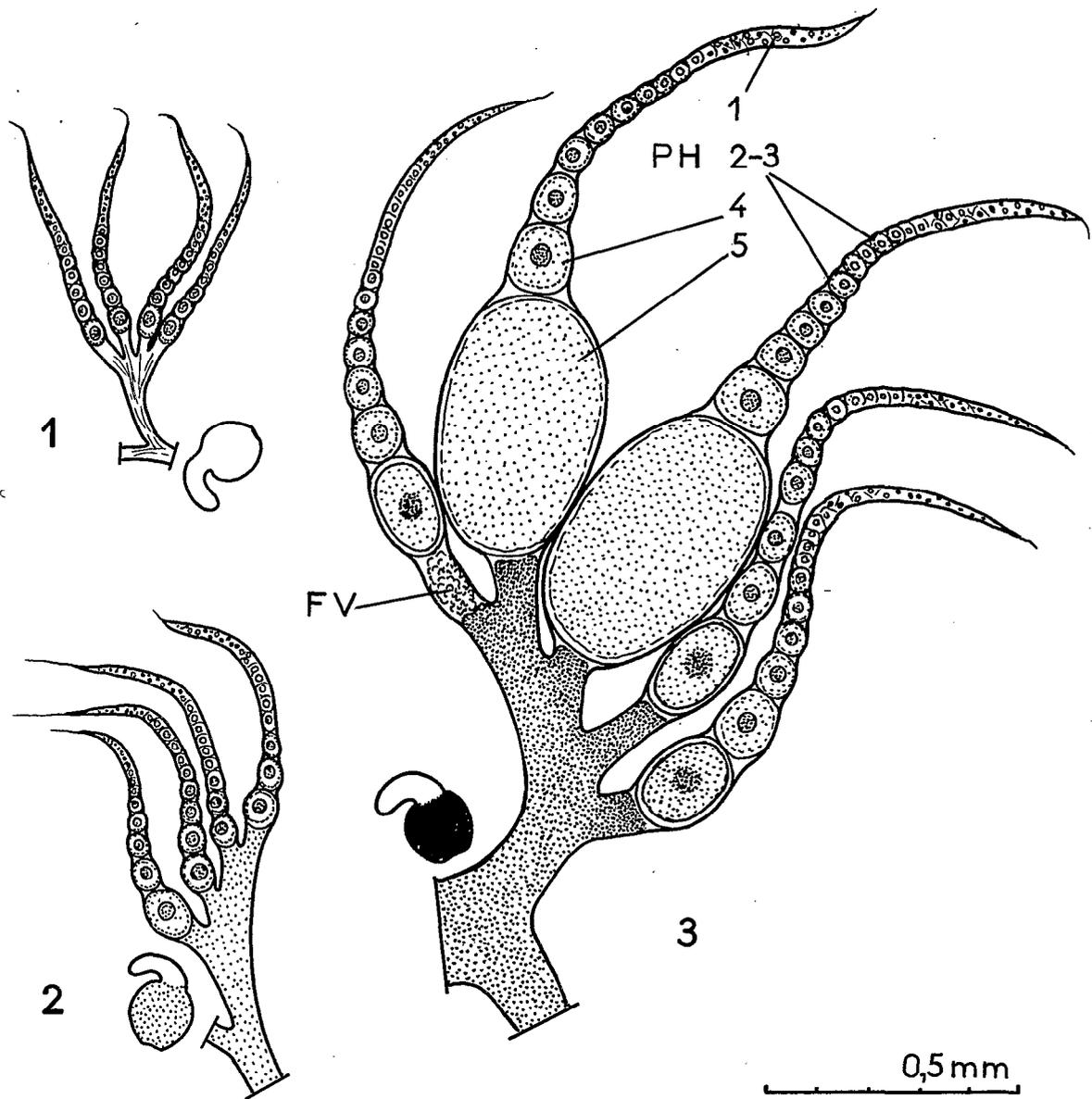


Fig. 1 à 3 — Tractus génital femelle de *S. fonquerniei*.

1. Age physiologique I (néonates). Ovaires petits, ovarioles filiformes, oocytes ne dépassant pas la phase 3 du cycle oocytaire ; oviductes et bulga de la spermathèque, transparents.

2. Age physiologique II (jeunes ou nullipares nourries). Ovaires et ovarioles plus développés ; oocytes atteignant les phases 4 et 5 ; oviductes plus larges, légèrement chargés de sécrétion ; bulga de la spermathèque assombrie.

3. Age physiologique III (unipares). Ovaires et ovarioles, très volumineux ; oviductes, larges et opaques ; bulga de la spermathèque, noire. PH 1 à 5 : phases 1 à 5 du cycle oocytaire. FV, follicule vide.

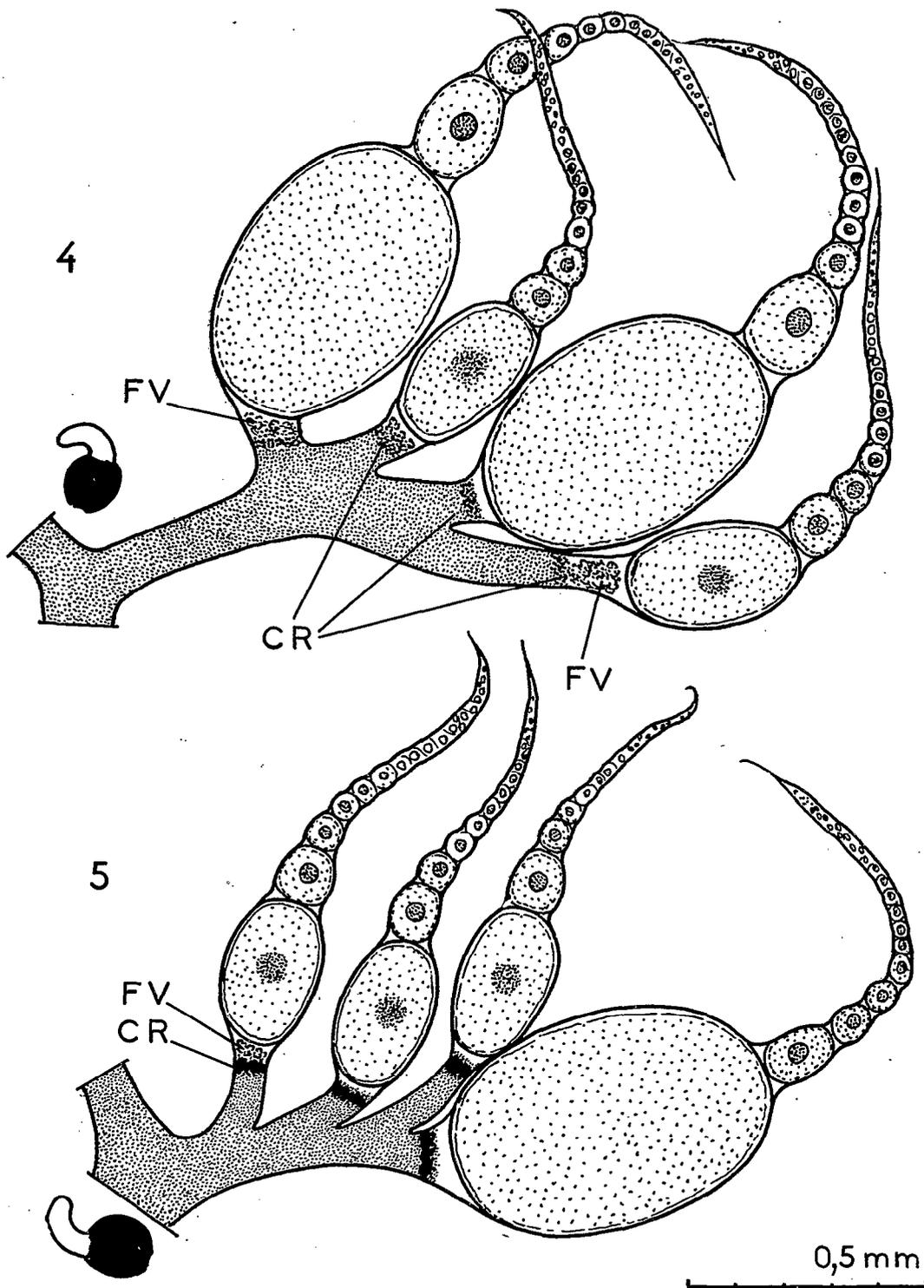


Fig. 4 et 5 — Tractus génital femelle de *S. fonquerniei*.

4. Age physiologique IV (paucipares). FV, follicule vide. CR, corps relictuel, encore peu dense et d'un jaune clair.

5. Age physiologique V (multipares). FV, follicule vide. CR, corps relictuel, dense et d'un jaune foncé.

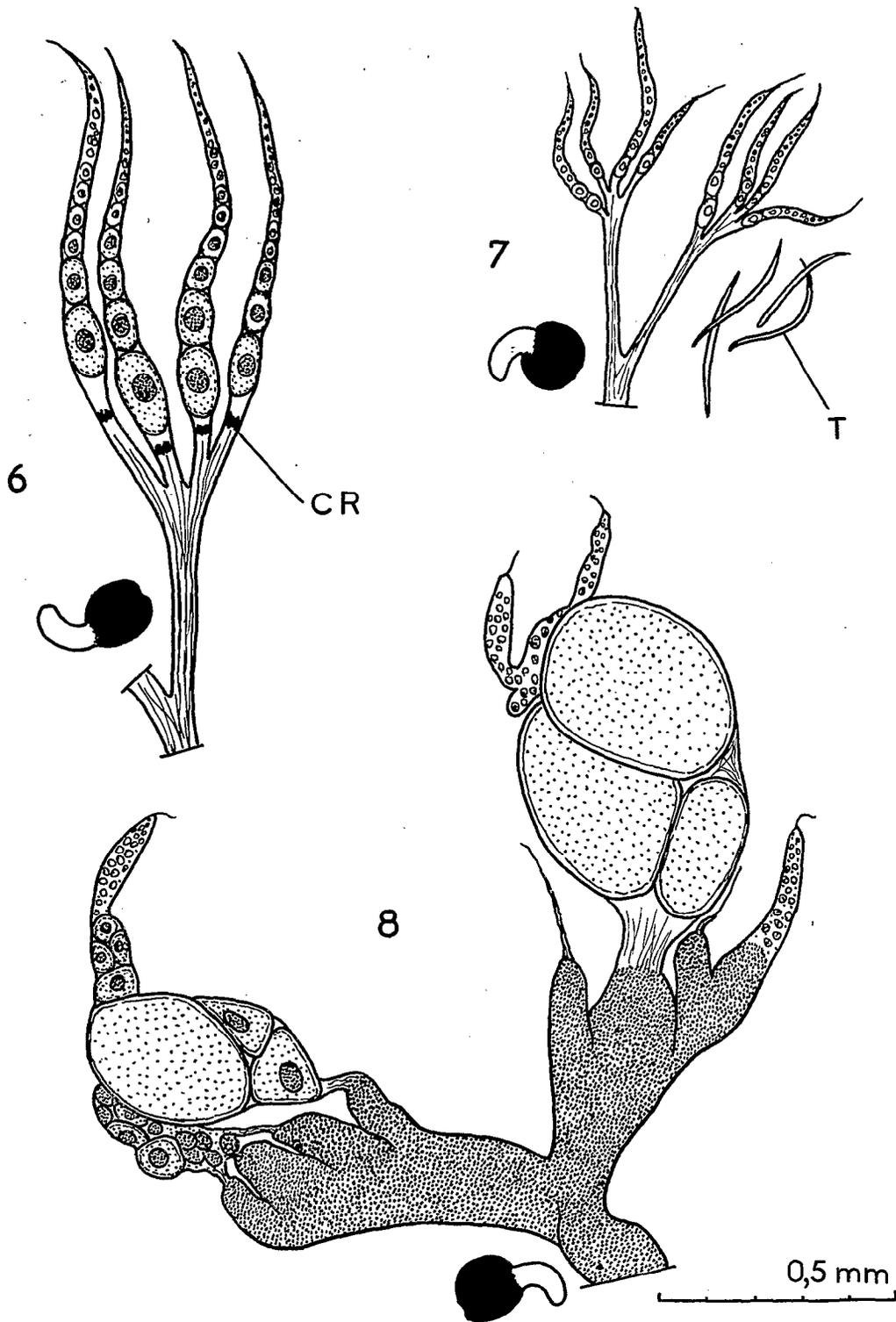


Fig. 6 à 8 — Tractus génital femelle de *S. fonquerniei*

6. Âge physiologique V. Arrêt du développement oocytaire dû à l'insuffisance alimentaire, à la présence de parasites internes ou à la perte de l'aptitude à la reproduction par vieillesse. Les oocytes ne dépassent pas la phase 4 du cycle oocytaire ; oviductes, sans sécrétions ni tonicité. CR, corps relictuels.

7. Groupe A (âgées, à ovaires atrophiés). Ovarioles atrophiés ; oocytes ne dépassant pas les phases 2 ou 3 ; oviductes dépourvus de sécrétions. T, larves de Tylenchides, présentes en grand nombre.

8. Groupe A (âgées, à ovaires atrophiés). Fusion des ovarioles entre eux, certains étant réduits à leur chambre apicale ou même au filament terminal. Les oocytes sont à toutes les phases du cycle oocytaire sauf à la phase 6, aucun œuf n'arrivant à maturation. Oviductes larges et très chargés de sécrétions. Aspect pathologique de cause indéterminée.

Age V — Chez les femelles multipares, les téguments sont généralement sombres et les soies sont plus ou moins dégradées. L'estomac est souvent distendu et occupe la plus grande partie de la cavité abdominale. Les ovaires, très volumineux chez les individus bien nourris, présentent un aspect identique à celui de l'âge précédent, mais les corps relictuels sont plus denses, d'un jaune plus ou moins foncé, formant quelquefois une bande opaque transversale à la base de tous les ovarioles (fig. 5). Cet aspect correspond à un âge chronologique supérieur à un mois et qui peut atteindre 4 ou 5 mois dans les conditions naturelles, rarement plus.

III. - LES VARIATIONS SAISONNIÈRES DANS LA POPULATION DE *Synopsyllus fonquerniei* DES NIDS DE RATS PÉRIDOMESTIQUES

1. Variations de fréquence (tableau 2)

La fréquence de *S. fonquerniei* dans les nids de rats varie de 70 à 100% au cours de l'année, à l'exception du mois de juillet, le plus froid, où elle n'atteint que 50%. Elle est notamment de 100% ou très proche de ce taux, d'octobre à janvier, c'est-à-dire au cours des quatre mois de printemps et de début d'été austral. Il en est de même de la fréquence des adultes néonates dans les nids ; elle est très élevée (33 à 56%) d'août à janvier et voisine de 10% au cours des autres mois, sauf en juillet où elle est pratiquement nulle.

Les larves, dont la présence n'a pu être constatée dans les litières que lorsqu'elles étaient relativement abondantes, se développent durant toute l'année ; elles ont été rencontrées dans le tiers des litières environ de juin à janvier, plus rarement au cours des autres mois, et sont particulièrement rares à la fin de la saison des pluies, en février et mars.

2. Variations d'abondance (tableau 2 et fig. 9)

L'indice d'abondance de *S. fonquerniei* est à son minimum en juillet (3,7 puces par nid), au moment où les températures sont les plus basses. La courbe représentative des indices mensuels est ensuite ascendante jusqu'en octobre (32,6 puces par nid), qui marque l'apogée des éclosions massives printannières. Elle est ensuite descendante jusqu'en janvier, puis s'effondre par suite de la forte mortalité due à l'excès d'humidité.

Il semble anormal que la vague d'éclosions automnales, en avril, bien que d'importance relativement faible, ne se manifeste pas dans les indices d'abondance de mars et avril, et ne donne lieu à une élévation qu'en juin. Il est probable que la migration temporaire des rats à cette époque vers les rizières et l'établissement de nids nouveaux, toujours pauvres en parasites, soient à l'origine de cette lacune. En juin, la proximité immédiate des rizières est à nouveau abandonnée par les rats et nos récoltes concernent alors davantage de nids plus anciens, localisés au niveau des cultures sèches.

Grosso modo, la population de *S. fonquerniei* est abondante dans les nids de rats durant six mois de l'année, d'août à janvier, et particulièrement rare à la fin de la saison des pluies (février et mars) ainsi qu'en juillet.

3. Variations dans la sex-ratio (tableau 5)

Considérée dans son ensemble, la population annuelle de *S. fonquerniei* a une sex-ratio très voisine de 1/1. Si l'on ne considère que les puces néonates, le rapport numérique des sexes est largement en faveur des mâles, à tous les mois de l'année. L'exception que constitue

sexes est largement en faveur des mâles, à tous les mois de l'année. L'exception que constitue le mois de juillet n'est pas significative du fait que les puces néonates, récoltées au cours de ce mois, sont chronologiquement plus âgées et ne représentent que 3% des récoltes.

Cette prédominance des mâles, généralement voisine du double ou du triple, approche le quintuple de mars à mai. Ces mâles sont soumis à une forte mortalité puisque la sex-ratio, considérée chez les jeunes, est déjà rétablie en faveur des femelles d'août à janvier et se rapproche de la parité au cours des autres mois. Chez les individus âgés, la sex-ratio est toujours en faveur des femelles.

4 - Variations dans la composition de la population, par groupes d'âge physiologique

A. Les néonates (tableaux 2 et 3, fig. 10)

Les néonates constituent 23,6% de la population annuelle examinée. Ce taux est très différent selon que l'on considère les mâles (41,9%) ou les femelles (14,1%). Leur courbe représentative, pour les deux sexes réunis, donne lieu à un maximum principal en octobre (59,8%) et à un maximum secondaire (35,5%), en avril. Une vague retardatrice automnale, forme une légère élévation en juin. En juillet, les éclosions d'adultes néonates sont rares ou tout à fait suspendues ; les rares individus néonates que nous avons récoltés au cours de ce mois sont en fait d'un âge chronologique avancé.

B. Les jeunes (tableau 3, fig. 10)

Ils représentent 13% de la population annuelle. Les chiffres relatifs aux deux sexes sont très voisins (12 et 11,8%). Leur courbe représentative ne suit pas celle des néonates. Elle est même paradoxalement descendante au printemps et au début de l'été, et témoigne alors d'un raccourcissement de la durée de leur âge, c'est-à-dire d'une accélération de leur vieillissement. Inversement, l'ascendance de la courbe au cours de la saison froide témoigne de l'allongement chronologique de leur âge.

C. Les âgés (tableaux 3 et 4, fig. 10)

Les individus âgés constituent la grande majorité de la population annuelle, à savoir 62,9%. Leur proportion est nettement plus forte chez les femelles (73,9%) que chez les mâles (46%). Les deux sommets dans la courbe représentative sont atteints, l'un en février, à la fin de la saison des pluies, l'autre, moins nettement marqué, au cœur de la saison sèche. Les minima, en octobre et en avril, qui concordent avec les sommets de la courbe des néonates, séparent théoriquement les deux générations annuelles, qui sont en fait imbriquées l'une dans l'autre.

Chez les femelles, les sommets des courbes représentatives des groupes d'âge physiologique III, IV et V se succèdent à un mois d'intervalle, au cours de chacune des deux générations (fig. 10, en bas et à droite). Le groupe V, représentant les femelles multipares, est le plus abondant dans la population annuelle, à savoir 26,7%, suivi de près par le groupe IV, des femelles paucipares (25,1%).

Les femelles physiologiquement les plus âgées, caractérisées par des corps relictuels très foncés, ont été rencontrées en septembre et octobre ; leur âge chronologique est probablement de l'ordre de 6 ou 7 mois. Enfin, le ralentissement ou l'arrêt du développement oocytaire chez les femelles aptes à la ponte (groupes III à V) nous est apparu plus fréquent au cours de la saison des pluies que durant le reste de l'année.

IV - L'INFESTATION DE *Synopsyllus fonquerniei* PAR LES HELMINTHES ET SON RETENTISSEMENT SUR LA FONCTION REPRODUCTRICE

Au cours de nos dissections de *S. fonquerniei*, nous avons trouvé, selon les mois, 9 à 22% des puces examinées, parasitées par des vers. Les puces néonates sont parasitées aussi bien que les autres puisque l'infestation a lieu durant la vie larvaire des puces. L'infestation la plus fréquente est représentée par les larves de Nématodes, les Tylenchides*, qui sont fréquemment présents par dizaines ou même par centaines chez un même individu. Dans ce dernier cas, les puces sont fortement ballonnées et la masse des vers est visible à travers le tégument abdominal.

L'infestation par les Tylenchides intéresse 5 à 13% de la population examinée, selon les mois, et entraîne l'incapacité partielle ou totale de la fonction reproductrice. Chez les mâles, elle ne provoque pas de lésions anatomiques apparentes, mais sans aucun doute des troubles fonctionnels. Chez les femelles, l'atteinte anatomique et fonctionnelle des organes reproducteurs est évidente. La majorité d'entre elles, fortement parasitées, ont des ovaires atrophiés, de petite taille et des ovarioles de forme irrégulière, dystrophiques. Les oocytes sont inhibés dans leur évolution, aux phases 2 ou 3 du cycle oocytaire. Aucun follicule vide ni corps relictuel n'est présent dans les ovarioles ; les oviductes sont clairs, dépourvus de sécrétions et de tonicité (fig. 7). Néanmoins, le tégument sombre et la spermathèque intensément pigmentée attestent un âge chronologique avancé et un âge physiologique supérieur à l'âge II.

Pour enregistrer cette catégorie de femelles âgées, inaptes à la reproduction par atrophie ovarienne, dans notre tableau 4, nous les rangeons dans un groupe distinct, nommé A (A, initiale de "atrophie"). Son importance relative dans la population femelle varie de 3, 9 à 15, 3% selon les mois, et s'élève à environ 10% de la population femelle annuelle.

Les femelles âgées, parasitées de façon modérée par les Tylenchides, poursuivent leur activité reproductrice dans une certaine mesure. La maturation des oocytes semble ralentie ou arrêtée après quelques pontes, probablement sous l'influence de la croissance des parasites. Ces femelles atteignent rarement le dernier âge physiologique. Dans nos tableaux 3 et 4, nous rangeons les femelles infestées, néonates, jeunes et âgées ayant pondu, dans les groupes d'âge physiologique qui leur correspondent respectivement.

Chez 2 à 10% des puces examinées, selon les mois, il s'agit d'une infestation par des Cestodes, vraisemblablement *Hymenolepis diminuta*, dont les cysticerques sont rarement à plus d'un ou deux par puce infestée. D'autre part, un petit nombre de puces, au maximum 4% de la population examinée, est parasité par un Nématode enroulé en spirale dans une enveloppe hyaline ; il s'agit très vraisemblablement du Spiruride *Mastophorus muris*, déjà signalé chez les puces par Beaucournu et Chabaud (1963) et que ce dernier auteur nous signale comme étant fréquent à Madagascar. Les puces infestées en contiennent un à trois, rarement plus. Ces Spirurides aussi bien que les Cestodes, ne provoquent pas de lésions anatomiques apparentes et ne semblent pas inhiber l'activité reproductrice. Les associations des deux ou même des trois formes parasitaires rencontrées sont fréquentes.

Notons encore quelques cas de puces chargées dans l'intestin ou la cavité générale d'une série de corps sphériques, muriformes, indéterminés et ne provoquant apparemment aucun retentissement sur l'activité reproductrice.

* Nous devons nos remerciements à M. le Professeur A.G. CHABAUD, qui a bien voulu nous donner des indications sur les Helminthes rencontrés au cours de cette étude. Nous n'avons malheureusement pas pu lui procurer les lots de puces infestées vivantes, indispensables à des déterminations plus précises.

Enfin, quelques cas de dystrophie ovarienne ont été rencontrés qui ne sont apparemment liés à aucune cause parasitaire. Les ovarioles, contenant des oocytes en évolution anarchique, sont plus ou moins fusionnés entre eux, déformés ou même réduits à la chambre apicale ou simplement au filament terminal ; aucun oocyte ne parvient à maturation. Les oviductes, par contre, sont normaux ou hypertrophiés et gonflés de sécrétions (fig. 8). Ces cas représentent 0,5% de la population femelle examinée et sont rangés au tableau 4 également dans le groupe A.

V - DISCUSSION

Le biotope, constitué par les nids de rats péri-domestiques dans la région de Tananarive, est occupé exclusivement, en ce qui concerne la faune pulicidienne, par *S. fonquerniei*. *X. cheopis* ne s'y trouve qu'occasionnellement et n'y prospère pas.

Le cycle saisonnier de l'abondance de *S. fonquerniei* dans ce milieu passe par son maximum à la fin de la saison sèche, en octobre, subit l'influence dépressive de la saison des pluies et atteint son minimum au moment le plus froid, en juillet, au cœur de la saison sèche. L'existence de larves et de femelles gono-actives dans le biotope, durant tous les mois de l'année, témoigne d'une activité reproductrice continue.

Les courbes représentatives des variations de l'importance relative des différents groupes d'âge physiologique permettent de distinguer deux générations annuelles et les différentes phases du cycle saisonnier. La génération la plus abondante est verno-estivale. La phase vernale, de septembre à début novembre, chaude et sèche, est caractérisée par l'éclosion massive qui est à son apogée en octobre. La phase estivale, de novembre à février, chaude et pluvieuse, s'accompagne d'un vieillissement accentué de la population et d'une mortalité imaginaire et larvaire importante.

La seconde génération est automno-hivernale. La phase automnale, de mars à mai, au début encore chaude et à sol humide, est caractérisée par une éclosion massive dont l'apogée se situe en avril et qui intéresse surtout le sexe mâle. L'absence d'un maximum secondaire, en avril, dans notre courbe des indices d'abondance, peut être liée à la migration des rats, des cultures sèches vers les rizières à cette époque des moissons et à l'établissement de nids nouveaux et temporaires, toujours pauvres en parasites. En juin, une petite vague d'éclosions retardatrices se manifeste encore, mais elle n'explique pas à elle seule l'élévation incidente de l'abondance ; à cette époque, les nids plus anciens, entretenus au niveau des cultures sèches, sont presque seuls à persister et présentent encore une faune automnale d'abondance élevée.

La phase hivernale, de juin à début août, sèche et froide, s'accompagne d'un arrêt des éclosions d'adultes et d'un vieillissement de la population ; néanmoins, l'activité de ponte se poursuit et la population larvaire s'accroît.

Ainsi, dans le cycle saisonnier de *S. fonquerniei*, le facteur température apparaît comme plus important que le facteur humidité. Celui-ci n'intervient que par des excès au cours de la saison des pluies qui provoquent une élévation de la mortalité larvaire et imaginaire. L'élévation de la température en fin de saison sèche, qui passe dans le biotope de 18°5 à 20° environ, détermine l'éclosion massive vernale et sa chute, en mai et juin, où elle passe de 21° à 17°5 environ, provoque le ralentissement puis l'arrêt des éclosions d'adultes. Ce schéma est ainsi opposé à celui, mis en évidence pour la faune entomologique ailée dans la même région, par PAULIAN (1952), faune qui voit son rythme saisonnier déterminé essentiellement par les variations d'humidité. La majorité des espèces étudiées par cet auteur, ont leurs éclosions massives au début ou à la fin de la saison des pluies, quelques-unes seulement dans la seconde moitié de la saison sèche et précisément aucune en octobre et avril, les deux mois d'éclosions massives de *S. fonquerniei*. Mais la faune pulicidienne, peu comparable à la faune entomologique ailée puisque parasite et hypogée, est soumise, outre les facteurs climatiques,

à des facteurs inhérents à l'hôte et au microclimat de son biotope qui dépend et évolue dans une certaine mesure en fonction de la biologie et du comportement de l'hôte. Ainsi l'abondance et la distribution des groupes d'âge physiologique dans la population de *S. fonquerniei* dépendent en grande partie de facteurs tels que le degré d'occupation et l'âge des terriers, l'état des litières et la présence de prédateurs, qui expliquent les grandes variations que l'on observe d'un terrier à un autre à la même époque.

Dans une étude ultérieure, nous nous efforcerons de préciser la longévité de *S. fonquerniei* et la durée des différents âges physiologiques en fonction des conditions de nutrition et de climat ; l'étude expérimentale permettra de donner des indications sur la vitesse de maturation des œufs et le rythme des pontes en fonction des repas sanguins ou des conditions du milieu.

Nous n'avons pas suffisamment de données actuellement sur l'écologie et la biologie de *X. cheopis* à Madagascar, pour faire les comparaisons souhaitables entre les deux puces de rat qui intéressent particulièrement les épidémiologistes de la peste dans cette région. Toutefois, on voit que la courbe représentative des indices d'abondance de *X. cheopis*, récoltée sur les rats de Tananarive, que nous établissons en fig. 9 d'après les enregistrements de Fonquernie (1932)*, passe par un maximum prononcé à la fin de la saison des pluies, en février. L'éclosion massive de *X. cheopis* semble être par conséquent en liaison avec une hygrométrie élevée. GIRARD et ESTRADÉ (1934) et ESTRADÉ (1934 et 1935) ont déjà mis en évidence la sensibilité de *X. cheopis* aux variations hygrométriques de l'air sur les hauts plateaux malgaches et en particulier aux déficits de saturation ; cette sensibilité est en liaison avec l'écologie particulière à cette espèce dont une partie importante de la population vit à l'état libre dans les habitations, notamment dans les débris du pilonnage du riz.

Il importe donc de poursuivre cette étude écologique et biologique en vue d'une comparaison approfondie des caractéristiques propres aux deux espèces *S. fonquerniei* et *X. cheopis* dont les cycles saisonniers apparaissent déjà déterminés par des facteurs climatiques distincts.

*
* *

Résumé

Dans ce travail, qui constitue une étude préliminaire, nous donnons une série d'observations sur l'écologie et la biologie de *Synopsyllus fonquerniei* Wag. et Roub., 1932, puce du rat péridomestique dans la région de Tananarive. Après des données générales sur la région étudiée, le rat et son biotope, l'historique de la méthode de détermination des groupes d'âge physiologique chez les puces, nous décrivons la structure ovarienne et le cycle oocytaire. Nous reconnaissons trois groupes d'âge physiologique, à savoir les néonates, les jeunes et les âgés ; nous ajoutons, chez les femelles âgées, la distinction entre les unipares (âge III), les paucipares (âge IV) et les multipares (âge V) ; chez les femelles, les âges I et II représentent respectivement les néonates et les jeunes ou nullipares nourries.

L'infestation par les Helminthes atteint 9 à 22% de la population examinée selon les mois ; elle est due à des Nématodes (Tylenchides et Spirurides) et des Cestodes (*Hymenolepis*).

* En 1931, un total de 30 625 puces, récoltées sur les rats de Tananarive, ont été examinées ; elles comprenaient 5 604 *X. cheopis* et 4 *S. fonquerniei*, associées à *E. gallinacea* et *L. segnis*. Les indices d'abondance mensuels concernant *X. cheopis* sont : juillet, 0,78 ; août, 0,42 ; septembre, 0,60 ; octobre, 0,66 ; novembre, 0,67 ; décembre, 0,77 ; janvier, 2,22 ; février, 3,73 ; mars, 1,59 ; avril, 1,20 ; mai, 0,57 ; juin, 0,48.

Les Tylenchides provoquent des troubles dans la fonction reproductrice qui vont, chez les femelles, depuis le ralentissement dans la maturation des œufs jusqu'à l'atrophie complète des ovaires ; celle-ci a été rencontrée chez près de 10% de la population femelle annuelle.

Dans le cycle saisonnier de *S. fonquerniei*, on reconnaît deux générations annuelles. La plus abondante, verno-estivale, donne lieu aux indices d'abondance les plus élevés, de septembre à janvier, avec un maximum en octobre (32 pucés par nid).

L'autre, automno-hivernale, est d'importance réduite et son éclosion massive d'avril intéresse les mâles cinq fois davantage que les femelles.

L'influence du facteur température est reconnue plus importante sur le rythme saisonnier de *S. fonquerniei* que celle du facteur humidité qui n'intervient qu'au cours de la saison des pluies pour réduire considérablement la fréquence et l'abondance de cette faune, par une élévation de la mortalité imaginale et larvaire ; durant tout le reste de l'année, l'humidité reste favorable à la biologie de l'espèce. Ce sont les variations de température qui assurent le rythme des éclosions d'adultes.

Dans une étude ultérieure, nous nous proposons d'étudier la relation entre la reproduction et les facteurs trophiques. *Xenopsylla cheopis* n'est rencontrée qu'occasionnellement dans le biotope de *S. fonquerniei* et n'y prospère pas. Son cycle saisonnier demande encore à être étudié de façon plus approfondie afin de pouvoir être comparé à celui que nous avons précisé ici. Les deux espèces apparaissent déjà nettement isolées écologiquement et, à juger d'après les données bibliographiques, elles semblent avoir des rythmes saisonniers différents.

Remerciements

Nous devons nos remerciements à MM. P. GRENIER et M. OVAZZA qui ont bien voulu apporter leurs corrections à ce travail et nous prodiguer leurs conseils.

Office de la Recherche Scientifique
et Technique Outre-Mer
Centre de Tananarive

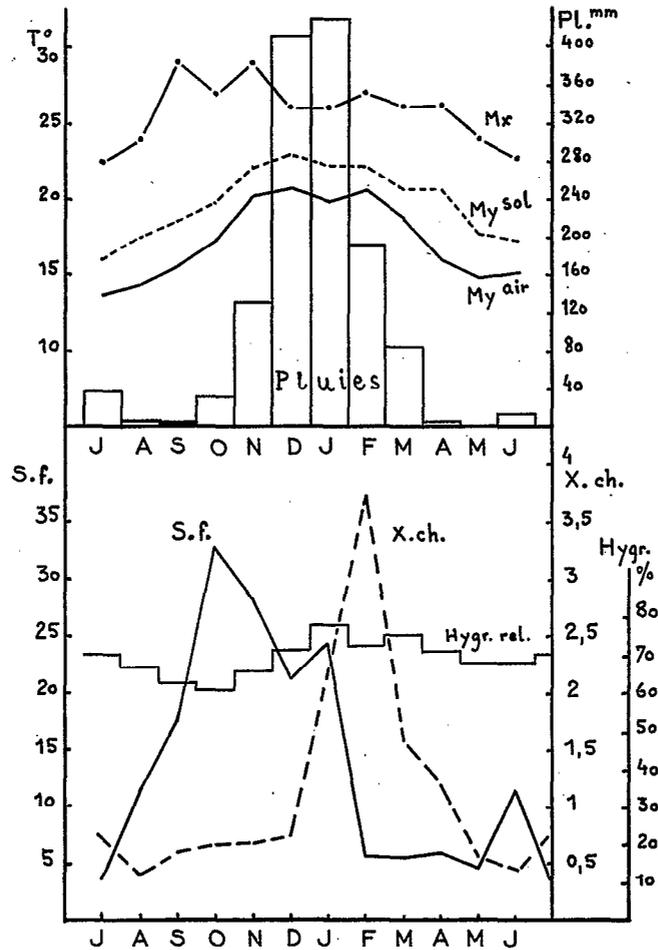


Fig. 9 — Représentation graphique du climat de la région de Tananarive (Cf. tableau 1). Températures : Mx, maximum absolu ; My sol, moyenne enregistrée dans le sol, au niveau des nids de rats, à une profondeur moyenne de 25 cm ; My air, température moyenne de l'air. Pluies, hauteur en mm. Hygr. rel., hygrométrie relative.

S. f. et X. ch., courbes représentatives des indices d'abondance de *S. fonquerniei*, dans les nids de rats péri-domestiques, dans la région de Tananarive (Cf. tableau 2) et de *X. cheopis*, sur les rats de Tananarive-ville, selon les enregistrements de Fonquernie (1932).

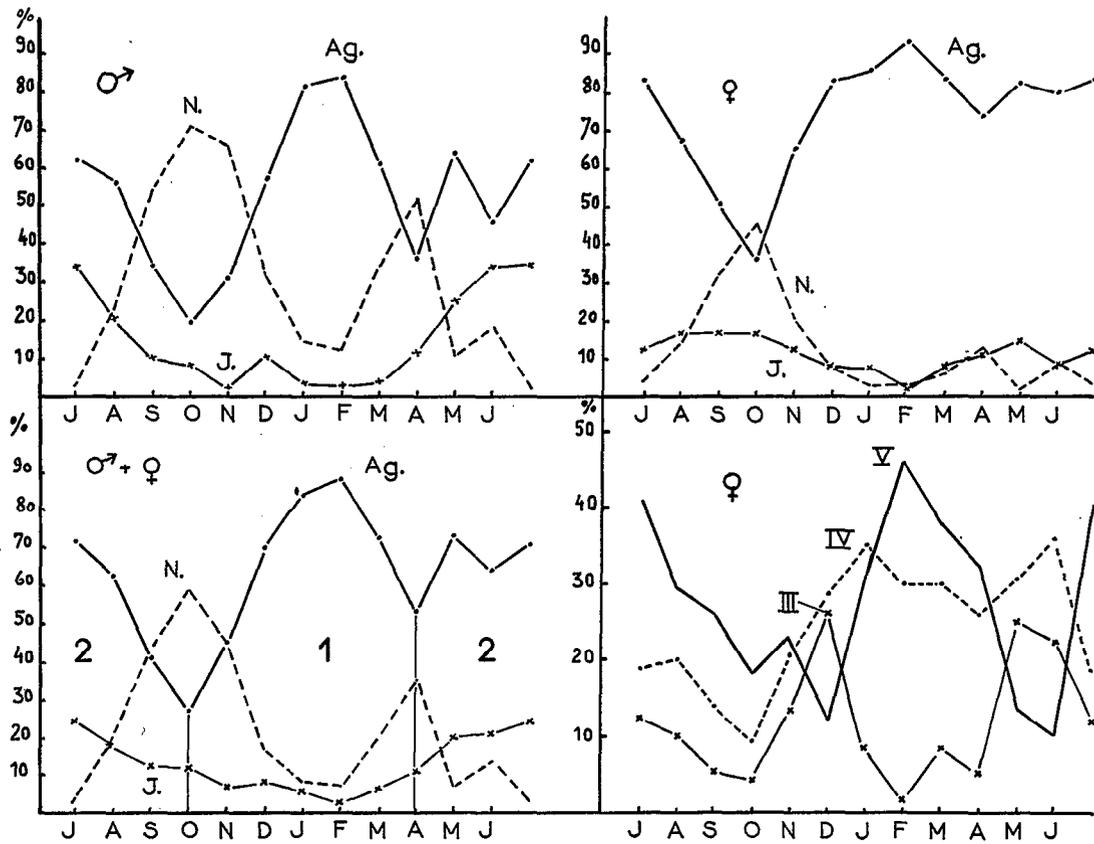


Fig. 10 — Représentations graphiques des variations de l'importance relative des groupes d'âge physiologique dans la population de *S. fonquerniei* des nids de rats péri-domestiques, dans la région de Tananarive (Cf. tableaux 3 et 4).

En haut, à gauche, chez les mâles ; groupes d'âge physiologique : N, néonates ; J, jeunes ; Ag, âgés.

En haut, à droite, chez les femelles ; groupes d'âge physiologique : N, néonates ou groupe I ; J, jeunes ou groupe II ; Ag, âgées ou groupes III à V.

Tableau 1

Données climatologiques enregistrées dans la région de Tananarive
de juillet 1964 à juin 1965 *

MOIS	PLUIE				TEMPERATURE				
	Nbre jours pluie	Haut. en mm.	% de la normale	Hygrom. moy. en %	Max. abs.	Min. abs.	Moy.	Ecart de la normale	Sol prof. 25 cm.
Juillet	7	37	359	70,3	22,3	5,2	13,9	- 0,7	16,1
Août	6	5	50	67,2	24,0	5,4	14,3	- 0,8	17,4
Septembre	1	3	20	63,0	29,3	6,1	15,9	- 0,9	18,5
Octobre	4	31	72	61,4	27,4	8,9	17,6	- 1,1	19,7
Novembre	11	129	90	66,0	28,9	11,9	20,3	- 0,3	22,1
Décembre	21	412	160	71,4	26,4	12,9	20,8	- 0,2	23,0
Janvier	23	434	152	78,1	26,7	14,8	19,9	- 1,1	22,3
Février	15	191	88	72,8	27,4	13,3	20,7	- 0,1	22,2
Mars	5	82	228	75,3	26,2	9,1	18,9	- 0,2	20,8
Avril	3	2	19	71,1	26,4	6,6	16,1	- 0,9	20,9
Mai	0	0	0	68,2	24,0	5,7	14,9	- 0,6	17,9
Juin	3	16	172	67,7	23,2	3,6	15,3	- 0,2	17,2

* Bulletin climatologique, in Bull. de Madagascar, 1964 et 1965. Fiche météorologique du Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive, Service Hydrologique (Hygrométrie moyenne). Enregistrements personnels (température du sol).

Tableau 2

Fréquence et abondance des puces récoltées
dans les nids de rats péri-domestiques, dans la région de Tananarive,
au cours d'un cycle annuel (juillet 1964 - juin 1965)

MOIS	Nombre de nids examinés	<u>S. fonquerniei</u>						<u>X. cheopis</u>	
		Fréquence en %			Abondance			Nombre de nids parasités —	Nombre de puces récoltées —
		Larves —	Néonates —	Adultes —	Nombre récolté	Indice —	Maximum dans le nid		
Juillet	22	27,2	3,2	50,0	164	3,7	67	1	1
Août	33	36,3	33,3	75,7	372	11,2	68	0	0
Septembre	30	26,6	26,6	70,0	535	17,8	179	0	0
Octobre	25	16,0	56,0	84,0	815	32,6	313	0	0
Novembre	33	39,3	48,4	100	924	28,0	130	1	1
Décembre	39	12,3	56,4	100	839	21,2	92	0	0
Janvier	20	35,0	35,0	100	494	24,7	88	2	3
Février	30	3,3	10,0	73,3	171	5,7	36	0	0
Mars	28	7,1	10,7	78,5	159	5,6	28	2	2
Avril	40	10,0	10,0	72,5	243	6,0	78	8	23
Mai	78	7,6	14,1	74,3	385	4,9	32	5	9
Juin	34	27,7	27,7	82,3	400	11,7	89	5	6
Au total ...	412	—	—	—	5.501	14,4	—	24	45

Tableau 3

Importance relative des groupes d'âge physiologique, néonate (N), jeune (J) et âgé (Ag), dans la population de *S. fonquerniei* des nids de rats péri-domestiques dans la région de Tananarive, au cours d'un cycle annuel (en pourcentages)

MOIS	MALES				FEMELLES				ENSEMBLE DE LA POPULATION		
	Nbre exam.	N.	J.	Ag.	Nbre exam.	N. (I)	J. (II)	Ag. (*)	N.	J.	Ag.
Juillet	92	3,2	34,7	61,9	72	4,1	12,5	83,4	3,6	25,0	71,3
Août	164	23,1	20,7	56,1	208	14,9	17,7	67,4	18,5	19,0	62,3
Septembre	282	54,6	10,6	34,7	253	32,0	17,3	50,7	43,9	13,8	42,2
Octobre	446	70,8	9,4	19,7	369	46,6	17,3	36,1	59,8	13,0	27,1
Novembre	494	67,0	2,0	31,0	430	20,9	13,7	65,4	45,5	7,4	46,9
Décembre	389	32,1	10,2	57,2	450	9,3	8,4	82,3	17,8	9,4	70,5
Janvier	247	14,9	4,0	80,9	309	4,8	8,4	86,8	9,3	6,4	84,1
Février	79	12,6	3,7	83,5	92	4,3	2,1	93,6	8,1	2,9	88,8
Mars	84	34,5	4,7	60,7	85	7,0	8,2	84,8	20,7	6,5	72,7
Avril	153	52,2	11,1	36,6	120	14,1	11,6	74,3	35,5	11,3	53,1
Mai	205	11,2	25,3	63,4	185	2,7	15,1	82,2	7,1	20,5	72,3
Juin	193	19,6	34,7	45,5	223	9,4	9,8	80,8	14,1	21,3	64,4
TOTAUX	2828	41,9	12,0	46,0	2796	14,1	11,8	73,9	23,6	13,0	62,9

(*) Femelles âgées : ensemble des groupes d'âge physiologique III à V et du groupe A, représentant les femelles âgées à ovaires atrophiés.

Tableau 4

Importance relative, chez les femelles âgées, des groupes d'âge physiologique III à V (unipares, paucipares et multipares) et du groupe A (âgées à ovaires atrophiés) dans la population de *S. fonquerniei* des nids de rats péri-domestiques, dans la région de Tananarive, au cours d'un cycle annuel
(Les pourcentages portent sur l'ensemble de la population femelle)

MOIS	III	IV	V	A
Juillet	12, 5	18, 0	41, 6	11, 1
Août	10, 1	20, 2	28, 3	8, 6
Septembre	5, 9	14, 2	26, 4	3, 9
Octobre	4, 6	9, 2	16, 0	6, 2
Novembre	13, 2	21, 1	22, 7	8, 1
Décembre	26, 2	28, 2	12, 4	15, 3
Janvier	8, 7	35, 2	32, 0	10, 6
Février	2, 1	30, 4	46, 8	14, 1
Mars	8, 3	30, 5	37, 7	8, 2
Avril	5, 8	26, 6	32, 5	9, 2
Mai	25, 4	31, 3	14, 0	11, 4
Juin	22, 8	36, 3	10, 7	10, 8
Au total	12, 1	25, 1	26, 7	9, 7

Tableau 5

Sexe-ratio, observée sur les récoltes de *Synopsyllus fonquerniei* des nids de rats péri-domestiques, dans la région de Tananarive, au cours d'un cycle annuel (juillet 1964 - juin 1965)

M O I S	NOMBRES EXAMINES DANS L'ENSEMBLE		S E X - R A T I O MALES/FEMELLES CHEZ			
	Mâles	Femelles	Néonates	Jeunes	Agés	l'ensemble
Juillet	92	72	1/1	3, 5/1	1/1	1, 2/1
Août	164	208	1, 2/1	1/1	1/1, 5	1/1, 2
Septembre	282	253	1, 9/1	1/1, 4	1/1, 3	1, 1/1
Octobre	446	369	1, 8/1	1/1, 5	1/1, 5	1, 2/1
Novembre	494	430	3, 5/1	1/5, 6	1/1, 8	1, 1/1
Décembre	389	450	3, 0/1	1/1	1/1, 6	1/1, 1
Janvier	247	309	2, 4/1	1/2, 6	1/1, 3	1/1, 2
Février	79	92	2, 5/1	1, 5/1	1/1, 3	1/1, 1
Mars	84	85	4, 8/1	1/1, 7	1/1, 4	1/1
Avril	153	120	4, 7/1	1, 2/1	1/1, 5	1, 2/1
Mai	205	185	4, 6/1	1, 8/1	1/1, 1 ₂	1, 1/1
Juin	193	223	1, 8/1	3, 0/1	1/2, 0	1/1, 1
TOTAL	2.828	2.796	2, 4/1	1/1, 02	1/1, 5	1, 01/1

BIBLIOGRAPHIE

- BEAUCOURNU (J. C.) et CHABAUD (A. G.) 1963 — Infestation spontanée de puces par le Spiruride *Mastophorus muris* (Gmelin). *Ann. Parasitologie*, **38** (6), 931-933.
- BRYGOO (E. R.) et RAJENISON (S.) 1959 — Présence de *Centetipsylla madagascariensis* (Roth.), 1900, sur *Rattus rattus* de Tananarive. Observations sur les variations de la faune pulicidienne des rats de Tananarive. *Arch. Inst. Pasteur, Madagascar*, **27**, 53-57.
- BRYGOO (E. R.) et RAJENISON (S.) 1960 — Puces et rats d'un village de l'Itasy, en zone d'endémie pesteuse. *Arch. Inst. Pasteur, Madagascar*, **28**, 109-124.
- BRYGOO (E. R.) et RAJENISON (S.) 1963 — Puces et rats d'un village forestier en zone d'endémie pesteuse, versant est de Madagascar. *Arch. Inst. Pasteur, Madagascar*, **31** (2), 155-164.
- BRYGOO (E. R.), RAJENISON (S.) et RANDRIANANTOANINA (E.) 1962 — Recherches. *Synopsyllus fonquerniei*. in, Rapport sur le fonctionnement de l'Institut Pasteur de Madagascar en 1961. *Arch. Inst. Pasteur, Madagascar*, **30** (2), 272-276.
- DARSKAIA (N. F.) 1955 — Particularités de l'écologie de *Xenopsylla gerbilli caspica* I., puce de *Rhombomys opimus* Licht., en relation avec les caractéristiques écologiques de l'hôte. *Prirod. Otchag. Bolezn. Tchelov. i Kraev. Epidem.* (cité par KULAKOVA, 1961).
- DARSKAIA (N. F.), BAKEEV (N. N.) et KADATZKAIA (K. P.) 1962 — Données sur le cycle annuel de *Xenopsylla conformis* Wag., puce des mérions en Azerbaïdjan. *Med. Parasit. i Parasit. Bolezni*, **31** (3), 342-346.
- DETINOVA (T. S.) 1963 — Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge, les Diptères présentant une importance médicale, notamment certains vecteurs du paludisme. *O. M. S.* Genève. *Monogr. n°47*, 220 p.
- ESTRADE (F.) 1934 — Conditions climatériques et peste en Emyrne. *Bull. Soc. Path. exot.*, **27**, 401-403.
- ESTRADE (F.) 1935 — Observations relatives à la biologie de *Xenopsylla cheopis* en Emyrne. *Bull. Soc. Path. exot.*, **28**, 293-298.
- FONQUERNIE (J.) 1932 — Les puces du rat à Tananarive. *Bull. Soc. Path. exot.*, **25**, 383-386.
- GIRARD (G.) 1935 — Recherches sur les puces des rats. Travaux effectués à l'Institut Pasteur de Tananarive pendant l'année 1934. *Arch. Inst. Pasteur, Madagascar*, 17-21.
- GIRARD (G.) 1942 — Le comportement de la puce *Synopsyllus fonquerniei* et son rôle dans la transmission de la peste. *Bull. Soc. Path. exot.*, **35** (4-5), 177-181.
- GIRARD (G.) et ESTRADE (F.) 1934 — Faits nouveaux concernant la biologie de *Xenopsylla cheopis* et son rôle dans la persistance de l'endémo-épidémie pesteuse en Emyrne. *Bull. Soc. Path. exot.*, **27** (5), 456-458.
- GIRARD (G.) et LEGENDRE (F.) 1925 — Premières observations sur les puces de rat des régions pesteuses de Madagascar. *Bull. Soc. Path. exot.*, **18** (9), 730-731.
- HAMON (J.), GRJEBINE (A.), ADAM (J. P.), CHAUVET (G.), COZ (J.) et GRUCHET (H.) 1961 — Les méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des moustiques (Dipt. *Culicidae*). *Bull. Soc. ent. France*, **66** (3), 137-161.

- IOFF (I.G.) 1941 — Ecologie des puces en relation avec leur importance épidémiologique. Piatigorsk.
- IOFF (I.G.) 1949 — *Aphaniptera* de Kirghizie. *Ektoparasiti*, 1.
- JOVTII (N.F.) et PROKOPIEV (N.V.) 1958 — Nombre de générations et durée du cycle biologique d'*Oropsylla silantiewi* Wag. (*Aphaniptera*) en Transbaïkalie. *Isv. Irkutsk. Gosudar. Nautch. Issledov. Protiv. Inst. Sibiri i daln. Vostoka*, 17, 21-26.
- KLEIN (J.M.) 1963 — Données faunistiques et écologiques sur les puces des mérions d'un foyer naturel de peste au Kurdistan iranien. *Bull. Soc. Path. exot.*, 56 (6), 1202-1230.
- KLEIN (J.M.) et UILENBERG (G.) 1966 — Données faunistiques et écologiques sur les puces de Madagascar (*Siphonaptera*). *Cahiers de l'ORSTOM (Ent. méd.)*.
- KULAKOVA (Z.G.) 1961 — Les méthodes de détermination de l'âge chez les puces du genre *Xenopsylla*. *Trud. Nautch. Issled. Protiv. Inst. Kavk. i Zakavk.*, 5, 76-89.
- KUNITZKALA (N.T.) 1960 — Etude des organes de reproduction des puces femelles et la détermination de leur âge physiologique. *Med. Parasitologia*, 6, 688-701.
- LUMARET (R.) 1962 — Insectes Siphonaptères. *in*, Faune de Madagascar, 15, *Publication IRSM*, Tananarive, 109 p.
- PAULIAN (R.) 1952 — Recherches sur le cycle biologique annuel en région tropicale. *Le Naturaliste malgache*, 4 (1), 1-18.
- PAULIAN (R.) 1961 — La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. *in*, Faune de Madagascar, 13, *Publication IRSM*, Tananarive, 484 p.
- PETIT (G.) 1934 — Contribution à l'étude des rats importés par l'homme à Madagascar. *Bull. Soc. Path. exot.*, 27 (3), 273-280.
- PROKOPIEV (V.N.) 1958 — Méthode de détermination de l'âge physiologique des femelles d'*Oropsylla silantiewi* Wag. et les variations saisonnières de la composition par âge dans de grandes populations. *Isv. Irkutsk. Gosudar. Nautch. Issledov. Protiv. Inst. Sibiri i daln. Vostoka*, 17, 91-108.
- SCHWARZ (E.) 1960 — Classification, origin and distribution of commensal rats. *Bull. O.M.S.*, 23, 411-416.