

Etude écologique sur les puces
de rats commensaux de l'homme
et en particulier sur *Xenopsylla cheopis*
(Roths.), 1903 (*Siphonaptera*),
dans la région de Phnom-Penh (Cambodge)

J.-M. KLEIN,

*Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.
B.P. 1386, Dakar (Sénégal).*

G. HEBRARD,

*Technicien Entomologiste médical,
Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive,
B.P. n° 434 (Madagascar).*

KIM SUOR,

*Assistant de Laboratoire,
Institut Pasteur du Cambodge,
B.P. n° 174, Phnom-Penh, Cambodge.*

RÉSUMÉ.

L'écologie des puces de rats, *Xenopsylla astia* Roths., 1911 et *X. cheopis* (Roths.), 1903, récoltées sur les rats commensaux de l'homme, *Rattus exulans* concolor Blyth, 1859, et *R. norvegicus* Berk., 1769, dans une agglomération de la banlieue de Phnom-Penh, au Cambodge, a été étudiée au cours d'une année.

X. astia ne représente que 2,4 % des puces récoltées, et ses indices mensuels, très faibles, ne dépassent 0,1 que de juillet à janvier.

Par contre, *X. cheopis* donne lieu à des indices élevés, d'une moyenne annuelle de 3 chez *R. exulans* et de 9 chez *R. norvegicus*. Le sommet de la courbe des indices *cheopis* se situe en saison chaude et sèche, entre mars et mai, et le minimum au cœur de la saison des pluies, en septembre.

L'analyse de la composition de la population femelle de *X. cheopis* permet de distinguer trois périodes écologiques, au cours du cycle annuel, durant lequel la reproduction et les éclosions sont continues.

1. — Période de rajeunissement intense.

Elle occupe la saison chaude et sèche, de mi-février à avril, et la première moitié de la saison des pluies, de

mai à juillet. Elle est caractérisée par des éclosions très abondantes, formant deux grandes vagues de générations nouvelles, et par une mortalité élevée, surtout chez les individus âgés. Le facteur limitant de la population adulte est la température élevée, qui réduit alors la longévité à deux ou trois mois.

2. — Période de vieillissement intense.

Elle occupe le trimestre très pluvieux, d'août à octobre, durant lequel les éclosions sont réduites par l'humidité excessive, qui est le facteur limitant de la population préimaginale.

L'humidité élevée favorise, par contre, la longévité des adultes, qui est alors prolongée jusqu'à quatre ou cinq mois.

3. — Période de stabilité relative.

Elle s'étend sur toute la saison sèche et fraîche, de novembre à février, au cours de laquelle la composition de la population par âge physiologique est relativement équilibrée. Elle comporte une vague de générations nouvelles, d'importance moyenne, dont le sommet se situe en décembre. Au cours de cette période, la longévité est moyenne, de l'ordre de trois ou quatre mois.

ABSTRACT.

The ecology of rat fleas *Xenopsylla astia* and *X. cheopis*, collected from man commensal rats, *Rattus exulans concolor* and *R. norvegicus*, in the suburb of Phnom-Penh, Cambodia, has been studied during a year.

X. astia represents only 2,4 % of the collected fleas and its monthly indices are very low, exceeding 0,1 only from July to January.

On the other hand, *X. cheopis* gives rise to high indices, with an annual average of 3 for *R. exulans* and 9 for *R. norvegicus*. The *cheopis*-index curve has its peak in the dry and hot season, between March and May, and its lowest point, during the most rainy months, in September.

The age-composition of the female population of *X. cheopis* has been analysed monthly. It allowed to distinguish three ecological periods in the annual cycle of *X. cheopis*, during which the reproduction and the emergences are continuous.

1. — Period of intense rejuvenation.

During the hot and dry season, from mid-February to April, and during the first half of the rainy season, from May to July, the emergences of adults are very numerous, forming two large waves of arising generations. Mortality of adults is high during this period and strikes mainly aged individuals. The high temperature is the limiting factor of the adult population, reducing at that time the longevity to 2 or 3 months.

2. — Period of intense aging.

During the most rainy months, from August to October, the emergences are strongly reduced, by the high humidity, which is the limiting factor of preimaginal stages. At that time, high humidity increases on the other hand the longevity of adults, which is estimated to 4 or 5 months.

3. — Period of relative stability.

During the dry and cold season, from November to February, the age-composition of the population is more equilibrated than at other periods. A new wave of generations arises, mainly in December, with a medium importance. At that time, the longevity of adults is of medium length, about 3 or 4 months.

INTRODUCTION.

Dans une note précédente (KLEIN, 1971), l'un de nous a réuni l'ensemble des données, qui sont actuellement connues, sur la faune des puces du Cambodge, mais l'étude écologique des puces de rats commensaux de l'homme n'a pu y être abordée que très sommairement.

On sait que ces puces présentent une importance épidémiologique potentielle considérable, en ce qui concerne la transmission de la peste, particulièrement dans une région telle que celle de Phnom-Penh, où la population humaine a une forte densité et où les conditions de vie, dans les agglomérations peu urbanisées, sont le plus souvent insalubres. La proximité d'une zone hyperendémique de peste au Viêt-nam, dont par exemple le vieux foyer de Tay-Ninh est frontalier et ne se trouve qu'à 120 km de Phnom-Penh, met cette importance épidémiologique nettement en évidence.

Dans notre étude, nous nous sommes proposé de préciser l'importance de l'infestation des rats domestiques et commensaux par les puces, d'étudier le cycle annuel de celles-ci et de mettre en évidence les facteurs écologiques qui le déterminent.

L'état de guerre existant au Cambodge, durant notre étude, restreignait nos déplacements, même dans la banlieue de la capitale, et seules les récoltes de puces à partir de rats capturés au piège ont pu être faites, à l'exclusion des puces résidant dans les nids de rats ou dans le milieu environnant. Notre zone de piégeage était aussi réduite à la proximité immédiate de l'Institut Pasteur de Chruï Changvar, situé sur une presqu'île, à l'embouchure du Tonlé Sap, dans le Mékong.

Dans l'agglomération de Chruï Changvar, les rats commensaux de l'homme, c'est-à-dire les rats fréquentant l'habitation humaine, sont représentés, comme dans tout le Sud indochinois, par *Rattus exulans concolor* Blyth, 1859, le petit rat de maison, et par *R. norvegicus* Berk., 1769, le rat gris ou surmulot, dont les gîtes sont généralement péridomestiques. Exceptionnellement, on y capture aussi le rat de rizière, qui est représenté ici par *R.r.molliculus* Rob. et Kl., 1922.

X. cheopis et *X. astia* sont les seules puces que l'on rencontre communément sur ces rats, et la seconde y est trop rare pour permettre une étude de la composition de sa population par groupes d'âge physiologique. Notre étude concernera par conséquent essentiellement le cycle annuel de *X. cheopis*.

Du fait de l'absence, dans nos récoltes, de puces provenant du biotope, une partie considérable de la population pulicidienne échappe à notre observation, d'importance probablement variable selon le sexe et selon l'âge physiologique. En ce qui concerne les femelles, celles qui sont en période de reproduction intensive seront prépondérantes dans la fraction de population examinée, du fait de leur activité alimentaire élevée. Par contre, le groupe des néonates y manquera presque complètement. De même, seront absentes les femelles en cours de ponte dans le gîte de l'hôte. Celles qui sont très âgées ne s'alimentent plus régulièrement, en raison de leur agressivité et de leur motilité déclinantes ; elles seront, par conséquent, proportionnellement moins représentées, dans nos récoltes, que les femelles jeunes ou d'âge mûr.

Toutefois, la portion de population dont nous disposons est celle qui sert à l'établissement des indices pulicidiens usuels, et c'est aussi celle qui est la plus importante du point de vue épidémiologique.

Nous avons, par conséquent, tenté de préciser le cycle annuel de *X. cheopis*, dans les conditions écologiques locales, même en ne considérant que cette portion de population, dont la distribution n'est que partiellement soumise au hasard, en confrontant les variations mensuelles, des indices *cheopis*, de l'importance relative des groupes d'âge physiologique et des facteurs climatiques.

1. LE CLIMAT.

Des considérations écologiques et biogéographiques sur les climats de moussons en Asie du Sud-Est ont été données par TIXIER (1968). Nos propres données climatologiques, concernant la région de Phnom-Penh (tabl. I, fig. 1), sont extraites de l'ouvrage de KIOU-BONTHONN (1965).

Dans la région étudiée, il s'agit d'un climat de mousson atténué, du fait de la situation géographique continentale, à l'abri d'une chaîne de montagnes, au sud-ouest du pays, la Chaîne de l'Eléphant, qui arrête en grande partie la mousson d'été.

La pluviosité annuelle moyenne est d'environ 1.300 mm. Les pluies sont assez harmonieusement réparties, au cours d'une saison humide de sept mois, de mai à novembre, et qui comprend un trimestre très pluvieux, en août, septembre et octobre.

La saison sèche est caractérisée par une mousson d'hiver du nord-est et dure cinq mois, de décembre à avril. L'indice xérothermique est élevé, puisqu'il y a plus de 100 jours sans pluie au cours de cette saison.

Les températures moyennes sont élevées durant toute l'année et se situent entre 25°6 et 29°6. Les extrêmes de température se situent en janvier pour le minimum absolu (13°3) et en avril pour le maximum absolu (40°5).

La moyenne journalière de l'humidité relative est inférieure à 75 % durant cinq mois, de décembre à avril, avec un minimum en mars (68,5 %). L'humidité relative moyenne dépasse 80 % durant quatre mois, de juillet à octobre.

Ainsi, on peut distinguer *grosso modo* trois saisons, dans la région de Phnom-Penh :

1) une saison sèche et chaude, de mi-février à avril, ou mi-mai lorsque le début de la saison des pluies tarde à venir ;

2) une saison des pluies, de mai ou mi-mai à mi-novembre, dans laquelle on distingue un trimestre très pluvieux, d'août à octobre ;

3) une saison sèche et fraîche, de mi-novembre à mi-février.

2. TECHNIQUES EMPLOYEES.

Les rats sont capturés dans des pièges-cages, métalliques et grillagés, d'environ 12 × 15 × 25 cm, de fabrication locale, avec des tranches de bananes servant

TABLEAU I

Données climatologiques pour la région de Phnom-Penh (Service Météorologique, Ministère des Travaux Publics, Cambodge. Khiou-Bonthonn, 1965)

Mois	Pluies en mm	Nbre moy. de jours de pluies	Hum. rel. en % Moyennes journalières	Température		
				Mx. absolu	Min. absolu	Moy. vraie
Janvier	7,8	1	71,0	36,3	13,3	26,0
Février	8,9	1	69,4	36,7	15,2	27,5
Mars	35,5	3	68,5	39,0	19,0	28,9
Avril	74,3	6	72,0	40,5	17,9	29,6
Mai	145,5	15	79,7	38,5	20,6	28,6
Juin	141,7	15	79,9	38,4	21,2	28,1
Juillet	146,4	17	81,9	36,6	20,1	27,5
Août	153,7	18	81,6	36,0	22,0	27,6
Septembre	227,5	20	84,4	33,9	21,9	27,2
Octobre	256,2	18	86,2	34,4	20,8	27,1
Novembre	133,8	10	79,0	34,4	16,8	26,7
Décembre	39,4	3	74,8	34,8	14,4	25,6
Année	1 370,7	127	77,4	40,5	13,3	27,5

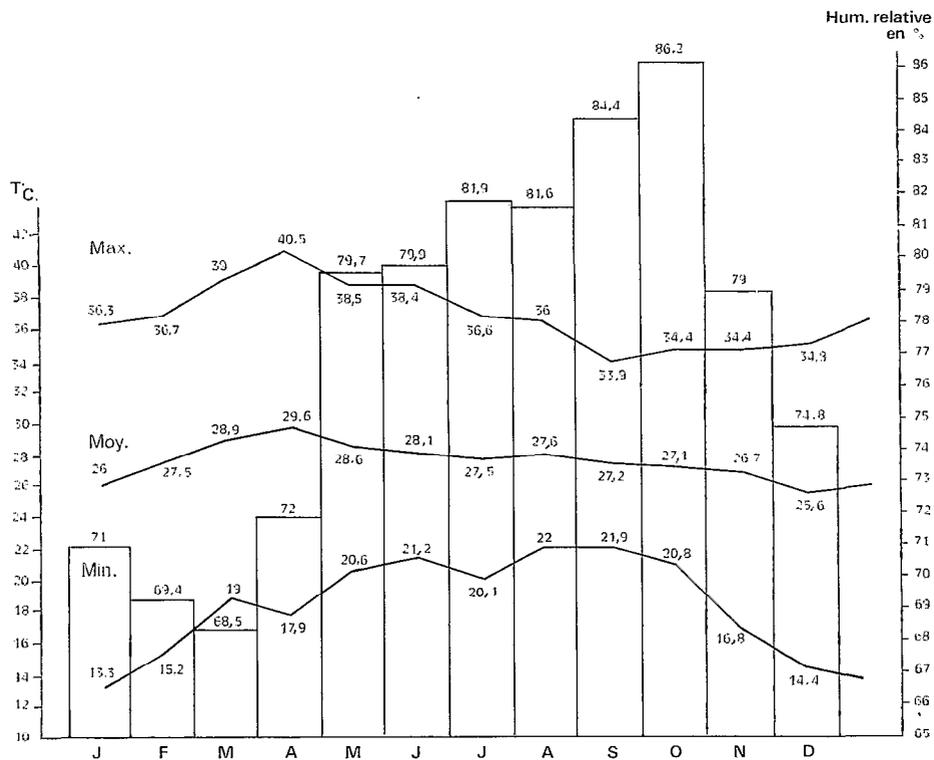


FIG. 1. — Représentation graphique du climat de la région de Phnom-Penh (cf. tabl. I). Courbes annuelles des températures (maxima absolue, moyenne vraie et minima absolue). Histogramme de l'humidité relative, en moyennes journalières.

d'appât. Quarante de ces pièges sont posés, cinq jours par semaine, à l'intérieur des habitations, ainsi qu'autour d'elles, dans les lieux encombrés.

À l'aube, les rats capturés sont apportés dans leur piège au laboratoire, à une faible distance, de quelques centaines de mètres tout au plus. L'épucage se fait après strangulation du rat dans un sac. Les puces sont identifiées et comptées. Les femelles de *X. cheopis* sont disséquées dans de l'eau salée à 4,25 %, pour l'examen des ovaires, selon la technique que nous avons décrite et utilisée dans un travail antérieur sur l'écologie des puces de Madagascar (KLEIN, 1966).

3. RESULTATS.

- 3.1. Les rats capturés.
- 3.2. La fréquence de l'infestation des rats par les puces.
- 3.3. Les indices pulicidiens.
- 3.4. La sex-ratio.
- 3.5. La composition de la population femelle de *X. cheopis* par groupes d'âge physiologique.
- 3.6. Le cycle annuel de *X. cheopis*.

3.1. Les rats capturés (tabl. II et III).

R. exulans représente la grande majorité des 3.178 rats capturés au total, à savoir 91,4 %, alors que *R. norvegicus* n'en représente que 7,9 %. De plus, 22 *R. r. molliculus* ont été capturés (0,7 %) et une série d'insectivores, *Sincus murinus* Lin., 1766, qui n'ont pas été pris en considération dans ce travail.

La grande majorité de *R. exulans* a été capturée dans les habitations de bois, généralement sur pilotis, à toiture de tôles ou de tuiles, quelquefois de feuilles de palmier. 3,1 % seulement proviennent des constructions en maçonnerie, et seulement durant la saison des pluies. Il en est de même en ce qui concerne *R. norvegicus*, dont 3,2 % proviennent des constructions en dur, et uniquement à la fin de la saison des pluies.

La densité des rats dans l'agglomération de Chruï Changvar apparaît relativement élevée. Le taux de capture, exprimé pour 100 nuits-pièges, est de 30,2 pour *R. exulans* et de 2,5 pour *R. norvegicus*, en moyenne annuelle. Le taux mensuel le plus faible se situe en saison sèche et chaude, en avril : 14,8 pour *R. exulans* et 0,2 pour *R. norvegicus*. Il est le plus élevé durant la

ECOLOGIE DES PUCES DE RATS COMMENSAUX AU CAMBODGE

première moitié de la saison des pluies, en juillet : respectivement de 45,1 et de 6,8.

Il est probable que nos techniques de piégeage aient considérablement influencé ces résultats, en faveur de *R. exulans*, du fait de la mise en place des pièges, principalement dans les maisons. La population de *R. norvegicus* est sûrement bien plus abondante, en particulier dans les terrains encombrés et humides des berges des deux fleuves, à grande densité d'habitations. Notons qu'aucun terrier de rat n'est apparent dans la zone étudiée, mis à part quelques anfractuosités de maçon-

nerie dégradées, dans les murs ou les sols cimentés, et qui sont occupées par *R. norvegicus*.

3.2. La fréquence de l'infestation des rats par les puces (tabl. II et III).

En dehors de quelques rares *Ctenocephalides felis* (Bouché), 1835, et *Ct. orientis* (Jordan) 1925, les seules puces que nous avons rencontrées sur les rats examinés sont *X. cheopis* et *X. astia*, dont la première est fortement prédominante durant toute l'année.

TABLEAU II

Variations mensuelles du taux des captures et d'infestation par les puces, chez *Rattus exulans concolor*, à Chruï Changvar, Phnom-Penh, de juin 1970 à juin 1971

Mois	Nombre examinés	Taux de capture pour 100 nuits-pièges	% parasité par les puces	Rats infestés par			
				<i>X. cheopis</i>		<i>X. astia</i>	
				nombre	en %	nombre	en %
Janvier	242	30,2	71,0	167	69,0	13	5,3
Février	138	17,2	77,5	107	77,5	0	0
Mars	177	22,1	74,0	131	74,0	4	2,2
Avril	119	14,8	82,3	97	81,5	1	0,8
Mai	178	22,2	84,2	150	84,2	0	0
Juin (1)	502	31,3	64,5	324	64,5	5	0,9
Juillet	361	45,1	74,7	260	72,0	36	9,9
Août	234	29,2	84,1	195	83,3	26	11,1
Septembre	185	23,1	71,3	129	69,7	15	8,1
Octobre	183	22,8	74,3	134	73,2	14	7,6
Novembre	348	43,5	81,0	280	80,4	26	7,4
Décembre	240	30,0	76,6	179	74,5	26	10,8
Année	2 907	30,2	76,2	2 153	75,3	166	6,4

(1) En juin 1970 : 196 *R. exulans*, dont 64,7 % sont parasités par les puces. En juin 1971 : 306 *R. exulans*, dont 63,6 % sont parasités.

3.2.1. INFESTATION DES RATS PAR *X. cheopis*.

Chez *R. exulans*, le taux d'infestation annuel est de 75,3 %. Le maximum annuel, de 84,2 %, se situe en mai, en corrélation avec l'indice *cheopis* mensuel le plus élevé chez ce rat. Le minimum annuel s'observe en septembre ou en janvier (69 %).

Chez *R. norvegicus*, l'infestation par *X. cheopis* est nettement plus fréquente, souvent de 90 ou 100 %, et le taux annuel est de 86,9 %. Le minimum annuel, de 66,6 %, est enregistré en septembre, en corrélation avec l'indice *cheopis* le plus bas de l'année.

Parmi les 22 *R. r. molliculus* examinés, 54 % seulement sont infestés par *X. cheopis*.

3.2.2. INFESTATION DES RATS PAR *X. astia*.

L'infestation des rats examinés par *X. astia* est faible : 6,4 % en moyenne annuelle chez *R. exulans* et 14,2 % chez *R. norvegicus*. Le taux mensuel le plus élevé est enregistré en août, respectivement de 11,1 % et de 36,3 %, qui est aussi le mois donnant lieu aux indices *astia* les plus élevés. De février à juin, les taux mensuels sont extrêmement bas, tout comme les indices *astia* eux-mêmes.

Parmi les 22 *R. r. molliculus* examinés, 3 seulement sont porteurs de *X. astia*, en juillet et août (13,6 %).

TABLEAU III

Variations mensuelles du taux des captures et d'infestation par les puces, chez *Rattus norvegicus*, à Chruï Changvar, Phnom-Penh, de juin 1970 à juin 1971

Mois	Nombre examinés	Taux de capture pour 100 nuits-pièges	% parasité par les puces	Rats infestés par			
				<i>X. cheopis</i>		<i>X. astia</i>	
				nombre	en %	nombre	en %
Janvier	23	2,8	82,6	19	82,6	2	8,6
Février	28	3,5	100	28	100	2	7,1
Mars	20	2,5	90	18	90	2	10
Avril	2	0,2	100	2	100	0	0
Mai	8	1	87,5	7	87,5	0	0
Juin (1)	37	2,3	78,3	29	78,3	1	2,7
Juillet	55	6,8	80	43	78,1	13	23,6
Août	11	1,3	90,9	9	81,8	4	36,3
Septembre	12	1,5	66,6	8	66,6	3	25
Octobre	13	1,6	92,3	12	92,3	3	23
Novembre	19	2,3	100	19	100	4	21
Décembre	21	2,6	85,7	18	85,7	3	14,2
Année	249	2,5	87,8	212	86,9	37	14,2

(1) En juin 1970 : 36 *R. norvegicus*, dont 28 (77,7 %) sont parasités par les puces. En juin 1971 : 1 *R. norvegicus*, parasité.

3.3. Les indices pulicidiens.

3.3.1. LES INDICES CHEOPIS (tabl. IV et V, fig. 2).

Sur 2.907 *R. exulans* examinés, on récolte 9.268 *X. cheopis*, ce qui donne lieu à un indice annuel de 3,1. Les variations mensuelles d'indice sont d'une amplitude

relativement faible, de 2,0 à 4,7. Le maximum se situe en mai et le minimum en septembre.

Sur 249 *R. norvegicus* examinés, on récolte 2.282 *X. cheopis*, ce qui donne lieu à un indice annuel de 9,1. Les variations mensuelles d'indice sont d'une amplitude relativement forte, de 6,6 à 14,3. Le maximum se situe en mars et le minimum en septembre.

TABLEAU IV

Variations mensuelles de l'abondance des puces récoltées sur *Rattus exulans concolor*, à Chruï Changvar, Phnom-Penh, de juin 1970 à juin 1971

Mois	Nombre de <i>R. exulans</i> examinés	<i>X. cheopis</i>				<i>X. astia</i>			
		Mâles	Femelles	Total	Indice	Mâles	Fem.	Total	Indice
Janvier	242	403	332	735	3,0	13	17	30	0,12
Février	138	251	164	415	3,0	0	0	0	0
Mars	177	387	253	640	3,6	0	4	4	0,02
Avril	119	201	164	365	3,0	0	2	2	0,01
Mai	178	447	391	838	4,7	0	0	0	0
Juin	502	891	711	1 602	3,2	3	3	6	0,01
Juillet	361	510	377	887	2,4	12	30	42	0,11
Août	234	353	248	601	2,5	16	24	40	0,17
Septembre	185	196	178	374	2,0	16	1	17	0,09
Octobre	183	248	208	456	2,4	11	3	14	0,07
Novembre	348	810	685	1 495	4,2	27	3	30	0,08
Décembre	240	482	378	860	3,5	13	19	32	0,13
Année	2 907	5 179	4 089	9 268	3,1	111	106	217	0,07

ÉCOLOGIE DES PUCES DE RATS COMMENSAUX AU CAMBODGE

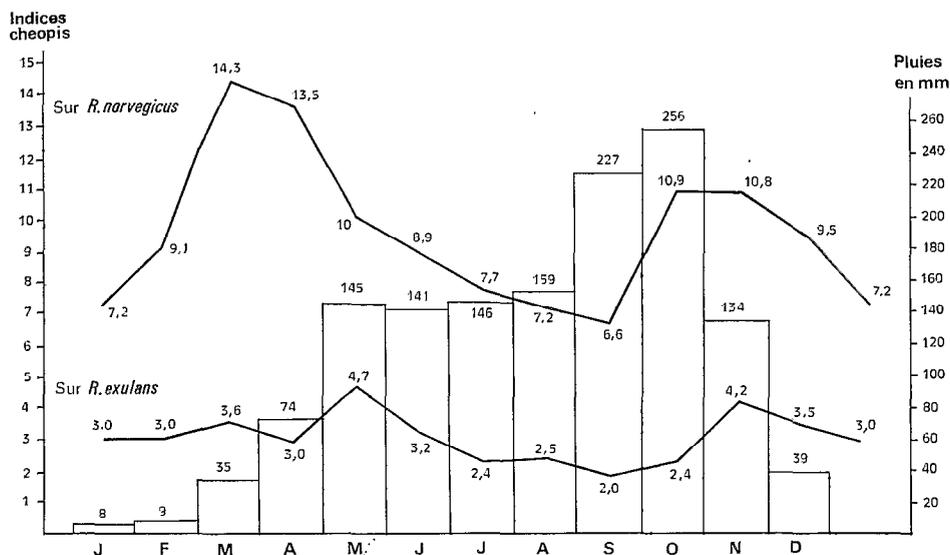


FIG. 2. — Courbes annuelles des indices *cheopis* : en haut, chez *R. norvegicus* ; en bas, chez *R. exulans* (cf. tabl. IV et V). Histogramme des précipitations mensuelles.

TABLEAU V

Variations mensuelles de l'abondance des puces récoltées sur *Rattus norvegicus*, à Chrui Changvar, Phnom-Penh, de juin 1970 à juin 1971

Mois	Nombre de <i>R. norvegicus</i> examinés	<i>X. cheopis</i>				<i>X. astia</i>			
		Mâles	Femelles	Total	Indice	Mâles	Fem.	Total	Indice
Janvier	23	111	56	167	7,2	2	4	6	0,26
Février	28	152	104	256	9,1	0	2	2	0,07
Mars	20	191	95	286	14,3	0	2	2	0,1
Avril	2	16	11	27	(13,5)	0	0	0	0
Mai	8	53	27	80	10	0	0	0	0
Juin	37	151	181	332	8,9	0	2	2	0
Juillet	55	263	161	424	7,7	3	21	24	0,43
Août	11	47	33	80	7,2	2	6	8	0,72
Septembre	12	56	24	80	6,6	4	0	4	0,33
Octobre	13	85	57	142	10,9	5	0	5	0,38
Novembre	19	105	102	207	10,8	10	2	12	0,63
Décembre	21	120	81	201	9,5	2	3	5	0,23
Année	249	1 345	937	2 282	9,1	28	42	70	0,27

Ainsi, chez ces deux rats, les courbes annuelles de l'indice *cheopis* sont caractérisées par deux sommets, l'un au début de l'année, entre mars et mai, l'autre en fin d'année, en octobre ou novembre. Entre ces deux sommets, les courbes subissent des baisses, dont la plus importante se situe de juillet à septembre, l'autre en janvier.

Notons encore que nous récoltons 49 *X. cheopis* sur les 22 *R. r. molliculus* examinés ; l'indice *cheopis* annuel chez ce rat est de 2,2.

3.3.2. LES INDICES ASTIA (tabl. IV et V, fig. 3).

Sur les mêmes nombres respectifs de rats examinés, on récolte 217 *X. astia* chez *R. exulans* et 70 chez *R.*

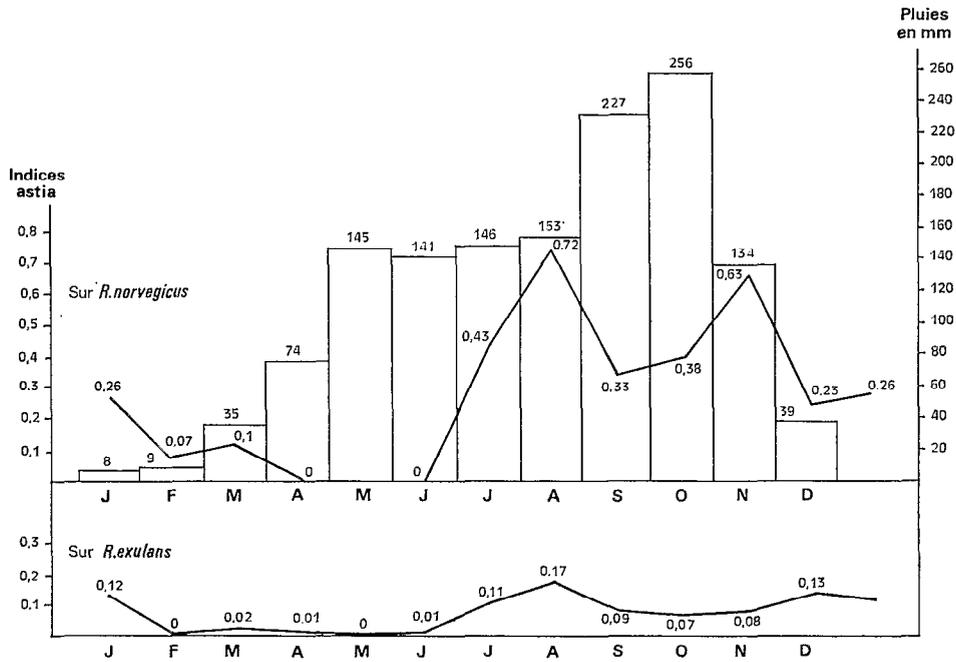


FIG. 3. — Courbes annuelles des indices *astia* : en haut, chez *R. norvegicus* ; en bas, chez *R. exulans* (cf. tabl. IV et V). Histogramme des précipitations mensuelles.

norvegicus. Les indices *astia* annuels sont respectivement de 0,07 et de 0,27. Enfin, sur les 22 *R. r. molliculus* examinés, on ne récolte que 3 *X. astia* (indice 0,13).

Les indices *astia* mensuels sont toujours inférieurs à 1, et la courbe annuelle inscrit son sommet en août. On voit, sur la figure 3, que la période optimale du cycle annuel de cette puce s'étend de juillet à janvier, c'est-à-dire sur la seconde partie de la saison des pluies et sur la saison sèche et fraîche.

3.4. La sex-ratio (tabl. VI).

La sex-ratio, chez *X. cheopis*, est durant toute l'année en faveur des mâles, dans nos enregistrements. La proportion moyenne annuelle des mâles est de 56,5 %, et leur prépondérance est la plus forte en février (60 %) et en mars (62,4 %), apparemment en liaison avec la concentration des éclosions en une grande vague de générations nouvelles, qui a lieu à cette époque.

Chez *X. astia*, au contraire, la prédominance appartient aux femelles, mais elle est faible, en moyenne annuelle de 51,6 %, et irrégulière au cours des mois.

Cette prédominance des mâles chez *X. cheopis* et des femelles chez *X. astia* a aussi été observée par les auteurs ayant travaillé à Calcutta et à Bombay, en par-

TABEAU VI

Variations mensuelles de la *sex ratio*, chez *X. cheopis*, récoltées sur les rats commensaux à Chruï Changvar, Phnom-Penh, de juin 1970 à juin 1971

Mois	Nombre de <i>X. cheopis</i> examinées	Mâles en %	Femelles en %
Janvier	902	57,0	43,0
Février	671	60,0	40,0
Mars	926	62,4	37,6
Avril	392	55,4	44,6
Mai	919	54,5	45,5
Juin	1 932	53,6	46,4
Juillet	1 317	58,8	41,2
Août	708	58,9	41,1
Septembre .	456	55,5	44,5
Octobre ...	598	55,7	44,3
Novembre .	1 707	53,8	46,2
Décembre .	1 061	56,7	43,3
Année	11 589	56,5	43,5

ticulier par WEBSTER et coll. (1930), RAO (1941), DEORAS et coll. (1958) et MITCHELL (1971) ; une exception concerne *X. cheopis*, dans les observations de SEAL et coll. (1961), à Calcutta.

3.5. La composition de la population de *X. cheopis* par groupes d'âge physiologique (tabl. VII et VIII, fig. 4 et 5).

MALES.

5.851 mâles de *X. cheopis* ont été examinés et ne comportaient aucun néonate. 22 jeunes, ayant encore les téguments clairs et la plaque pénienne faiblement sclérifiée, ont été observés, ne représentant que 0,05 % des mâles.

FEMELLES.

4.426 femelles de *X. cheopis* ont été disséquées et réparties en cinq groupes d'âge physiologique, conformément à la classification proposée par PROKOPIEV (1958), à savoir : groupe I, néonates ; II, nullipares nourries ; III, unipares ; IV, paucipares ; V, multipares. De plus, nous simplifions plus loin cette classification en trois grands groupes, à savoir ceux des femelles jeunes, d'âge mûr et âgées, parmi lesquelles les premières comprennent les groupes initiaux I à III, et les deux autres, respectivement, les groupes IV et V. On pourra ainsi

mieux saisir et représenter l'importance relative du rajeunissement ou du vieillissement de la population, dont l'un ou l'autre prédomine ou qui s'équilibrent au cours du cycle annuel.

GROUPE I.

Ce groupe est très faiblement représenté dans nos enregistrements, 0,4 % en moyenne annuelle, et fait totalement défaut, irrégulièrement durant six mois.

Il est évident que les néonates aussi bien mâles que femelles se maintiennent dans le biotope, jusqu'au moment où l'agressivité et l'opportunité les amènent à prélever un repas sanguin sur l'hôte. Ils passent ainsi instantanément à l'âge physiologique suivant. Il y a, par conséquent, très peu de chances de rencontrer des néonates sur les rats.

GROUPE II.

Les nullipares nourries sont également peu représentées dans la population examinée, 5,2 % seulement en moyenne annuelle.

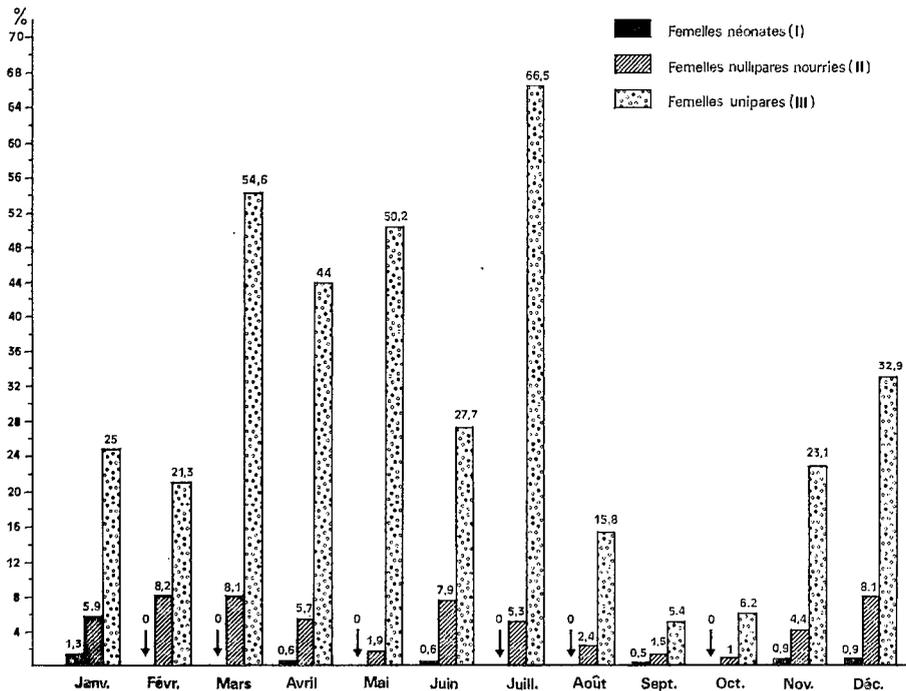


FIG. 4. — Histogrammes mensuels de l'importance relative des groupes d'âge physiologique, I (néonates), II (nullipares nourries) et III (unipares), chez les femelles jeunes de *X. cheopis*. Les pourcentages portent sur l'ensemble des groupes d'âge physiologique, de I à V (cf. tabl. VII).

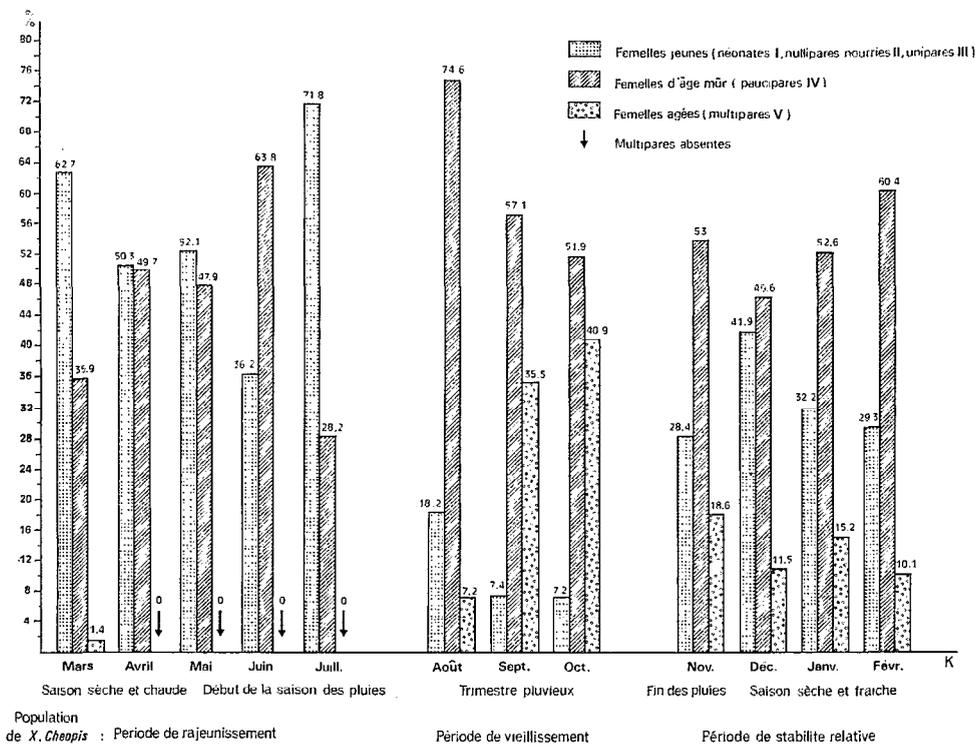


Fig. 5. — Histogrammes mensuels de l'importance relative des groupes d'âge physiologique, jeunes (I à III), d'âge mûr (IV, ou paucipares) et âgés (V, ou multipares), chez les femelles de *X. cheopis* (cf. tabl. VII et VIII).

On a séparé les 3 types d'histogrammes mensuels qui correspondent respectivement aux 3 périodes écologiques du cycle annuel de *X. cheopis* :

- période de rajeunissement intense, de mars à juillet ;
- période de vieillissement intense, d'août à octobre ;
- période de stabilité relative, de novembre à février.

TABLEAU VII

Importance relative des différents groupes d'âge physiologique et ses variations mensuelles, observées chez les femelles de *X. cheopis*, récoltées sur les rats commensaux, à Chruï Changvar, Phnom-Penh, de juin 1970 à juin 1971 (en %)

Mois	Nombre de <i>X. cheopis</i> examinées	Groupes d'âge physiologique				
		I néonates	II nullipares nourries	III unipares	IV paucipares	V multipares
Janvier	388	1,3	5,9	25	52,6	15,2
Février	268	0	8,2	21,3	60,4	10,1
Mars	348	0	8,1	54,6	35,9	1,4
Avril	175	0,6	5,7	44	49,7	0
Mai	418	0	1,9	50,2	47,9	0
Juin	354	0,6	7,9	27,7	63,8	0
Juillet	525	0	5,3	66,5	28,2	0
Août	291	0	2,4	15,8	74,6	7,2
Septembre	203	0,5	1,5	5,4	57,1	35,5
Octobre	208	0	1	6,2	51,9	40,9
Novembre	789	0,9	4,4	23,1	53	18,6
Décembre	459	0,9	8,1	32,9	46,6	11,5
Année	4 426	0,4	5,2	33,5	50,3	10,6

TABLEAU VIII

Importance relative des groupes d'âge physiologique, jeune, d'âge mûr et âgé, et ses variations mensuelles et périodiques, observées chez les femelles de *X. cheopis*, récoltées sur les rats commensaux, à Chruï Changvar, Phnom-Penh, de juin 1970 à juin 1971 (en %)

Mois ou Périodes	<i>X. cheopis</i>		
	Jeunes I à III	Groupes d'âge physiologique	
		D'âge mûr IV	Agés V
Mars	62,7	35,9	1,4
Avril	50,3	49,7	0
Mai	52,1	47,9	0
Juin	36,2	63,8	0
Juillet	71,8	28,2	0
Mars à juillet	56,5	43,1	0,2
Août	18,2	74,6	7,2
Septembre	7,4	57,1	35,5
Octobre	7,2	51,9	40,9
Août à octobre	11,8	62,8	25,3
Novembre	28,4	53	18,6
Décembre	41,9	46,6	11,5
Janvier	32,2	52,6	15,2
Février	29,3	60,4	10,1
Novembre à février	32,5	52,4	15,0

La durée de cet âge physiologique, dans de bonnes conditions alimentaires, est également réduite, puisque la maturation des œufs s'effectue alors en 22-24 h (CHARAS, 1965) et que la première ponte amène ces femelles à l'âge physiologique suivant.

Toutefois, la présence permanente de femelles du groupe II montre que les éclosions d'adultes se poursuivent durant toute l'année. Leur taux est relativement élevé, environ de 8 %, en février-mars, en juin ainsi qu'en décembre, périodes où les éclosions d'adultes sont par conséquent les plus abondantes. Par contre, ce taux est particulièrement réduit d'août à octobre (1 à 2 %), durant les mois qui présentent les plus fortes précipitations.

GROUPE III.

Les femelles unipares représentent 33,5 % de la population examinée. Les follicules vides, blancs et peu rétractés, témoignent de la jeunesse de ces femelles dans l'activité reproductrice.

De mars à juillet, ce groupe représente, avec quelques fluctuations, la majorité de la population examinée, et son sommet annuel se situe en juillet (66,5 %). Le taux des unipares chute en août, comme celui du groupe précédent, et atteint son minimum annuel, de 5 ou 6 %, en septembre et octobre.

GROUPE IV.

Les femelles paucipares, à corps relictuels jaune clair, sont en pleine activité reproductrice et constituent la grande masse de la population examinée au cours de l'année, à savoir 50,3 %.

Cette prévalence est due à la durée importante de cet âge physiologique, même dans de bonnes conditions alimentaires, puisqu'il s'étend sur la majorité des cycles ovulaires ayant lieu au cours de la vie des femelles. Elle est due aussi à l'intense activité alimentaire de ces femelles, qui augmente la fréquence de leurs séjours sur l'hôte.

Leur taux mensuel est élevé en janvier-février, puis d'avril à juin, ensuite d'août à novembre, marquant ainsi la succession des vagues de générations nouvelles arrivant à l'âge mûr et dont l'apparition est esquissée dans les fluctuations des groupes II et III. Notons que le maximum annuel du groupe IV (74,6 %) est enregistré en août, et le minimum (35,9 %) en mars.

GROUPE V.

Les femelles multipares, à corps relictuels foncés, ne représentent que 10,6 % de la population annuelle examinée, mais manifestent de fortes variations de leur taux mensuel.

Il ne fait pas de doute que ce groupe est proportionnellement moins représenté sur les hôtes que les deux groupes précédents, du fait de la diminution de l'agressivité et de la motilité de ces femelles, en liaison avec le ralentissement ou l'arrêt de la fonction reproductrice et leur fatigue physiologique.

Néanmoins, la rareté ou l'absence totale des multipares durant cinq mois de l'année, de mars à juillet, c'est-à-dire durant la période la plus chaude de l'année, ne peut être due qu'à une mortalité élevée et à un raccourcissement considérable de la longévité.

Par contre, les multipares sont fortement représentées, en septembre et octobre (35,5 % et 40,9 %), au cœur de la saison des pluies, en liaison avec le vieillissement de la vague importante de générations, qui a son sommet au groupe IV, le mois précédent, en août. Cette vague bénéficie alors de conditions d'existence plus favorables à la longévité, grâce à une humidité élevée et des températures en baisse.

Par la suite, le groupe des multipares maintient son taux au-dessus de 10 % jusqu'en février, proportion qui semble normale pour une population bien équilibrée.

3.6. Le cycle annuel de *X. cheopis*.

Pour la compréhension du cycle annuel de *X. cheopis*, dans les conditions écologiques étudiées, nous disposons de la courbe annuelle des indices d'abondance, ainsi que des histogrammes mensuels, représentant la composition de la population étudiée, deux graphiques, que nous pouvons interpréter en fonction des facteurs climatiques.

Les difficultés que nous rencontrons dans ces interprétations résident dans le fait, comme nous l'avons déjà mentionné dans l'introduction, que nos enregistrements ne concernent qu'une fraction de la population totale, dont la distribution est dominée surtout par la fonction alimentaire. La dynamique de cette fraction de population est la résultante de trois forces biologiques, qui sont les éclosions d'adultes, la mortalité et les déplacements d'individus. Ceux-ci sont continus, s'effectuant entre l'hôte, son gîte et le milieu environnant. Ils sont fortement orientés par les fonctions vitales, telles que les fonctions alimentaire, reproductrice ou simplement motrice ; celle-ci, en particulier, est motivée par l'agressivité, la fuite ou la tendance au repos relatif, dans la fourrure de l'hôte ou dans le biotope. Ces déplacements non soumis au hasard provoquent des variations dans l'abondance relative des diverses fractions de la population pulicidienne totale. Ainsi, la fraction que nous étudions à partir des hôtes subit des variations quantitatives, qui sont indépendantes des taux d'éclosion et de mortalité. Ceux-ci sont, par conséquent, difficiles à apprécier à leur juste valeur, à partir de la courbe d'indices et des représentations de la composition de la population.

3.6.1. INTERPRÉTATION DE LA COURBE DES INDICES *cheopis* (fig. 2).

Les indices *cheopis* très élevés, que l'on enregistre durant quatre mois, de mars à juin, correspondent à la période des plus hautes températures annuelles. Les moyennes sont alors supérieures à 28°, et les maxima se situent entre 38°5 et 40°5. La saison chaude et sèche, ainsi que le début de la saison des pluies, sont par conséquent favorables à une augmentation de la population, par l'élévation du taux des éclosions.

La chute d'indice, qui débute déjà en juin, s'accroît avec la progression de la saison des pluies, jusqu'en octobre. Durant cette période, l'hygrométrie relative moyenne dépasse 80 %, et les températures baissent notablement, les moyennes au-dessous de 28° et les maxima jusqu'à 33°9.

Il ne fait pas de doute que cette période est défavorable aux stades préimaginaux, du fait de l'excès d'humidité dans le biotope. A cette époque, tous les milieux naturels insuffisamment aérés sont totalement envahis par les moisissures et les champignons, ennemis naturels des larves de puces, et sont soumis à la décomposition.

La remontée précoce de la courbe d'indice, en octobre, au plus fort des précipitations annuelles, au moins chez *R. norvegicus*, apparaît paradoxale. Elle ne peut pas être en corrélation directe avec les facteurs climatiques, et elle ne correspond pas non plus à une intensification des éclosions, comme nous le verrons, grâce à l'analyse de la composition de la population examinée au cours de ce mois.

Les indices à nouveau élevés, en novembre et décembre, sont en liaison avec le début de la saison sèche et fraîche, caractérisé par une chute de l'humidité relative moyenne jusqu'à 75 % et la persistance de températures favorables aux éclosions.

En janvier, la nouvelle chute d'indice est corrélative de la baisse de la température moyenne jusqu'à 26° et de la minima jusqu'au minimum absolu annuel de 13°3.

3.6.2. INTERPRÉTATION DES HISTOGRAMMES MENSUELS DE LA COMPOSITION DE LA POPULATION FEMELLE DE *X. cheopis*, PAR GROUPES D'ÂGE PHYSIOLOGIQUE (fig. 4 et 5).

Les histogrammes mensuels, représentatifs de la composition de la population femelle examinée au cours de l'année, peuvent être classés en trois types distincts et successifs :

— Le type caractéristique d'un rajeunissement de la population. Les femelles jeunes sont prévalentes et les âgées sont rares ou absentes. Ce type d'histogramme s'observe durant cinq mois, de mars à juillet.

— Le type caractéristique d'un vieillissement de la population. Les femelles d'âge mûr sont fortement prédominantes, les âgées sont bien représentées, mais les jeunes sont rares. Ce type d'histogramme s'observe durant trois mois, d'août à octobre.

— Le type caractérisé par un équilibre relatif entre les femelles jeunes et les âgées, de part et d'autre des femelles d'âge mûr. Il prévaut de novembre à février.

Nous pouvons ainsi nettement distinguer trois périodes successives dans le cycle annuel de *X. cheopis*, dans les conditions écologiques étudiées.

a) *Période de rajeunissement intense.*

De mars à juillet, la prévalence des femelles jeunes (56,5 %) atteste l'existence d'abondantes éclosions d'adultes, dans le biotope, durant cette période. A son niveau, l'humidité doit être alors sans excès, même durant les premiers mois de la saison des pluies, et la température y est assez voisine de la température moyenne, c'est-à-dire d'environ 26 ou 27°, température optimale pour le développement préimaginal.

Il est très vraisemblable qu'au début de cette période le nombre des éclosions soit considérablement accru, du fait de l'émergence presque simultanée de nombreux adultes, qui sont restés en quiescence à l'intérieur de leur cocon, durant les mois plus frais qui précèdent. Cette hypothèse est conforme à la conception de IOFF (1941), au sujet de l'abondance saisonnière des puces, par concentration des éclosions sur une saison particulière.

Ces éclosions, retardées et concentrées, provoquent un accroissement subit de la population, qui s'inscrit dans la courbe d'indice par son sommet annuel. Un surcroît dans l'agressivité, en liaison avec la surpopulation pulicidienne ou bien avec les températures élevées, peut également contribuer à l'élévation des indices d'abondance, à cette époque.

Ainsi apparaît la première grande vague de générations nouvelles, que l'on trouve aux premiers âges physiologiques de février à avril, lors de l'élévation de température de la saison chaude et sèche. Elles atteignent l'âge III de mars à mai et l'âge IV d'avril à juin.

Une seconde vague de générations nouvelles, descendantes des précédentes, apparaît en juin et juillet, sur un fond d'éclosions permanentes. Elles se manifestent par l'augmentation de l'importance relative du groupe II en juin, puis du groupe III en juillet, enfin du groupe IV en août.

Il n'est pas vraisemblable que la rareté des femelles âgées en mars, puis leur disparition de la fourrure des hôtes d'avril à juillet soient dues à un repli du groupe V dans les nids de rats, à l'abri des excès de chaleur et de sécheresse. Ces femelles ne pourraient y

survivre, durant l'été tropical, sans une alimentation régulière et fréquente. Leur disparition est due, sans aucun doute, à une forte mortalité et à un raccourcissement important de la longévité, à cette époque où les températures sont très élevées et où l'humidité relative est faible, en permanence ou de façon intermittente.

La mortalité frappe probablement à divers degrés tous les groupes d'adultes, mais le plus sévèrement celui des individus âgés, amputant totalement la population de son groupe V. Dans ces conditions et à juger d'après la succession des sommets dans l'importance relative des groupes d'âge croissant, c'est-à-dire d'après la vitesse du vieillissement physiologique, on peut estimer la longévité des individus de la première vague de générations à deux ou trois mois seulement.

Il en résulte une chute rapide de l'indice *cheopis* à partir de juin, malgré l'intensité des éclosions d'adultes à cette époque.

A cette chute contribue également l'accroissement considérable de la densité des hôtes en juin et surtout en juillet, à juger d'après l'augmentation des taux mensuels de capture.

b) *Période de vieillissement intense.*

D'août à octobre, l'importance relative des femelles jeunes (11,8 %) est fortement déprimée. Les éclosions d'adultes sont alors manifestement réduites, en corrélation avec l'excès d'humidité qui caractérise ce trimestre pluvieux au cœur de la mousson d'été. C'est la période critique du cycle annuel, au cours de laquelle le rajeunissement de la population subit un coup d'arrêt, du fait d'une mortalité préimaginale très élevée.

Le groupe V, des femelles âgées, fait sa réapparition et prend une importance croissante en liaison avec le vieillissement de la seconde vague de générations nouvelles. Nées en juin et juillet, celles-ci parviennent à l'âge ultime en septembre et octobre, grâce à des conditions d'humidité élevée et de température relativement basse. Leur longévité est par conséquent considérablement augmentée par rapport à celle des générations précédentes et peut être évaluée à quatre ou cinq mois.

Mais la longévité accrue et le passage durant cette période d'une importante vague de générations, parvenant aux deux derniers âges à cette époque, ne compensent pas l'insuffisance des éclosions. Il en résulte que la courbe d'indice poursuit sa décroissance et qu'elle atteint son minimum annuel en septembre.

Sa remontée en octobre, forte chez *R. norvegicus*, relativement faible chez *R. exulans*, ne s'explique pas par une reprise des éclosions, qui restent très réduites durant ce mois qui est celui des plus fortes précipitations annuelles. Elles peuvent tenir à des changements dans le comportement de l'hôte, qui modifie ses gîtes ou ses déplacements, face à l'excès d'humidité, voire même à l'inondation de son biotope. Dans ces conditions, les

puces peuvent aussi se réfugier davantage dans la fourrure de l'hôte et augmenter ainsi proportionnellement la portion de population se trouvant sur celui-ci.

c) Période de stabilité relative.

De novembre à février, l'importance relative des femelles jeunes est moyenne (32,5 %). Les éclosions d'adultes sont, par conséquent, à nouveau intensifiées et elles provoquent l'apparition d'une troisième vague annuelle de générations nouvelles, particulièrement sensible en décembre. Les conditions d'existence des stades préimaginaux sont alors vraisemblablement améliorées, grâce à la chute de l'hygrométrie relative moyenne au-dessous de 80 % et la persistance de températures favorables.

En novembre, le taux du groupe V, des femelles âgées, subit une baisse brutale, ce qui nous confirme l'extinction de la vague de générations, dont nous avons suivi le vieillissement de juin à octobre.

Par la suite, le taux de ce groupe se maintient à un niveau moyen de 18 à 10 % jusqu'en février. Un vieillissement normal assure par conséquent, à cette époque, une longévité moyenne, qui doit être de l'ordre de trois ou quatre mois.

Les conditions climatiques, durant la saison sèche et fraîche, ne sont pas défavorables à la vie de l'espèce, ni dans le gîte de l'hôte, ni dans le milieu extérieur. Mais elles ne permettent pas de rajeunissement excédentaire, sauf peut-être en décembre, ni ne provoquent de mortalité excessive. La population adulte est dans un état de stabilité relative et ses histogrammes mensuels d'âge physiologique sont remarquablement équilibrés, sans grandes variations, de novembre à février. Ils sont caractérisés par un groupe d'âge jeune, faisant contre-poids au groupe âgé, de part et d'autre du groupe central, d'âge mûr.

Les oscillations de la courbe des indices *cheopis* durant cette période ne reflètent pas cette stabilité de population. Elles indiquent un sommet d'abondance en novembre et un minimum en janvier. En fait, le rajeunissement le plus intense a lieu en décembre (femelles jeunes, 41,9 %) et le plus faible en novembre (28,4 %).

Par conséquent, les indices élevés en novembre ne peuvent s'expliquer, comme nous l'avons déjà vu en ce qui concerne le sommet d'indice en octobre chez *R. norvegicus*, que par une augmentation de la proportion de la population de *X. cheopis* se trouvant sur l'hôte. Cette augmentation de l'abondance relative des puces dans la fourrure de l'hôte se produit sous l'influence de la dégradation des gîtes de rats et du comportement particulier de l'hôte à cette saison, en ce qui concerne ses déplacements et sa recherche de gîtes nouveaux. On notera, à ce sujet, que les captures de rats, faites dans les constructions en maçonnerie, ont eu lieu exclusivement à la fin de la saison des pluies.

Quant à la chute de l'indice *cheopis* en décembre et en janvier, elle ne peut être due, en l'absence de facteur de mortalité particulier, qu'à un mouvement de population, en sens inverse du précédent et qui vient augmenter la proportion de puces se trouvant dans les nids. Ce mouvement se produit sous l'influence des températures les plus basses de l'année, qui diminuent l'agressivité et la motilité des puces. L'influence du comportement de l'hôte à cette saison est également certaine, principalement en ce qui concerne l'aménagement de ses nids ou abris et le degré de leur fréquentation.

4. DISCUSSION.

X. astia ne représente que 2,4 % des puces récoltées et elle est pratiquement absente durant la saison sèche et chaude. Elle n'est bien représentée que de juillet à janvier, période qui est encore coupée par une dépression en septembre-octobre, correspondant aux plus fortes précipitations annuelles. Les auteurs ayant travaillé en Inde, en particulier KING *et coll.* (1931), RAO (1941), MITCHELL (1971), ont également noté des indices *astia* plus élevés en saison fraîche et un déclin au cours de la saison de mousson. Le sommet d'abondance, que nous observons en août, au début du trimestre très pluvieux, est toutefois assez particulier.

Les indices *cheopis*, que nous enregistrons, sont élevés, surtout chez *R. norvegicus* (maximum annuel 14,3 et moyenne 9,1) et aussi chez *R. exulans* (respectivement 4,7 et 3,1). La courbe annuelle d'abondance a son sommet au début de l'année, entre mars et mai, et son minimum au cœur de la saison des pluies, en septembre.

Ces chiffres et cette courbe sont comparables à ceux qui ont été enregistrés d'une façon générale au Sud-Viêt-nam, en milieu endémique de peste, en particulier par CADET (1917), HÉRIVAUX *et coll.* (1948), NGUYEN VAN AI (1963 et 1965) et MARSHALL *et coll.* (1967). L'influence favorisante de la saison sèche et déprimante de la saison des pluies sur les indices *cheopis* a fait aussi ailleurs en région orientale l'objet de nombreuses observations, en particulier à Ceylan et Java, par HIRST (1927 *a* et *b*, et 1953 *a*), à Calcutta, par RAO (1941), SEAL (1960 *a* et *b*), SEAL *et coll.* (1961) et MITCHELL (1971), en Thaïlande, par ELBEL *et coll.* (1957), en Malaisie et à Singapour, par TRAUB *et coll.* (1970).

La corrélation existant entre les variations d'indices *cheopis*, l'importance des pluies et la fréquence des cas pesteux, a été mise en évidence au Sud-Vietnam, en premier lieu, par CADET (1917), lors de l'épidémie pesteuse de Phan Thiêt de 1916. BROOKS (1917) faisait la même observation, à cette époque, en Inde. La conception de THOMPSON *et coll.* (1903), nettement formulée par BURNETT HAM (1907), au sujet de l'influence des

changements climatiques sur la prévalence des puces vectrices de peste, puis les travaux de l'INDIAN PLAGUE COMMISSION (1908) et de BACOT (1914) sur la biologie de *X. cheopis* avaient éveillé, à cette époque historique, l'intérêt des corrélations écologiques et épidémiologiques. Les épidémiologistes américains de Saïgon, MARSHALL *et coll.* (1967), CAVANAUGH *et coll.* (1968), et OLSON (1969), ont confirmé que la saison de peste est rythmée au Sud-Vietnam par la saison des pluies. La période épidémique principale est la saison sèche et chaude, de février à mai, et une recrudescence se produit après la saison des pluies, en décembre, sur un fond d'endémie permanente. OLSON (1970) a établi des relations mathématiques entre les indices *cheopis*, l'infection pesteuse chez l'homme et le rat d'une part, et l'importance des pluies au Sud-Vietnam d'autre part.

Mais les pluies ne constituent pas le seul facteur limitant de la population de *X. cheopis* et leur influence dépressive ne s'exerce pas durant les trois premiers mois de la saison des pluies, pendant lesquels elles ne sont pas encore excessives. Les éclosions d'adultes se poursuivent intensivement jusqu'en juillet, dans nos observations, malgré l'augmentation considérable de l'humidité depuis le mois de mai.

Ce sont d'abord les températures élevées qui réduisent les indices *cheopis*, en décimant la population adulte, conformément à la règle générale mise en évidence par BACOT et MARTIN (1924) ; on sait que, selon celle-ci, une élévation de température, à déficit de saturation en humidité constant, réduit considérablement la longévité de *X. cheopis*. Cette action limitante de la température ne s'exerce ici qu'en dehors des nids de rats, où elle agit en liaison avec un déficit de saturation de l'air en vapeur d'eau, qui est très élevé en saison sèche et chaude. De mai à juillet et même en août, les températures sont encore relativement élevées et les pluies sont encore très espacées ; le déficit de saturation de l'air doit encore être considérable à certaines heures de la journée et son action, combinée à celle de la température, doit s'exercer sur les individus séparés de leur hôte.

Dans certaines régions de l'Inde, en particulier dans le sud-est de la péninsule, c'est aussi l'influence limitante de la température qui est nettement prépondérante sur le déterminisme de la répartition et de l'abondance de *X. cheopis*, ainsi que de la périodicité de la saison de peste (KING *et coll.*, 1931 ; GEORGE *et coll.*, 1934 ; HIRST, 1953 *b* ; SEAL, 1960 *a* et *b*). C'est souvent la saison des plus fortes chaleurs qui y stoppe les épidémies de peste et non la saison des pluies. L'influence de la température sur le processus épidémiologique est évidemment complexe, agissant aussi bien sur l'écologie et le développement des puces vectrices que sur le processus de transmission, en particulier sur le mécanisme du blocage proventriculaire (CAVANAUGH, 1971).

5. CONCLUSION.

Nos observations sur les rats commensaux de l'homme et leurs puces parasites, à Chruï Changvar, dans la banlieue de Phnom-Penh, montrent qu'il existe, dans une telle agglomération peu urbanisée, une importante population murine commensale, fortement infestée par *X. cheopis* et accessoirement par *X. astia*.

Le cycle annuel de *X. cheopis*, dans les conditions écologiques étudiées, est caractérisé par une reproduction continue, rythmée par plusieurs grandes vagues d'éclosions d'adultes. La première, en saison sèche et chaude, est la plus importante. Elle est déclenchée par une forte élévation de température, qui se produit de février à avril, associée à une humidité relative favorable, sans excès. Ces premières générations produisent une descendance, dont la grande masse forme la seconde vague annuelle, apparaissant en juin et juillet. Après la saison des pluies, en décembre, apparaît une troisième vague, sur un fond d'éclosions permanentes.

Le facteur limitant essentiel de la population adulte est la température élevée, qui frappe très sévèrement toutes les générations de mars à juillet, probablement par déshydratation par voie respiratoire, lorsque les individus sont séparés de leur hôte.

Le même facteur est favorisant pour le développement préimaginal, en accélérant la métamorphose et en favorisant les éclosions d'adultes. Cet effet produit un rajeunissement considérable de la population, qui compense largement la mortalité très élevée chez les adultes et leur longévité réduite à cette époque.

Le facteur limitant de la population préimaginale est l'excès d'humidité, qui détruit les larves dans le biotope, d'août à octobre, très vraisemblablement du fait de l'invasion de ce milieu par les moisissures. Inversement, l'humidité très élevée est bénéfique pour la population adulte, dont la longévité est considérablement augmentée à cette époque. La prolongation de longévité et la raréfaction des éclosions conjuguent leur effet pour provoquer un vieillissement considérable de la population.

Le jeu de ces deux facteurs, température et humidité, simultanément limitants et favorisants, respectivement pour l'une ou l'autre des populations imaginale et préimaginale, est très discret et tempéré en saison sèche et fraîche, du fait de la valeur moyenne de tous les facteurs climatiques, à cette saison, en milieu tropical. Il n'en résulte toutefois pas des conditions d'existence particulièrement favorables, ni pour la population préimaginale, du fait des températures relativement basses, ni pour la population adulte, du fait de l'hygrométrie relative insuffisante, dès que la température vient à s'élever. Le rajeunissement et l'abondance de la population adulte restent par conséquent très limités. Ces conditions très moyennes pour l'ensemble de la popu-

lation de *X. cheopis*, stades jeunes et adultes, représentent probablement un optimum écologique pour l'espèce, qui donne lieu à la population la plus équilibrée, au cours de son cycle annuel.

REMERCIEMENTS.

Nous assurons de notre gratitude M. Y. GOUÉFFON, Directeur de l'Institut Pasteur du Cambodge, grâce auquel ce travail a pu être fait. Nos remerciements vont également à MM. P. GRENIER et R. TAUFFLIEB, qui ont bien voulu revoir notre manuscrit.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 31 mai 1972.

BIBLIOGRAPHIE

- BACOT (A. W.), 1914. — A study of the bionomics of the common rat fleas and other species associated with human habitation, with special reference to the influence of temperature and humidity. *J. Hyg., Plague Suppl.*, **11**, 447-654.
- BACOT (A. W.), MARTIN (C. J.), 1924. — The respective influence of temperature and moisture upon the survival of the rat flea *X. cheopis* away from its host. *J. Hyg.*, **23**, 98-105.
- BROOKS (R. St. J.), 1917. — The influence of saturation deficiency and of temperature on the course of epidemic plague. *J. Hyg.*, **15**, *Plague Suppl.*, **5**, 881-899.
- BURNETT HAM (A.), 1907. — *Report on Plague in Queensland, 1900-1907.*
- CADET (G.), 1917. — La peste dans le Sud-Annam. Diverses espèces de rats et de puces. *Bull. Soc. Path. exot.*, **10**, 41-65.
- CAVANAUGH (D. C.), 1971. — Specific effect of temperature upon transmission of the plague bacillus by the oriental rat flea, *Xenopsylla cheopis*. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **20** (2), 264-273.
- CAVANAUGH (D. C.), DANGERFIELD (H. G.), HUNTER (D. H.), JOY (R. J. T.), MARSHALL (J. D.), QUY (D. V.), VIVONA (S.) et WINTER (P. E.), 1968. — Some observations on the current plague outbreak in the Republic of Vietnam. *Am. J. Publ. Hlth.*, **58** (4), 742-752.
- CHATAS (I. F.), 1965. — Biologie de quelques espèces de puces, en relation avec leur importance épidémiologique. *Epidem. i epizoot. osobo opasnih infekts., Meditsina*, Moscou, 205-227.
- DEORAS (P. J.), GOKHALE (M. S.), 1958. — Studies on Bombay rats. 3. Some observations on the flea parasites of Bombay rats. *J. Univ. Bombay*, **27**, 118-129.
- ELBEL (R. E.), THAINUEA (M.), 1957. — A flea and rodent control program for plague prevention in Thailand. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **6**, 280-293.
- GEORGE (P. V.), WEBSTER (W. J.), 1934. — Plague inquiry in the Cumbum Valley, South India. *Ind. J. Med. Res.*, **22**, 77-104.
- HERIVAUX (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. *Bull. Soc. Path. exot.*, **41** (1-2), 47-59.
- HIRST (L. F.), 1927 a. — Rat-flea survey and their use as a guide to plague preventive measures. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **21**, 87-104.
- HIRST (L. F.), 1927 b. — Researches on the parasitology of plague. Part 2. *Ceylon J. Sci. Sect. D*, **1**, 279-455.
- HIRST (L. F.), 1953 a. — The seasonal periodicity of plague. In *The conquest of plague. X, The temporal spread of plague*, p. 260-280, Clarendon Press, Oxford.
- HIRST (L. F.), 1953 b. — The spread of plague in the East Indies. *Ibid.*, **XII**, *Territorial immunity to plague*, p. 348-371.
- INDIAN PLAGUE COMMISSION, 1908. — On the seasonal prevalence of plague in India. *J. Hyg., Plague Suppl.*, **8**, 266-301.
- IOFF (I. G.), 1941. — Problems in the ecology of fleas connected with their importance in epidemiology. *Pyatigorsk, Ordzhonik Kraev. Izd.*, 116 p.
- KING (H. H.), PANDIT (C. G.), 1931. — A summary of the rat-flea survey of the Madras Presidency with a discussion on the association of flea species with climate and with plague. *Ind. J. Med. Res.*, **19**, 357-392.
- KIYOU-BONTHONN, 1965. — Le climat du Cambodge. *Publ. Serv. Météorol.*, Phnom-Penh, 239 p.
- KLEIN (J. M.), 1966. — Données écologiques et biologiques sur *Synopsyllus fonquerniei* Wag. et Roub., 1932 (*Siphonaptera*), puce du rat péri-domestique, dans la région de Tananarive. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd. Parasitol.*, **4** (8), 3-29.
- KLEIN (J. M.), 1971. — La faune des puces du Cambodge (*Siphonaptera*). *Ibid.*, **9** (3), 223-238.
- MARSHALL (J. D.), OUY (D. V.), GIBSON (F. L.), DUNG (T. C.) et CAVANAUGH (D. C.), 1967. — Ecology of plague in Vietnam. Commensal rodents and their fleas. *Milit. Med.*, **132** (11), 896-903.
- MITCHELL (C. J.), 1971. — Relative abundance of rats and their ectoparasites in two grain warehouses in Calcutta, India, during 1964-1965. *J. Med. Ent.*, **8** (1), 56-61.

- NGUYEN VAN AI, 1963. — Situation de la peste au Sud-Viêt-nam. *Rapp. An. Fonct. Institut Pasteur Viêt-Nam*, 34-56.
- NGUYEN VAN AI, 1965. — Contrôle des rongeurs et de leurs ectoparasites. *Ibid.*, 52-56.
- OLSON (W. P.), 1969. — Rat-flea indices, rainfall and plague outbreaks in Vietnam, with emphasis on the Pleiku area. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, **18** (4), 621-628.
- OLSON (W. P.), 1970. — Rainfall and plague in Vietnam. *Intern. J. Biometeorol.*, **14** (4), 357-360.
- PROKOPIEV (V. N.), 1958. — Méthode de détermination de l'âge physiologique des femelles d'*Oropsylla silantiewi* Wag. et variations saisonnières de la composition par âge de la population de puces. *Izv. Irkutsk. gos. Nauk. Issl. Protiv. Inst. Sibiri i Daln. Vost.*, **17**, 91-108.
- RAO (S. R.), 1941. — Rat fleas of Calcutta. Investigated from a point of view of epidemiology of plague. *Ind. J. Med. Res.*, **29** (1), 51-70.
- SEAL (S. C.), 1960 *a*. — Epidemiological studies of plague in India. 1. The present position. *Bull. OMS*, **23** (2-3), 283-292.
- SEAL (S. C.), 1960 *b*. — *Ibid.* 2. The changing pattern of rodents and fleas in Calcutta and other cities. *Ibidem*, **23** (2-3), 293-300.
- SEAL (S. C.), BHATTACHARI (L. M.), 1961. — Epidemiological studies in Calcutta. 1. Bionomics of two species of rat fleas and distribution densities and resistance of rodents in relation to the epidemiology of plague in Calcutta. *Ind. J. Med. Res.*, **49** (6), 974-1007.
- THOMPSON (J. A.), TIDSWELL (F.), 1903. — *Report to the Board of Health on the second outbreak of plague at Sydney, 1902*, Government Printer, Sydney.
- TIXIER (M. P.), 1968. — Contribution à l'étude des climats de moussons en Asie du Sud-Est. *Ann. Fac. Sciences, Univ. Roy. Phnom-Penh*, **1**, 69-95.
- TRAUB (R.), MIRZA (A. B.), NADCHATRAM (M.) et MANN (E. B.), 1970. — Survey of Bulolo for fleas and Trombiculid mites. *Papua N. Guinea Med. J.*, **13** (2), 62-64.
- WEBSTER (W. J.), CHITRE (G. D.), 1930. — Observations on rat fleas and the transmission of plague. *Ind. J. Med. Res.*, **18**, 407-425.