

## Signification écologique de la morphologie et de la taille des spiracles chez les Siphonaptères

par Jean-Claude BEAUCOURNU\* & Anne LAUDISOIT\*\*

\*Institut de Parasitologie de l'Ouest & Laboratoire de Parasitologie et Zoologie appliquée, Faculté de Médecine, 2, avenue du Professeur-Léon-Bernard, F – 35043 Rennes cedex, <jeanclaude.beaucournu@gmail.com>

\*\*Université de Liège, Unité de recherches zoogéographiques, Faculté des Sciences, 27 bd du Rectorat, bât. B 22, B – 4000 Liège, & Université d'Anvers, Unité EVOECO, 171, Groenenborgerlaan, B – 2020 Antwerpen

**Résumé.** – L'examen de deux espèces apparentées et vivant en sympatrie, et sans aucun doute en syntopie, nous a fait voir des différences dans la forme de leurs spiracles respectifs. Cette forme pourrait évoluer avec l'hygrométrie du micro-climat où évolue l'hôte. Il nous a paru intéressant de comparer divers Siphonaptères appartenant à plusieurs familles largement répandues pour tenter de voir ce qu'il en était. Nos conclusions recourent *pro parte* celles de Smit, à savoir que la forme et la taille des spiracles peuvent donner un aperçu sur l'origine paléontologique de l'insecte étudié, mais non sur le biotope de l'hôte actuel.

**Summary.** – **Ecological value of morphology and size of spiracles in Siphonaptera.** While observing two related sympatric and undoubtedly syntopic flea species, we observed differences in the shape of their spiracles. We postulate that the shape of the spiracles could have evolved with the hygrometry of the micro-climate of the host dwelling place. In this paper we compare various Siphonaptera belonging to several widely represented flea families to discuss the former hypothesis. Our conclusions match those of Smit, namely, that the shape and size of the spiracles can inform on the palaeontological origin of the studied insect, but not on the current habitat of their host.

**Keywords.** – Siphonaptera, evolution, spiracles, ecology, biogeography, paleontology.

Lors de prospections sur des foyers pesteux en Tanzanie, quelques Siphonaptères rares ou nouveaux ont été collectés. L'un d'eux, *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) teucqae* est en sympatrie, et sans aucun doute en syntopie, avec *C. (E.) cophurus hemingwayi*, le lieu et l'hôte étant rigoureusement les mêmes. Or, les stigmates, ou spiracles en l'occurrence, du tergite VIII de ces deux taxa, taxa *a priori* de dispersion très faible, sont différents. Cette observation nous a remis en mémoire les articles de SMIT (1960 ; 1972) sur l'incidence de l'hygrométrie du biotope sur la taille des spiracles, et nous a incités à revoir ce problème.

SMIT (1960) avait écrit : « *In certain genera there seems to be a correlation between the size of the spiracular fossae (especially the one of the tergum VIII) and the humidity of the fleas' habitat – the size of the fossae becoming greater with an increase in the relative humidity* » et (1972) « *there seems to be a correlation between the size of the spiracular fossae and the humidity of the fleas' habitat – the size becoming greater with an increase in relative humidity* ». Ces observations, semblent, *a posteriori*, logiques, puisque l'eau est à ce point indispensable aux Insectes, et aux Puces en particulier, qu'elle est "recyclée" au niveau de l'ampoule rectale par les papilles rectales.

Nous estimons qu'il convient d'abord de cadrer nos propos. D'emblée, seront écartés de cette discussion les genres où la grande taille des spiracles relève d'une cause différente, en l'occurrence, l'enkystement de la femelle parasite dans la peau du sujet-hôte : par exemple les genres *Neotunga* (Pulicidés, Neotunginés) et surtout *Tunga* (Pulicidés, Tunginés). De plus, nous n'évoquerons, arbitrairement, que le spiracle du tergite VIII (*cf.* SMIT, 1960). Cet auteur a, par exemple, décrit dans le travail que nous venons de citer, *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) congener tenuistigmatus*, sous-espèce basée, en partie, sur les faibles dimensions de ce stigmaté pour un membre du complexe "*congener*".

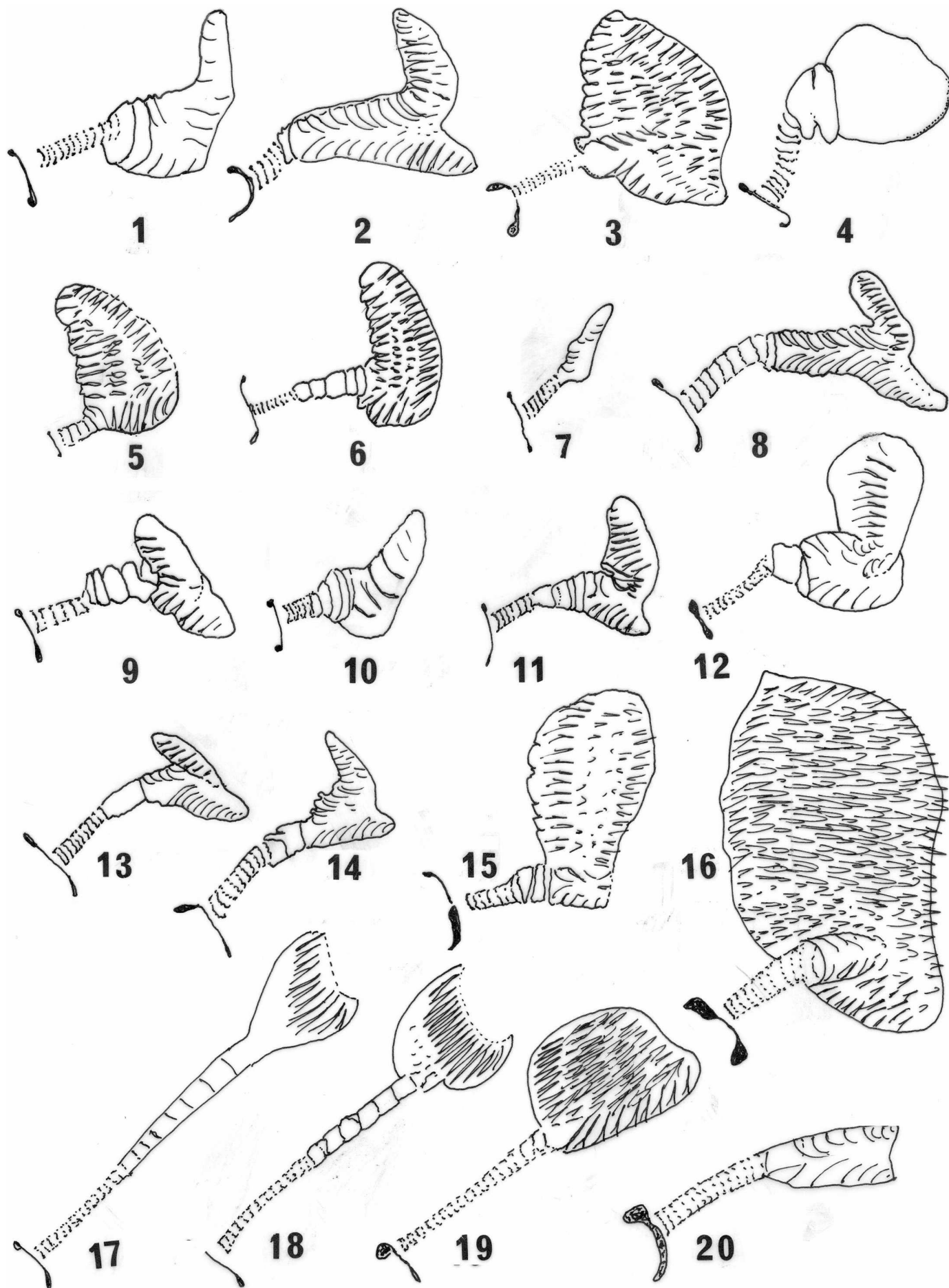
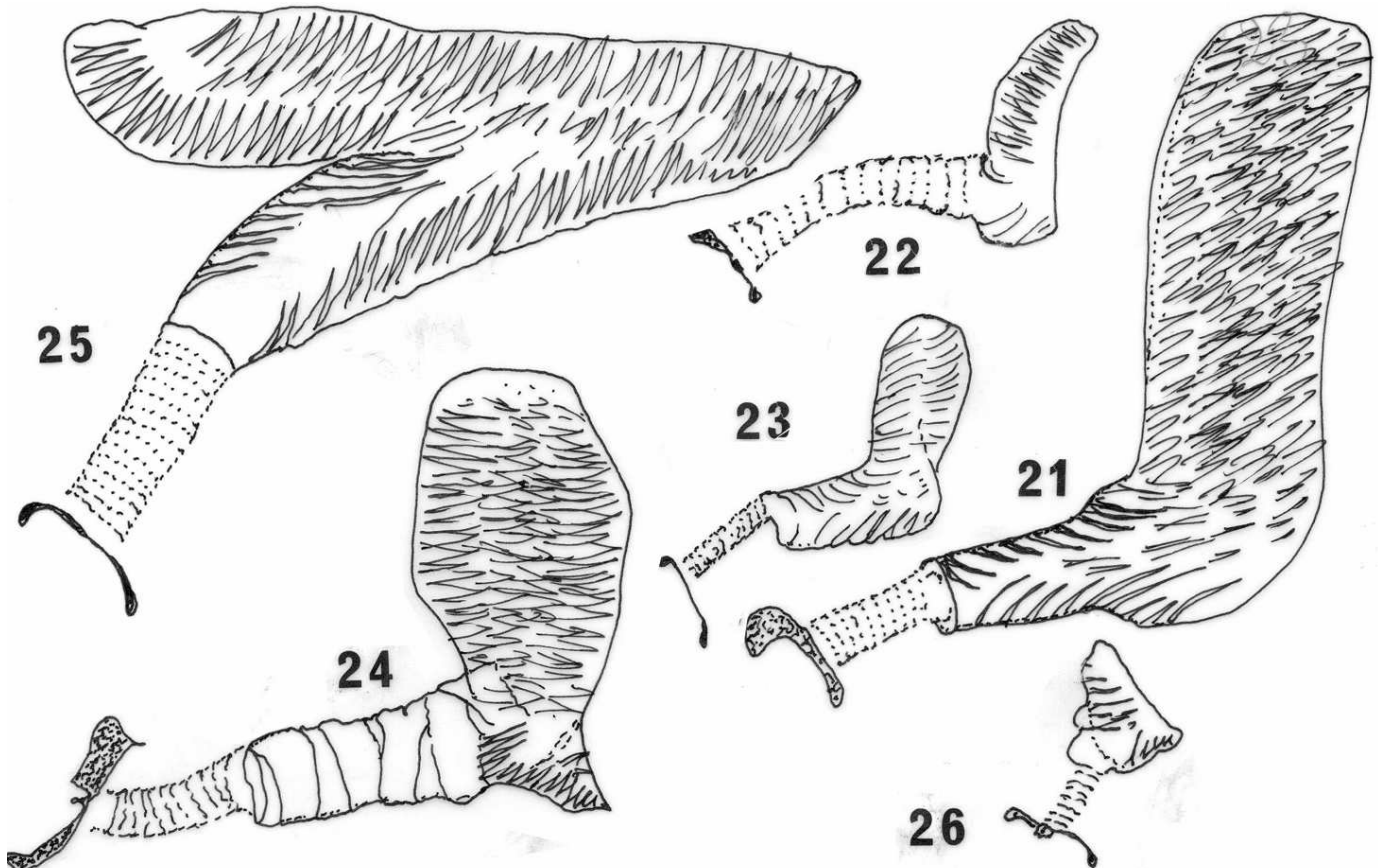


Fig. 1-26. – Spiracle gauche du tergite VIII chez des Siphonaptères femelles. – 1, *Ctenophthalmus* (*Ethioctenophthalmus*) *cophurus hemingwayi* sur *Lophuromys aquilus*, Tanzanie; – 2, *C.(E.) t. teucqae* sur *L. aquilus*, Tanzanie; – 3, *C. (Euctenophthalmus) orientalis* sur *Citellus citellus*, Hongrie; – 4, *C. (Idiostenophthalmus) elblae* sur *Scutisorex somereni*, R.D. Congo; – 5, *Doratopsylla dasyncnema dasyncnema* sur *Sorex coronatus*, France; – 6, *Doratopsylla d. giloti* sur *Neomys anomalus*, Espagne; – 7, *Xenopsylla coppensi* sur *Tatera nigricauda*, Ethiopie; – 8, *Ctenophthalmus* (*C.*) *bisocodentatus bisocodentatus* sur *Talpa europaea*, France;



– 9, *Palaeopsylla* (*P.*) *minor* sur *T. europaea*, Hollande ; – 10, *P.* (*Pal.*) *vallei* sur *Talpa romana*, Italie ; – 11, *P.* (*P.*) *soricis soricis* sur *Sorex "araneus"*, France ; – 12, *Xendaeria telios* sur *Soriculus nigrescens*, Népal ; – 13, *Ctenophthalmus* (*Medioctenophthalmus*) *russulae galloibericus* sur *Crocidura russula*, Espagne ; – 14, *C.* (*Spalacoctenophthalmus*) *jeanneli* sur *Spalax microphthalmus*, Roumanie ; – 15, *Megabothris* (*Gebiella*) *turbidus* sur *Micromys minutus*, France ; – 16, *M.* (*Megabothris*) *walkeri* sur *Microtus agrestis*, France ; – 17, *Rhadinopsylla* (*Rhadinopsylla*) *masculana* sur *Meriones libycus*, Algérie ; – 18, *R.* (*R.*) *beillardae* sur *Arvicola sapidus*, Espagne ; – 19, *R.* (*Actenophthalmus*) *integella* sur *Microtus incertus*, France ; – 20, *Neocoptopsylla wassiliewi* sur *Meriones libycus*, Tunisie ; – 21, *Stenoponia tripectinata gaudi* sur *Gerbillus pyramidum*, Maroc ; – 22, *Amalareus penicilliger mustelae* sur *Clethrionomys glareolus*, France ; – 23, *Gymnomeropsylla margaretamydis* sur *Margaretamys parvus*, Sulawesi ; – 24, *Stivalius franciscaae* sur *Paruromys dominator*, Sulawesi ; – 25, *Bibikovana laciniosa bismarckensis* sur *Echymipera kalubu*, Papouasie-Nouvelle-Guinée ; – 26, *Macrostylophora perplexa* sur *Menetes berdmorei*, Vietnam.

Toutes ces figures originales, un peu schématisées, sont à la même échelle : il n'y a pas toujours, nous l'avons dit, une étroite corrélation entre la taille de la puce et celle du spiracle.

La grande majorité des Siphonaptères possède des spiracles en "Y", la base de cet Y représentant l'extrémité de la trachée (fig. 1 à 6, 8 à 26), mais il existe de très nombreuses variations. Par exemple, spiracle étroit longiligne et rectiligne diminuant la perte hydrique (fig. 1) ; spiracle à atrium élargi avec de nombreux "pores" et convexe, ce qui accroît sa surface (*s.-g.* *Euctenophthalmus* de *Ctenophthalmus*, fig. 3, ou genre *Megabothris*, fig. 16, par exemple), ou spiracle à atrium dilaté mais apparemment vide, ou presque, de toutes cloisons internes (fig. 4 à comparer à la fig. 2). Quelle signification écologique donner à ces différents types d'ouverture respiratoire ?

Si l'on considère le cas de certaines Puces parasites d'Insectivores Soricoïdés, on remarque une plus grande dilatation de leur atrium et moins de cloisons internes, chez les parasites d'hôtes vivant dans un milieu à forte hygrométrie (fig. 4, 5, 6). Il y a de nombreuses exceptions, mais *a contrario*, les Puces d'hôtes vivant en véritables zones désertique sèches ne montrent ni atrium dilaté, ni forme en "Y" mais le plus souvent en "I". Quelle est la forme primitive ?

*Talpa ssp.* (Insectivora, Soricoïdés, Talpidés) est, sans contestation possible, un insectivore à vie souterraine, évoluant dans des terrains relativement humides (voire partiellement inondés), puisque sa nourriture, les Lombricidés *pro parte*, en dépend. Aucune de ses Puces

spécifiques (les *Palaeopsylla* du groupe "minor" ou *Ctenophthalmus* (*C.*) *bisectodentatus* ssp., ces deux genres appartenant aux Cténophthalmidés) ne montre, à l'opposé de ce que l'on pourrait penser, d'augmentation de taille des spiracles (fig. 8, 9, 10). On note, au mieux, une diminution du nombre des spicules ou des cloisons internes lorsque l'hôte vit en climat plus méridional (fig. 10), ce qui est étonnant. Nous rappelons, à ce propos, que *Hystrichopsylla talpae* ssp. (Hystrichopsyllidés, Hystrichopsyllinés), en dépit de son nom spécifique, n'est aucunement liée au genre *Talpa*, mais à tous les petits mammifères selvatiques à nids souterrains ayant une hygrométrie relativement forte, y compris, bien sûr, les taupes : il s'agit d'un cas typique de spécificité écologique. Le spiracle d'*Hystrichopsylla talpae* peut évoquer, par la forme comme par la taille, effectivement grande (mais *Hystrichopsylla* est la plus grosse Puce européenne, quelquefois plus de 6 mm à frais), celui de *Megabothris walkeri* (Cératophyllidés, Cératophyllinés) (fig. 16), espèce que nous citerons plus loin et qui, sans être une petite espèce, ne se distingue pas particulièrement par sa taille.

Chez les Musaraignes paléarctiques, *Crocidura* spp. (Crociduriné) peuvent vivre en zones nettement plus sèches, et en basse altitude, que *Sorex* spp. et *Neomys* spp. (Soriciné) qui se rencontrent essentiellement en biotopes forestiers, ou du moins couverts, humides, fréquemment en altitude, quelquefois même aquatiques pour les seconds ! *Doratopsylla* spp. parasite les Crocidures, alors que le genre apparenté *Corrodopsylla* (Cténophthalmidés, Doratopsyllinés) est inféodé plutôt aux Soriciné : cependant, ces deux genres montrent une légère dilatation des spiracles, alors que *Palaeopsylla soricis* ssp., spécifique des Soriciné (*Sorex* et plus encore *Neomys*) a des spiracles normaux (fig. 11). On peut en rapprocher le cas de *Xenodaeria telios* (Cténophthalmidés, Doratopsyllinés), Puce de Soriciné, *Soriculus nigrescens* par exemple, en "moyenne altitude" (2000 - 3000 m) dans l'Himalaya (fig. 12).

*Ctenophthalmus* (*Medioctenophthalmus*) *russulae* ssp. (fig. 13), inféodé à très basse altitude aux Crocidures de la région méditerranéenne occidentale, a des spiracles non dilatés, identiques à ceux de *C. (M.) nivalis* ssp. dont l'hôte primitif est *Chionomys nivalis* (Rodentia, Arvicoliné) vivant essentiellement entre 2000 et 3000 m. Si *C. russulae* est à maintenir dans ce sous-genre (ce dont nous doutons fortement), il est certain que les hôtes primitifs sont bien des Arvicoliné, actuellement confinés à haute altitude. Si, comme dans le cas de *Chionomys nivalis lebrunii*, l'hôte se rencontre en basse altitude, *Ctenophthalmus nivalis* ne le "suit" pas.

En zone afro-tropicale, – soit les Musaraignes (Crociduriné) hébergent en forêt humide équatoriale (en R.D.C., Kivu, et en Tanzanie) le sous-genre *Idioctenophthalmus* (de *Ctenophthalmus*), spécifique de ces Insectivores, dont les spiracles sont plus ou moins dilatés : ils le sont tout particulièrement chez les femelles de *C. (I.) hopkinsi rahmi* et, encore plus chez *C. (I.) elblae* (fig. 4) ; – soit ces Insectivores sont parasités par des Puces du sous-genre *Ethioctenophthalmus*, montrant l'aspect classique, plus ou moins en "Y", des spiracles du tergite VIII, bien qu'offrant une variabilité de forme et de taille que l'on retrouve assez souvent chez les *Ctenophthalmus* s. str. Ces *Ethioctenophthalmus* sont essentiellement inféodés à des Rongeurs à vie ou à nids souterrains. Ils ne se rencontrent qu'accidentellement sur des Soricoidés. On peut noter, ainsi, que *C. (E.) chrysochloridis*, parasite de la "taupe" afro-tropicale *Chrysochloris stuhlmani* (Insectivores, Chlorotalpidés), ne montre pas plus que chez les Puces de *Talpa* spp. paléarctiques, de spiracles dilatés. *C. chrysochloridis* dérive d'ailleurs du complexe *C. cophurus* qui est inféodé à des Muriné, *Lophuromys* spp. SMIT (1975) remarquait que "*chrysochloridis*" ne montre pas tous les caractères généralement liés aux Puces de ce genre associées aux Rongeurs fouisseurs et note « *The association of Ctenophthalmus chrysochloridis with Chrysochloris may thus be assumed to be less old than that of fleas, in which all these characters have fully evolved, with fossorial rodents* ».

Chez les Rongeurs paléarctiques, les Arvicoliné et, plus encore les Spalaciné appartenant tous les deux aux Muridé (*sensu* WILSON & REEDER, 1993), ont une écologie de mammifères

souterrains. Il est exact que le sous-genre *Euctenophthalmus* (de *Ctenophthalmus*), dont les hôtes sont essentiellement des campagnols (Arvicolinés), est caractérisé par des spiracles du tergite VIII dilatés, bombés, surchargés de cloisons internes (fig. 3). Mais, dans le sous-genre *Spalacoctenophthalmus* (de *Ctenophthalmus*), Puce des *Spalax* (Spalacinés), les spiracles sont normaux en "Y" (fig. 14) ! Ceci montre donc que, structurellement, la taille et ou la forme des spiracles ne sont pas liées obligatoirement au biotope et ceci confirme ce que nous avons vu chez les Puce des Soricoïdés.

Toujours chez les Rongeurs, si nous considérons le cas des Siphonaptères Cératophyllidés (*sensu* TRAUB *et al.*, 1983 ; Cératophyllinés *sensu* SMIT, 1987), les mêmes situations paradoxales vont se rencontrer. SMIT (1972) écrit : « *Large spiracular fossa are e.g. also found in fleas of Arctic sea birds, Mioctenopsylla spp., derivatives of Megabothris, a genus of rather hygrophilic mammal-fleas* ». De nouveau, nous retrouvons la notion de formations ancestrales, mais *Psittopsylla*, autre genre monotypique, parasite d'un Psittacidé ("Perruche") au Mexique, rapproché par LEWIS & STONE (2001) de *Mioctenopsylla*, ne semble pas vivre *a priori* en biotope humide, et ses spiracles sont classiques ! *Megabothris (Gebiella) turbidus* (Cératophyllidés *s. str.*) est la Puce la plus fréquente dans les nids épigés de *Micromys minutus* (Muridés, Murinés) (BEAUCOURNU & LAUNAY, 1990). Or, ce nid est fait d'herbes fines entrelacées en boule creuse et de peu d'épaisseur : l'hygrométrie ne peut y être que celle du milieu ambiant, et le spiracle de *M. turbidus* est seulement modérément dilaté (fig. 15). En revanche, il faut reconnaître la grande taille de celui de *Megabothris (M.) walkeri* (fig. 16), espèce liée à des biotopes humides, tourbières en particulier, et qui a comme hôtes *Arvicola terrestris* (mais non *A. sapidus*, amphibie !), *Microtus agrestis* et, en biotopes forestiers, *Clethrionomys glareolus*, au moins en Europe occidentale... D'autre part, ces mêmes Rongeurs sont également parasités par *Rhadinopsylla s. str.* (fig. 17, 18) ou par *R. (Actenophthalmus)* (fig. 19) (Cténophthalmidés, Rhadinopsyllinés), genre montrant de grands spiracles, y compris, entre autres, chez *R. (R.) masculana* (fig. 17) ou *R. (R.) golana*<sup>1</sup>, parasites des Gerbillidés en zones pré-désertiques ; ce dernier sous-genre, *Rhadinopsylla*, est souvent associé, en Afrique du Nord, à non seulement *Coptopsylla* ou à *Neocoptopsylla spp.* (Coptopsyllidés) (fig. 20), genre montrant les petits spiracles classiques de ces régions sèches, mais aussi à *Stenoponia tripectinata ssp.* (Cténophthalmidés, Sténoponiinés) à spiracles, cette fois, de grande taille (fig. 21), cette espèce se rencontrant des deux côtés de la Méditerranée, à basse altitude. De même, le genre paléarctique *Amalareus* (Cératophyllidés, Cératophyllinés) qui montre de petits spiracles, est en sympatrie et / ou en syntopie avec *Megabothris* déjà évoqué (comparer les fig. 15, 16 et 22).

Les Siphonaptères Pygiopsyllidés sont essentiellement inféodés aux Muridés et Sciuridés des régions tropicales de forêts humides, dans la région orientale (en particulier la sous-région wallacéenne) et la région australienne, de même qu'en région afrotropicale intertropicale<sup>2</sup>. L'origine de cette famille est orientale et/ou australienne (TRAUB, 1972). Si quelques genres ont des spiracles de taille "normale" (fig. 23), la grande majorité montre un spiracle du tergite VIII de grande ou de très grande taille (fig. 24, 25). En revanche, le genre *Macrostylophora* (Cératophyllidés, Cératophyllinés), qui cohabite avec de nombreux Pygiopsyllidés dans la sous-région wallacéenne, et dans le sud-est de la région orientale, a des spiracles de petite taille (fig. 26) pour ces insectes de mêmes dimensions. Or, les Cératophyllidés sont laurasiens (TRAUB *et al.*, 1983) : ils sont absents, rares, ou importés en régions afrotropicale, australienne et néotropicale. Quel qu'ait été le climat lors de leur apparition, il semble pouvoir être suggéré que celui-ci fut, en général, moins chaud et moins humide que celui où les Pygiopsyllidés apparaissent.

<sup>1</sup> Nous spécifions que *R. (R.) beillardae* et *R. (R.) eivissensis*, espèces ibériques mais qui appartiennent au même "stock" évolutif que *R. (R.) masculana* d'Afrique du Nord, parasitent *Apodemus* (Murinés) et divers Arvicolinés, et non les Gerbillinés, qui ont disparu d'Europe occidentale à la fin du Miocène semble-t-il (BEAUCOURNU *et al.*, 1983).

<sup>2</sup> Le petit genre *Ctenidiosomus* est néotropical.

En conclusion, les exceptions aux remarques de SMIT (1960 ; 1972) sont légions. Elles nous semblent être, dans de nombreux cas, d'origine primitive. C'est d'ailleurs l'hypothèse que cet auteur suggérait (1972 ; 1975) et nous pensons effectivement que c'est cette voie qu'il convient de privilégier pour des études ultérieures. Actuellement, dans la grande majorité des cas, le spiracle peut, avec prudence, nous aiguiller vers l'origine paléontologique du taxon, ou plus exactement sur le climat de la période d'apparition de son "groupe d'espèces". En revanche, il ne nous est que rarement utile pour préjuger du biotope dans lequel une Puce a été collectée.

#### AUTEURS CITÉS

- BEAUCOURNU J.-C. & LAUNAY H., 1990. – *Les Puces (Siphonaptera) de France et du Bassin Méditerranéen occidental*. Faune de France, France et Régions limitrophes, n° 76. Fédération des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, 548 p., 1001 fig., 102 cartes.
- BEAUCOURNU J.-C., LAUNAY H. & ALCOVER J. A., 1983. – *Rhadinopsylla (Rhadinopsylla) eivissensis* Beaucournu et Alcover, stat. nov. ; compléments de description et discussion du statut des espèces affines (Siphonaptera, Hystrihopsyllidae). *Annales de Parasitologie humaine et comparée*, **58** : 193-198.
- LEWIS R.E. & STONE E., 2001. – *Psittopsylla mexicana*, a new genus and species of bird flea from Chihuahua, Mexico (Siphonaptera : Ceratophyllidae : Ceratophyllinae). *Journal of the New York Entomological Society*, **109** : 360-366.
- SMIT F. G. A. M., 1960. – New Siphonaptera from eastern mediterranean countries. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology*, **8** : 337-366.
- 1972. – On some adaptatives structures in Siphonaptera. *Folia Parasitologica (Praha)*, **19** : 5-17.
- 1975. – Siphonaptera from the Cherangani Hills in Kenya. *Revue de Zoologie Africaine*, **89** : 191-210.
- 1987. – *An illustrated Catalogus of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Vol. VII: Malacopsylloidea (Malacopsyllidae and Rhopalopsyllidae)*. Oxford University Press, The British Museum (Natural History), Oxford & London, 380 p. + V planches.
- TRAUB R., 1972. – The Gunong Benom Expedition, 1967. – 13. Notes on Zoogeography, convergent evolution and Taxonomy of Fleas (Siphonaptera), based on collections from Gunong Benom and elsewhere in South-East Asia. III Zoogeography. *Bulletin of British Museum (Natural History), Zoology*, **23** : 391-450.
- TRAUB R., ROTHSCHILD M. & HADDOW J. F., 1983. – *The Rothschild Collection of Fleas. The Ceratophyllidae: key of the genera and host relationships, with notes on their Evolution, Zoogeography and Medical importance*. Rothschild & Traub ed., Academic Press, London, XV + 288 p.
- WILSON D. E. & REEDER D. M. (ed.), 1993. – *Mammal species of the World; a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, 2nd edition, XVI + 1207 p.
-