

## LES PUCES ET LES MALADIES TRANSMISES A L'HOMME

J-B. DUCHEMIN, P-E. FOURNIER, P. PAROLA

• Travail de l'Unité de Parasitologie, (J-B.D., Docteur en Médecine, Docteur d'Université, Chargé de Recherche de l'Institut Pasteur), CERMES Niamey, Niger, et de l'IFR48 Pathologies Transmissibles et Pathologies Infectieuses Tropicales (P-E.F. Docteur en Médecine, Docteur d'Université, Praticien Hospitalier - Maître de Conférence des Universités et P.P. Docteur en Médecine, Docteur d'Université, Ancien Chef de Clinique, Assistant Hospitalo-Universitaire), Faculté de Médecine, Université de la Méditerranée, Marseille, France.

• Correspondance : J-B. DUCHEMIN, CERMES, BP 10887, Niamey, Niger • Fax: +227 75 31 80

• Courriel : [duchemin@cermes.ne](mailto:duchemin@cermes.ne)

• Article sollicité

Med Trop 2006; 66 : 21-29

**RÉSUMÉ** • Les puces sont des insectes sans ailes, ectoparasites de mammifères, plus rarement d'oiseaux, et dont certaines espèces peuvent piquer l'homme. Les puces adultes ont la faculté de sauter et sont hématophages. L'importance des puces en santé publique humaine est surtout liée à leur capacité de transmission d'agents de maladies infectieuses au cours du repas sanguin. Dans cette revue, nous présentons les puces et les maladies humaines auxquelles elles sont liées, en nous concentrant sur les aspects épidémiologiques.

**MOTS-CLÉS** • Siphonaptera - Peste - *Yersinia pestis* - *Rickettsia* - *Bartonella*.

### FLEAS AND DISEASES TRANSMISSIBLE TO MAN

**ABSTRACT** • Fleas are wingless insects that parasitize mammals and more rarely birds. They are able to jump and may bite people. Adult fleas are hematophagous. The impact of fleas on public health is related to their ability to act as vectors for transmission of infectious agents during blood meals. The purpose of this article is to describe fleas and the diseases that they transmit to humans. Special focus is placed on epidemiological aspects.

**KEY WORDS** • Siphonaptera - Plague - *Yersinia pestis* - *Rickettsia* - *Bartonella*

Les puces (Insecta : Siphonaptera) sont des insectes sans ailes, holométaboles, c'est-à-dire dont la larve issue de l'œuf a une forme et un mode de vie très différents de ceux de l'adulte. Environ 2500 espèces et sous-espèces avaient été décrites à la fin du XX<sup>e</sup> siècle (1). Les puces sont des ectoparasites de mammifères et, plus rarement, d'oiseaux. Les adultes, mâles et femelles, sont hématophages et ont la faculté de sauter. Le parasitisme des puces est obligatoire. Cependant, si leur situation en tant qu'ectoparasite peut être permanente, elle n'est, le plus souvent, qu'occasionnelle.

Les puces pouvant infester l'homme appartiennent à de nombreuses familles. Parmi celles-ci, citons *Pulex irritans*, souvent appelée la puce de l'homme, *Xenopsylla cheopis*, la puce orientale du rat, vecteur majeur de peste en zone chaude, ou encore les puces de chats et de chiens, *Ctenocephalides felis* et *C. canis*. En dehors de *P. irritans*, le parasitisme de

l'homme par les puces est le plus souvent lié à des contacts avec des mammifères parasités : animaux de compagnie (chiens, chats), commensaux (rongeurs domestiques) dont l'homme partage le biotope (par exemple à l'intérieur des habitations), ou animaux sauvages à l'occasion d'activités agricoles, forestières ou de loisir. Des conditions socio-hygiéniques défavorables sont également des facteurs de risque.

L'importance des puces en santé publique humaine est surtout liée à leur capacité de transmission d'agent de maladies infectieuses au cours du repas sanguin. La peste est la plus connue et la plus redoutée, mais les puces sont également associées à d'autres maladies comme le typhus murin, la rickettsiose boutonneuse à puce ou les bartonelloses comme la maladie des griffes du chat. De manière plus anecdotique, les puces sont également des hôtes intermédiaires d'helminthes : *Dipylidium caninum* ou *Hymenolepis diminuta*, respectivement parasites normaux de carni-

vores et de rats (2). Dans cette revue, nous présentons les puces et les maladies humaines auxquelles elles sont liées, en nous concentrant sur les aspects épidémiologiques.

### Les puces

#### Origine et phylogénie des puces

Si l'on se réfère à une définition moderne des puces, les plus anciens spécimens de fossiles conservés dans l'ambre datent de l'Eocène (40 millions d'années) ou du Miocène inférieur (20 millions d'années). Ils ont pu être rattachés au genre actuel *Palaeopsylla*. D'autres fossiles plus anciens (Crétacé inférieur, environ 100 millions d'années), aplatis latéralement et porteurs de pattes adaptées au saut ont été également rapprochés des puces. Plus récemment, plusieurs spécimens de puces ont été retrouvés dans des sites archéologiques, notamment *P. irritans* en Hollande dans un site datant

de l'âge du fer ou au Groenland, dans des sites vikings (3).

Sur le plan phylogénétique, les puces sont rattachées aux mécoptères et notamment aux *Boreidae* (en anglais : « snow fleas »), à la fois sur des arguments génétiques mais aussi morphologiques (4). En fait, les rapports entre les membres de l'ordre des Siphonaptères sont parmi les moins étudiés des insectes sur le plan moléculaire (4). Les études morphologiques et cladistiques sont rares et s'attachent à des groupes restreints (5). Un site internet anglophone récent, dédié à la recherche scientifique sur les puces, fait notamment le point, avec l'apport des techniques de la biologie moléculaire, sur la systématique, la phylogénie, la taxonomie et l'évolution des puces (<http://fleasoftheworld.byu.edu/>).

## Morphologie et identification des puces

Les puces sont des insectes de petite taille (< 1mm à 12 mm) aplatis latéralement. Chez l'adulte, le corps est fortement sclérifié et de nombreuses soies ou épines orientées vers l'arrière sont présentes, formant parfois des peignes au niveau de la tête, du thorax ou de l'abdomen (Fig. 1). Ces structures facilitent le passage de la puce au sein du pelage ou des plumes. L'œil est rudimentaire et parfois absent. Les antennes sont courtes, situées dans des fossettes latérales et érectiles chez les mâles de la plupart des espèces, permettant le maintien de la femelle sus-jacente pendant la copulation. Les pièces buccales de l'adulte sont de type piqueur. L'abdomen comporte 10 ou 11 segments selon les auteurs. Le segment X porte une zone bien définie, appelée sensillum et dont le rôle probable de perception reste mal connu. Sans ailes, les puces possèdent trois paires de pattes dont la dernière est plus spécialisée et déterminante dans le mécanisme du saut chez l'adulte. La femelle porte une ou deux spermathèques et des conduits annexes. L'anatomie des

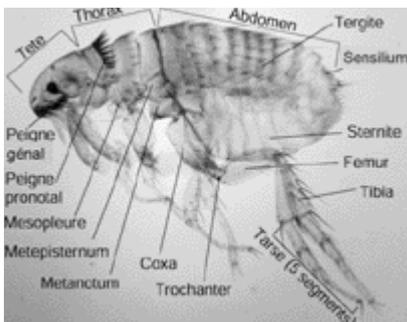


Figure 1 - Femelle de *Ctenocephalides felis strongylus*, Madagascar, Anatomie simplifiée (© J.B. Duchemin, Institut Pasteur de Madagascar).

pièces génitales mâles est très complexe. À côté du pénis et des conduits éjaculateurs très longs, les structures génitales correspondant aux derniers segments abdominaux permettent, sous forme de pinces ou de crochets, le maintien et la correspondance anatomique avec la zone génitale femelle.

L'identification des puces au niveau de l'espèce est principalement basée sur la présence, le nombre et le caractère des épines et des soies, les caractères de la tête et des segments génitaux. Elle est facilitée par l'éclaircissement des spécimens (potasse, soude diluée) et le montage entre lame et lamelle. Des clés d'identification morphologique plus ou moins accessibles sont disponibles selon les régions du monde (6, 7). Cependant, l'identification reste une affaire de spécialiste. D'autre part, le montage définitif entre lame et lamelle « détruit » les puces qu'on aurait voulu utiliser pour la détection ou l'isolement de microorganismes. Certaines techniques d'extraction d'ADN permettent cependant de conserver les caractères morphologiques (<http://fleasoftheworld.byu.edu/>).

Ces dernières années des outils moléculaires ont été développés pour les études sur la phylogénie des puces. Ces mêmes outils moléculaires peuvent permettre d'aider ponctuellement à identifier les puces par l'analyse des séquences de certains gènes comme celui codant la fraction 18S de l'ARN ribosomal, par exemple pour des stades difficiles (larves, oeufs ainsi que certaines femelles d'espèces proches), ou lorsque le matériel est détérioré ou a été utilisé pour l'extraction d'ADN (8), ou pour une identification ponctuelle dans un laboratoire sans entomologiste expérimenté.

## La vie des puces

Les puces adultes, mâles et femelles, sont hémaphages. Les piqûres sont pluriquotidiennes, rapides (2 à 10 minutes) et indolores. Le poids moyen de sang ingéré peut atteindre 0,42 mg (9). Les déjections, émises pendant le repas de sang, sont utilisées par les larves. La digestion du sang le rendra plus sombre au bout de quelques heures. L'oesophage et l'estomac sont séparés par le proventricule, organe garni de spicules sclérifiées. La présence, en amont du proventricule, de sang frais à distance d'un repas de sang témoigne d'un blocage proventriculaire dont on verra l'importance dans la peste.

Les femelles pondent des oeufs de manière continue, sans rythme par rapport aux repas sanguins. Les oeufs n'adhèrent pas aux poils ou plumes des hôtes (à une exception près) et tombent au sol ou dans la litière des nids ou terriers. Le nombre

d'oeufs est variable. Pour *C. felis* il a été évalué à environ 30 par jour et, sur la totalité de la vie active d'une femelle à plusieurs centaines (400 à 1000 selon les auteurs) (10). Les oeufs mesurent environ 0,5 mm, sont ovoïdes et de couleur blanc crème. Les larves sont apodes, vermiformes et se nourrissent de débris de phanères et de produits de digestion de sang par les adultes voire, pour les larves de derniers stades de certaines espèces, d'oeufs non viables pondus par les femelles vierges (11). À noter cependant des exceptions où la larve se nourrit directement sur l'hôte (mammifères en hibernation, poussins), devenant hémaphage grâce à leurs pièces buccales broyeuses (7). À l'issue des trois stades larvaires, une troisième mue transforme l'insecte en nymphe immobile le plus souvent à l'intérieur d'un cocon auquel adhèrent les poussiers du nid ou du terrier. L'émergence de l'adulte peut être très retardée et déclenchée par des stimuli (chaleur, vibrations, ...) (12). C'est ce phénomène qui est observé lors de sorties en masse, synchronisées, d'adultes de *C. felis* à l'occasion d'un retour dans des habitations longtemps inoccupées.

En dehors des repas sanguins, les puces peuvent se situer, soit dans le nid ou le terrier, soit dans le pelage. Bien que des préférences spécifiques soient retrouvées, il faut garder à l'esprit que ce comportement n'est pas statique et peut varier selon les saisons. Des situations exceptionnelles telles que de fortes précipitations peuvent transformer des puces de nid momentanément en puces de pelage (13). Enfin rappelons le comportement très particulier de deux espèces du genre *Tunga*, *T. penetrans* et *T. trimamillata*, agents de la tungose ou puce chique de l'homme dont les femelles s'enchaînent dans le derme de manière permanente et définitive, ne laissant dépasser que leurs segments abdominaux terminaux pour permettre la ponte. Enfin, certaines espèces telles qu'*Echidnophaga gallinacea* restent fixées sur l'hôte (volailles, rongeurs péri-domestiques) mais sans s'enchaîner dans le derme.

Très tôt, l'influence de la température et de l'humidité sur la survie des puces a été mise en évidence (14). Cependant, des seuils de température ou d'humidité n'ont été établis que pour quelques espèces à partir d'expériences en laboratoire, par exemple pour *X. cheopis* et *C. felis* (15, 16). L'extrapolation de ces données à d'autres espèces et surtout aux conditions naturelles est difficile. Des observations de terrain ont montré une forte saisonnalité de l'abondance des puces. Parfois, cette abondance est rattachée à la physiologie, ou à l'abondance de l'hôte, dans des conditions microclimatiques très stables (17). Elle est, plus

souvent, reliée aux conditions climatiques des saisons, ou microclimatiques des nids et terriers des hôtes (13). Les stades les plus sensibles aux conditions environnementales sont les larves, tandis que les nymphes dans leurs cocons peuvent constituer des stades de résistance (18,19). Ce phénomène est bien décrit chez *C. felis*, espèce dont les adultes ont une survie faible, de l'ordre de 40 jours en conditions optimales de température basse et de forte humidité (20). D'autres espèces ont des survies plus longues telles *Nosopsyllus fasciatus* et *P. irritans* respectivement 95 et 135 jours, pour des puces à jeun, plus sensibles aux variations d'humidité (14). Des puces continuellement nourries survivent plus longtemps et des maxima de plus d'une année ont été observés, avec un record de 1725 jours pour *Neopsylla setosa* (21) !

## Spécificité d'hôte ?

Certaines espèces de puces sont inféodées à un hôte particulier. Ainsi, *Ceratophyllus lunatus* et, du même genre, *C. hirundinis*, sont respectivement parasites exclusifs de l'hermine et de l'hirondelle des fenêtres. D'autre part, la famille entière des *Ischnopsyllidae* est restreinte aux chauves-souris avec une séparation en deux sous-familles, dévolue chacune aux deux groupes de chauves-souris, Microchiroptères et Macrochiroptères (1). Il existe plusieurs exemples d'une très étroite adaptation du comportement des adultes (copulation, repas de sang, ponte) à la physiologie de l'hôte animal. Ainsi, la femelle *Spilopsyllus cuniculi*, la puce du lapin, voit sa maturation sexuelle complète lors des 10 derniers jours avant la mise bas de la lapine (22). Elle va ainsi déposer ses oeufs auprès des lapereaux nouveau-nés puis 1 à 3 semaines plus tard retourne sur la lapine lactante et voit alors une résorption de ses ovocytes en cours de maturation.

Ce n'est cependant pas la règle générale et la majorité des puces ont un spectre d'hôtes large et peu spécifique. L'analyse des assemblages entre les différentes espèces de puces et leurs hôtes montre une forte importance des biotopes et de leurs microclimats (23). Les puces présentent une spécificité écologique plus fréquemment qu'une spécificité d'hôte. Leur répartition spatiale est très liée aux différents biotopes, notamment du fait des stades larvaires, plus sensibles aux variations microclimatiques (cf supra). Un même hôte mammifère pourra donc être parasité par des espèces de puces différentes selon les milieux dans lesquels il est capturé. Le transfert de puces entre hôtes par fréquentation des mêmes biotopes (populations de rongeurs ou

micromammifères, prédateurs, oiseaux colonisant des terriers) ou disparition de l'hôte primitif sont autant d'occasions pour une puce d'acquiescer un nouvel hôte et le phénomène de capture est banal (24). Il est donc très difficile actuellement de retrouver, sauf exceptions, une correspondance entre la phylogénie des hôtes et l'association avec leurs puces (24).

## Les puces et l'homme

Les puces capables de piquer l'homme sont celles qui peuvent être en contact avec lui, au premier rang desquelles les puces dites domestiques ou synanthropes. Parmi elles cependant, aucune ne peut être considérée, au sens strict, comme spécifique de l'homme. En effet, il faut rappeler qu'aucune puce spécifique de primate n'existe, contrairement aux poux (25). Même la puce dite de l'homme, *P. irritans* est en fait un parasite naturel de carnivores sauvages en Europe occidentale (renard, blaireau), alors que dans son foyer d'origine, le Nouveau-Monde, elle fut primitivement probablement associée aux rongeurs ou aux porcs sauvages (26). Sa répartition actuelle est cosmopolite et sa progression, en Afrique intertropicale par exemple, est un phénomène récent (27-29). Les habitations de type occidental, en dehors de la zone tropicale, la rendent cependant de plus en plus rare.

A l'opposé, *Ctenocephalides felis felis*, dite « puce du chat », représente la grande majorité des puces rencontrées dans les habitations humaines. Elle a un large spectre d'hôtes et parasite facilement les chiens ou les fouines, voire les bovins et ovins, en milieu rural. Néanmoins, son installation durable dans une habitation est liée au chat ou au chien, et sa présence sur l'homme sera accidentelle. Sa répartition est cosmopolite, liée à l'introduction par l'homme et ses carnivores domestiques. *C. felis strongylus*, très proche morphologiquement, a une répartition afro-tropicale et semble présenter une gamme d'hôtes plus large que la précédente, des rongeurs à l'homme, incluant évidemment les carnivores domestiques (30). Citons également *C. canis*, puce du chien, aisément confondue avec *C. felis strongylus* mais beaucoup plus rare qu'elle en zone afro-tropicale. A l'origine, sa répartition est essentiellement paléarctique, parasite du renard et du chacal. Actuellement, sa répartition est cosmopolite et liée au chien. Enfin, *T. penetrans*, connue sous le nom de puce chique, est d'origine sud-américaine mais, introduite en Afrique tropicale par l'homme, elle a rapidement, au XIX<sup>e</sup> siècle, envahi le continent dans ses zones tropicales incluant

Madagascar. Ses hôtes sont habituellement de grande taille et variés (porcs, ânes, vaches, chiens et hommes). *T. trimamillata* parasite également l'homme, et n'a été récoltée, jusqu'à présent, qu'en Amérique du Sud (Equateur).

## Piégeage et échantillonnage des puces

Les différents comportements des puces sont à prendre en compte lors de l'échantillonnage. Selon les cas, il faudra viser, pour une espèce donnée, soit les nids et terriers, soit les hôtes. Plusieurs indicateurs permettent de juger de l'abondance des puces. L'index pulicidien correspond à la moyenne du nombre de puces portées par une espèce hôte. Il peut être calculé pour chaque espèce de puce en définissant un index spécifique. Le nombre de mammifères porteurs de puces est également important et définit la prévalence pulicidienne rapportée au nombre de mammifères examinés.

Les puces sont récoltées en utilisant leurs réflexes de fuite. En brossant ou en soufflant sur le pelage les puces dérangées sautent hors de l'hôte et peuvent être prélevées à la pince ou, plus facilement, avec un aspirateur dans une bassine large à haut bords (Fig. 2) (31). Si l'animal hôte est sacrifié, la chute de température du corps de l'animal va entraîner aussi le départ des puces de manière plus ou moins précipitée selon les espèces. Un plateau entouré d'eau les immobilisera avant conservation.



Figure 2 - Echantillonnage des puces : aspirateur au premier plan, bassine et brossage pour les micromammifères à l'arrière plan (© I. Jeanne, Institut Pasteur de Madagascar).

Il est indispensable de travailler en équipe avec un mammalogiste expérimenté connaissant les habitudes des mammifères de la zone échantillonnée. Le piégeage est une étape déterminante et les biais peuvent être nombreux.

Il est également possible de récolter les puces de terriers. Une méthode drastique consiste en l'excavation du terrier et la récolte des poussières et terres des différentes zones du terrier (chambres, réserve, entrée). Plus facilement, la récolte des puces de terrier peut se faire par aspiration au niveau de l'entrée, où certaines espèces sont situées. Un chiffon de flanelle fixé au bout d'une tringle peut permettre de récolter des puces situées plus profondément. En dehors d'adultes libres récoltées par cette méthode, il est possible d'obtenir, au sein de la terre et des poussières, des stades larvaires ou des nymphes soit par tri sous loupe soit par maintien de la récolte en insectarium à température et humidité favorables pour l'espèce visée. Il est également possible de récolter des puces par balayage des poussières de maisons ou dans les endroits où se reposent les animaux domestiques. Une source lumineuse (lampe torche, bougie), peut être utilisée pour attirer les puces d'une pièce et les récolter dans une assiette remplie d'eau. Les espèces ne répondent pas toutes de la même manière à ce type de piège et là encore, le biais doit être évalué en fonction de l'objectif de la surveillance.

## Contrôle des puces et protection individuelle

Les caractéristiques de la biologie des puces vont diriger les règles de leur contrôle. Si les puces adultes peuvent se trouver sur l'hôte (mais pas toujours !), les stades immatures seront sur le sol, dans le nid, le terrier ou le lieu préféré de repos des animaux domestiques. Pour une efficacité optimale, il faut toucher, en plus de la population adulte, ces populations qui peuvent être quiescentes. Dans le cas des animaux domestiques, une aspiration régulière et un nettoyage des zones de repos peut faire baisser mécaniquement le nombre d'œufs et de larves. Les animaux domestiques peuvent aussi bénéficier de l'usage des insecticides, soit directement au niveau des lieux de repos, soit sur le pelage, éventuellement par voie systémique. Pour *Ctenocephalides felis*, la survenue de nouveaux composés insecticides (lufenuron, avermectine, fipronil...) depuis 10 ans a modifié ce schéma classique. L'application locale ou systémique de ces produits suffit à elle seule à traiter l'infestation des chiens et chats et améliorent nettement la dermatite allergique éventuelle liée à la salive de puces. Dans le



Figure 3 - Grenier traditionnel à Madagascar. Noter les pilotis et les disques de bois gênant le passage des rongeurs du sol vers la pièce de stockage (© J.B. Duchemin, Institut Pasteur de Madagascar).

cas des puces des animaux extérieurs au milieu domestique, voire sauvages, le principe premier doit être d'éviter au maximum le contact avec ceux-ci et rendre son habitation étanche, c'est le « rat-proofing » (15). De nombreuses méthodes traditionnelles existent (Fig. 3), avec plus ou moins de succès et il est certain que l'amélioration générale du niveau de vie et de l'hygiène (dépôts d'ordures à distances, murs et huisseries étanches, toit isolé, ...) va diminuer le risque d'installation de rongeurs dans la maison ou alentours. L'usage d'insecticides dans des situations critiques (index pulicidien élevé, épidémies) permettra une baisse de la population vectorielle. Le poudrage par insecticides des voies de circulation des rongeurs, de leurs terriers (entrée ou profondément sous pression) va permettre d'atteindre, via le pelage du rat, les puces adultes mais aussi les stades pré-imaginaux au niveau des chambres de repos ou de nourriture. Une technique parallèle utilise des boîtes appâtées garnies de poudre insecticide (32). De même les appâts garnis d'insecticide systémique ont montré leur efficacité au laboratoire. Quelque soit la forme utilisée, la surveillance de l'efficacité des insecticides est cruciale car l'apparition de résistance est possible (33). Au laboratoire, cette surveillance est rendue difficile par la lourdeur d'obtention des puces adultes (notamment *C. felis*) et le faible nombre ou l'absence de souches bien caractérisées sur le plan des résistances pour standardiser les résultats. L'utilisation de marqueurs moléculaires peut permettre un criblage rapide des populations dans le cas où des mutations

associées à la résistance à l'insecticide visé ont été identifiées. Enfin, les études d'efficacité sur le terrain sont primordiales. En dehors de l'efficacité biochimique du produit utilisé, les conditions d'application, la disponibilité au niveau des populations pulicidiennes cibles par l'intermédiaire des hôtes et la rémanence en conditions extérieures sont autant de facteurs pouvant rendre inefficace une action de contrôle. Là encore, la réalisation de telles études nécessite des équipes expérimentées aussi bien en mammalogie (piégeage, détermination des mammifères) qu'en entomologie. Pour l'homme, les méthodes de protections antivectorielles utilisées contre d'autres arthropodes comme les tiques ou les aoûtats, et associant l'application cutanée de répulsifs à bases de DEET, et l'imprégnation des vêtements d'insecticides à base de perméthrine, sont efficaces contre les puces (34). De nombreuses formulations sont disponibles dans le commerce.

## Les maladies humaines liées aux puces

### L'infestation par les puces

L'infestation de l'homme par les puces entraîne des démangeaisons secondaires aux piqûres ou un désagrément provoqué par leurs déplacements. L'injection de salive au moment de la piqûre peut entraîner une réaction de type allergique et des lésions cutanées importantes peuvent être observées, soit à type de lésions de prurit soit des lésions punctiformes sombres centrées sur le site de piqûre, persistant plusieurs jours (purpura pulicosa). Enfin certaines personnes peuvent développer de manière rare, à la suite d'une infestation massive par des puces, *C. felis felis* le plus souvent, un état de souffrance psychologique liée à la persistance imaginaire de la parasitose et dont l'importance peut être minorée ou ignorée par le personnel soignant.

### La puce chique

En milieu tropical (Afrique et Amérique Centrale et du Sud), la tungose ou puce-chique (*T. penetrans* et *T. trimacmillata*) peut causer de graves dommages, notamment chez l'enfant par le biais de la porte d'entrée de la barière cutanée qu'elle occasionne (tétanos). Les larves se développent dans un sol sableux plutôt sec et les adultes, de petite taille vont rapidement rechercher un hôte. La femelle se fixe aux extrémités inférieures des animaux de grande taille (ou des pieds de l'homme ou



Figure 4 - Pied droit d'un homme de 50 ans atteint de puces chique (*Tunga penetrans*) au Brésil (35).

du cuir chevelu d'enfant dormant sur le sol). La femelle s'enchaîne dans le derme jusqu'à ne laisser dépasser que l'extrémité de l'abdomen, (possédant les spiracles respiratoires autorisant les échanges gazeux malgré l'intériorisation d'une grande partie de l'organisme) et distend fortement son abdomen pendant une durée de 8 à 10 jours à l'issue de laquelle plusieurs milliers d'oeufs sont pondus séparément jusqu'à la mort de la femelle. Les débris de l'organisme de la puce peuvent aboutir à la formation d'une ulcération éventuellement secondairement infectée par différents germes notamment telluriques (Fig. 4) (35).

### La peste

La peste est d'abord une maladie de rongeurs transmise par des puces et causée par une bactérie à Gram négatif, *Yersinia pestis*, dont le séquençage complet du génome a été effectué en 2001 (36). Elle est transmissible à l'homme et cette anthroponose est l'une des trois maladies quaranténaires à déclaration obligatoire.

#### • Historique

Trois pandémies majeures ont émaillé l'histoire de l'homme (37). La troisième et actuelle pandémie, ou peste orientale, a débuté en Chine en 1894. Par l'essor de la marine marchande à vapeur, elle a rapidement touché les cinq continents. Là, selon le développement de l'hygiène mais aussi selon les caractéristiques de la faune locale, elle a pu soit se limiter temporairement aux ports (Europe occidentale), soit s'installer de manière durable dans des foyers plus étendus (USA, Afrique du Sud, Madagascar par exemple) (38).

On a longtemps considéré comme établi que chacune des trois pandémies était due à un biotype différent de *Y. pestis* (39). Cependant, Drancourt et Coll ont récemment montré, en utilisant une méthode de génotypage basée sur le séquençage de plusieurs «spacers» intergéniques, qu'un seul biotype, orientalis, aurait causé les trois pandémies (40).

#### • Épidémiologie

Au cours des 24 dernières années (1979-2003) environ 45 000 cas de peste ont été déclarés à l'OMS, dont les trois quarts provenaient d'Afrique (41). Trois pays étaient particulièrement concernés : Madagascar, la République Unie de Tanzanie et la République Démocratique du Congo. La létalité moyenne au cours de cette période a été de 7%, avec des différences entre les pays selon la qualité des soins ou du recueil des données sanitaires nationales (41). L'incidence de la peste a augmenté ces dernières années. Les foyers naturels résiduels dans le monde se trouvent actuellement en Afrique, en Asie et en Amérique. La peste est considérée comme une maladie ré-émergente dans le monde (42), comme cela a été récemment le cas à Oran en Algérie (43).

La description des épidémies de peste d'un point de vue médical a fait apparaître l'homme comme la victime principale et les rongeurs proches de lui, tel le rat noir *Rattus rattus*, comme le principal réservoir. Pourtant la circulation de la peste est largement indépendante de l'homme. Dans les foyers naturels, la peste circule dans les populations de rongeurs soit à bas bruit, lorsque les rongeurs sont, au moins partiellement, résistants, c'est la forme de maintien de la peste. A l'occasion de la rencontre et de l'échange des puces avec une population de rongeurs sensibles, une épizootie va naître et amplifier la circulation du germe. Plusieurs facteurs peuvent être à l'origine de ces rencontres : il peut s'agir de causes naturelles (inondations, tremblements de terre, compétition territoriale) ou artificielles (irrigation, développement agricole, ...) à l'occasion desquelles les mêmes biotopes seront fréquentés par des espèces de sensibilités différentes au germe (44). Le maintien du germe dans une même zone pendant de longues années (foyers invétérés), on l'a vu plus haut, peut être le fait d'une population de rongeurs en partie résistants.

En 1963, Mollaret a développé une autre hypothèse, celle de la peste endogée, c'est à dire du maintien du germe dans les terriers, soit dans les carcasses des animaux victimes d'épizootie, dans les puces desséchées voire à l'état libre dans la terre (37, 45). Une survie sous une forme de résistance, non cultivable, a été mise en évidence par PCR, directement au niveau du sol ; éventuellement en symbiose avec des protozoaires telluriques voire parasites des rongeurs. La réactivation du germe pourrait se faire soit avec une augmentation de l'hygrométrie des terriers en rapport avec une nouvelle colonisation par des rongeurs (les

bactéries du sol deviennent cultivables après ajout de sérum de veau fœtal voire d'eau distillée) ou par infection des rongeurs par les protozoaires quiescents. La peste réapparaît alors dans des populations de rongeurs lors de la fréquentation de terriers vidés par la précédente épizootie et la contamination initiale se fait par voie non vectorielle.

Quel que soit le mode de contamination initiale, la dissémination de la peste se fait par l'intermédiaire des puces. Celles-ci quittant l'hôte mammifère décédé sont infectées et potentiellement infectantes. Elles vont rechercher un nouvel hôte et lui inoculer le bacille. En dehors de la sensibilité au germe, les caractéristiques biologiques des rongeurs vont dessiner le profil des épizooties. Selon qu'il s'agisse de rongeurs qui vivent en colonies, qu'ils aient un comportement exploratoire ou agressif, qu'ils hibernent ou non, qu'ils hébergent des puces ou pas, le risque de rencontre avec le bacille va être différent, de même que la marche de l'épizootie, son intensité ou sa durée.

Le nombre de rongeurs potentiellement impliqués dans la transmission de la peste est important, au moins 200 espèces (46). Dans les foyers naturels, les cas humains sont relativement rares et concernent les chasseurs ou agriculteurs au contact des rongeurs sauvages ou des lagomorphes. Baltazard parle d'anadémie pour décrire les cas humains sporadiques ou épidémiques mais qui surviennent indirectement suite à une zoonose (38). Le risque pour l'homme augmente nettement lorsque la peste atteint aussi les populations de rats domestiques du genre *Rattus*. Les espèces les plus domestiques telles le rat noir *R. rattus* ou les espèces ubiquistes, intermédiaires entre les milieux les plus sauvages et les milieux anthropisés seront les plus à même de déclencher des épidémies après les épizooties. Secondairement, une contamination interhumaine peut intervenir, soit directement par voie aérienne (peste pulmonaire) soit par l'intermédiaire de puces en contact avec à l'homme (peste bubonique) (46).

#### • Les puces et la peste

Le rôle vecteur de la puce a été décrit par Paul-Louis Simond à Karachi en 1898 (37). Une étape clef de la transmission de *Y. pestis* est le blocage du proventricule démontré en 1914 (47). Les bacilles ingérés lors du repas de sang par la puce vont coloniser temporairement la partie antérieure de l'estomac et le proventricule en formant un bouchon obstructif plus ou moins complet empêchant le repas de sang (47). Les efforts d'aspiration de la

puce lors des piqûres vont permettre le passage des bactéries chez l'hôte mammifère au niveau du site de piqûre et ce d'autant plus que la puce est affamée et pique plus souvent. Ce mécanisme apparaît comme un des principaux mécanismes facilitant la diffusion de la maladie. Il dépend des espèces de puces (*X. cheopis*, la puce de rat, étant l'un des meilleurs vecteurs), des souches de *Y. pestis* ou de la température. Gan, en 1990 rapporte, dans les foyers de Transbaïkalie, un rôle vecteur important à des puces se «bloquant» difficilement telles *Rhadinopsylla rothschildi* et *R. daurica* du fait d'une grande abondance associée à un contact étroit avec l'hôte (48, 49).

La transmission mécanique est discutée et notamment son rôle à l'occasion de survie nue d'épizooties massives et rapides. La rapidité avec laquelle *Malareus telchinum* peut transmettre la peste est en faveur de cette possibilité (50). Blanc l'a également évoqué à propos de *P. irritans*. Enfin plusieurs auteurs soulignent l'importance épidémiologique de la survie de la puce infectée. Parmi les facteurs affectant cette survie, le degré de blocage semble important et les puces partiellement bloquées, et conservant un apport alimentaire à minima aurait une survie meilleure et une capacité vectorielle supérieure aux puces complètement bloquées.

Au total, de nombreuses espèces de puces ont été trouvées infectées (46), leur rôle respectif dans la transmission peut être très variable selon les foyers. Selon Jordan, toutes les puces sont des vecteurs potentiels mais leur rôle dans un foyer donné est toujours difficile à attribuer, chaque situation est à évaluer et les principes de lutte définis doivent l'être en connaissance de cause. Même si la propension d'une espèce donnée à se bloquer au laboratoire est faible, son rôle de disséminateur avec un spectre d'hôte large ou son importance peut-être temporaire en fonction de son abondance saisonnière ou son lien avec une espèce sensible doit faire discuter son importance épidémiologique. A l'opposé, certains auteurs ont évoqué l'intervention d'autres arthropodes, notamment des tiques. Si la réalité de l'infection de celles-ci est avérée, ainsi que la persistance du germe pendant des périodes prolongées, la capacité à transmettre n'a pas pu être démontrée pour aucune espèce (51). L'observation de larves de puces hématophages chez des marmottes hibernantes a fait poser l'hypothèse d'un maintien du germe par l'intermédiaire des stades larvaires mais ceci n'a jamais pu être confirmé au laboratoire. L'acquisition de l'infection pesteuse par voie orale est une réalité et les carnivores peuvent s'infecter probable-

ment plus souvent par ingestion que par piqûres de puces. Mais dans la grande majorité des cas, la peste se transmet au sein des populations de rongeurs par les puces, de même que l'infection de l'homme se fait également par l'intermédiaire de la piqûre de puce, comme l'a bien montré l'épidémie de 1965 aux USA où les victimes, majoritairement indiens Navajos et consommateurs traditionnels de chiens de prairie, présentaient des tableaux de pestes buboniques (52). Le dogme de transmission de la peste par les puces reste donc d'actualité, même si le rôle vecteur d'une espèce donnée doit être relativisé selon les situations.

## Les rickettsioses associées aux puces

### • *Le typhus murin*

Le typhus murin (encore appelé typhus endémique) est une des plus anciennes zoonoses connues, sans doute depuis le XVI<sup>e</sup> siècle. Elle a été décrite cliniquement et distinguée du typhus épidémique à poux (25) dans les années 1920. Son agent a été nommé *Rickettsia mooseri* puis *R. typhi*, une bactérie intracellulaire du groupe typhus dans le genre *Rickettsia* (53).

Le vecteur principal du typhus murin est la puce orientale du rat, *Xenopsylla cheopis*. Les rongeurs, principalement les rats *Rattus norvegicus* et *Rattus rattus* sont réservoirs. L'infection des rats n'est pas fatale mais entraîne une bactériémie du 7<sup>e</sup> au 12<sup>e</sup> jour après inoculation. Les puces se contaminent en prenant un repas de sang sur les rats bactériémiques. La transmission transovarienne chez les puces est rare. Elles restent infectées toute leur vie et des rickettsies viables sont excrétées dans les fèces. Il est accepté que la plupart des gens sont contaminés quand des fèces infectées sont mises en contact avec la peau lésée ou inhalées. L'infection par piqûre semble plus rare (54).

Bien que le typhus murin ait une distribution mondiale, il est peu souvent diagnostiqué. En effet, c'est une maladie dont les signes sont peu spécifiques. Après une incubation de 7-14 jours, la classique triade fièvre, éruption maculeuse et céphalées n'est présente que dans 15 % des cas, même si une série récente en Grèce rapporte 83 % de patients avec une éruption (55). Les signes digestifs, respiratoires ou neurologiques font que le diagnostic évoqué à la présentation du patient est rarement celui de typhus murin (53, 55, 56). De plus, moins de 50 % des patients rapportent un contact avec des puces ou des rats. Enfin, même sans traitement, l'évolution est en règle générale favorable en 7 à 14 jours (53).

Des cas de typhus murin sont régulièrement rapportés aux USA, au Mexique et en Europe. Récemment, la maladie a réémergé au Japon (57). En zone tropicale, la maladie est peu souvent reconnue ou documentée. Les informations proviennent surtout d'études séro-épidémiologiques et de cas rapportés chez des touristes au retour de voyage. Plusieurs cas ont en effet été rapportés ces dernières années chez des voyageurs au retour d'Asie ou d'Afrique (58,59). D'après les études séro-épidémiologiques, il semble que le typhus murin en zone tropicale est très présent dans les zones côtières où la population des rats est peut-être encore plus importante (53). Cependant avec un intérêt accru ces dernières années pour les rickettsioses tropicales, des cas ont été documentés récemment dans des pays tropicaux notamment à travers la collaboration avec des centres de références. Au Brésil, un cas a été récemment rapporté et une revue de la littérature faite par les auteurs suggère que la maladie est très présente dans le Sud-Est du pays (60). Quatre cas ont été documentés également récemment en zone rurale à la frontière Thaïlande-Myanmar (ex-Birmanie) (61). Enfin, en Tunisie, les premiers cas documentés ont été rapportés en 2005 (56).

### • *La rickettsiose boutonneuse à puces*

La rickettsiose boutonneuse à puces (flea-borne spotted fever ou cat flea typhus en anglais) est une maladie émergente encore incomplètement décrite. Elle est due à une rickettsie du groupe boutonneux, *Rickettsia felis* (62). Cette bactérie intracellulaire avait probablement été détectée pour la première fois en 1918 dans des puces de chats, pour n'être redécouverte qu'en 1990, caractérisée par des techniques moléculaires et nommée «ELB agent» (62). Le nom de *R. felis* a été proposé après les premières tentatives d'isolement de la bactérie en culture en 1995 et 1996. Cependant, la culture et la caractérisation définitive de la bactérie a été effectuée en 2001 et le nom a été conservé (62). Le génome a été séquencé en 2005 (63).

En 1994, des fragments d'ADN de cette bactérie ont été détectés du sang d'un patient prélevé au Texas en 1991 (62). En 2000, au Mexique, une infection à *R. felis* a été diagnostiquée par sérologie et biologie moléculaire chez 3 patients présentant de la fièvre associée à une éruption boutonneuse. Des évidences sérologiques et/ou moléculaires d'infection ont également été rapportées chez des patients en France et au Brésil (62). En 2002, 2 cas typiques de fièvre boutonneuse avec fièvre, éruption et

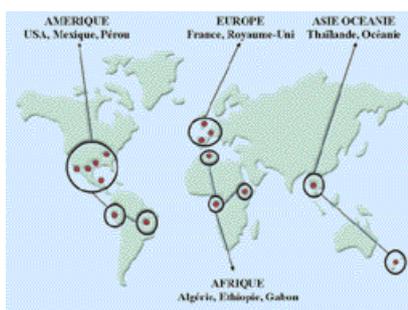


Figure 5 - Zone de détection de *Rickettsia felis* dans des puces, agent de la fièvre boutonneuse à puce. Adapté de (29)

escarre d'inoculation (tache noire) ont été rapportés chez un couple d'adultes en Allemagne et l'infection à *R. felis* a été prouvée par séroconversion et biologie moléculaire (62). Le premier cas d'infection à *R. felis* en Asie a été récemment rapporté chez un patient en Thaïlande (61). Enfin, des cas ont récemment été rapportés dans les Iles Canaries. Dans les quelques cas documentés, une éruption et/ou une escarre sont fréquemment rapportées. Ces signes sont typiques des rickettsioses boutonneuses, dont les agents sont cependant connus pour être transmis par piqûres de tiques (64)

Ces dernières années, *R. felis* a été associée à plusieurs espèces de puces à travers le monde dont *C. felis* (54, 65-69), *C. canis* (68), *P. irritans* (29, 54), et récemment *Archeopsylla erinacei* (8) et *Anomiopsyllus nudatus* (70) (Fig. 5). Il est intéressant de noter que la transmission transovarienne de *R. felis* chez les puces a été montrée suggérant que les puces sont non seulement vectrices mais aussi réservoir de la bactérie (54). Ainsi, la bactérie et la maladie pourraient avoir une répartition mondiale. Le rôle des mammifères, dans le cycle biologique de *R. felis* reste inconnu.

## Les bartonelloses associées aux puces

Les *Bartonella* sont de petites bactéries à Gram négatif, intracellulaires facultatives, et parasitant les hématies des mammifères qu'elles infectent. Actuellement, huit espèces de *Bartonella* et quatre *Bartonella* de classification taxonomique incertaine ont été détectées dans des puces. Parmi elles, l'espèce la plus connue est *Bartonella henselae*, seul agent démontré de la maladie des griffes du chat chez l'homme. Si la première description de cette maladie a été publiée en 1889, il a fallu attendre 1983 pour qu'une étiologie bactérienne soit évoquée, puis 1993 pour

que son agent étiologique, initialement nommé *Rochalimaea henselae*, soit isolé de biopsies d'adénopathies (71). Le rôle pathogène de *B. henselae* a également été démontré dans l'angiomatose bacillaire, la péliose hépatique, des cas de bactériémie chronique et d'endocardite, et plus rarement de méningite, encéphalite, éruption cutanée, thyroïdite, uvéite, ostéite, ou atteinte viscérale (72). Le rôle du chat domestique comme réservoir de *B. henselae* a été démontré dès 1992 (73). Le chat développe une bactériémie chronique le plus souvent asymptomatique. En 1994, la bactérie a été détectée pour la première fois dans la puce du chat, *C. felis*. Cette puce a alors été suspectée de jouer un rôle de vecteur (74). Le taux d'infection des puces de chat par *B. henselae* varie selon les études de 3 à 50 % (67, 75). Cette association semble ubiquitaire et a notamment été montrée en zone tropicale (68, 76-78). Après ingestion lors du repas sanguin sur des chats bactériémiques, *B. henselae* se multiplie dans le tube digestif de la puce, sans conséquences apparentes. Elle est ensuite émise dans les fèces où elle reste vivante pendant au moins 3 jours (79). Les puces infectées peuvent alors infecter des chats sains (80). Dans des proportions pouvant atteindre 20 %, les populations de *C. felis* sont co-infectées par *B. henselae* et une autre bactérie : *Bartonella clarridgeiae* (81), *Rickettsia felis*, ou *Haemoplasma* sp. (78). Toutefois, si le rôle de *C. felis* dans la transmission de *B. henselae* au chat a été prouvé (80), il n'existe aucune démonstration de son rôle de vecteur de la maladie à l'homme, même si cette hypothèse a été suspectée à plusieurs reprises. En effet, dans certains cas, la maladie est survenue chez des patients n'ayant pas de contact avec des chats.

Récemment, *B. quintana*, agent de la fièvre des tranchées associé au pou de corps humain (25), a été détecté dans 4,5 % des *C. felis* prélevées chez des chats en France (67), dans des *P. irritans* prélevées chez des singes *Cercopithecus cephus* au Gabon (29), et dans des puces de gerbille non identifiées en Afghanistan (82). Le rôle précis des puces dans l'épidémiologie de l'infection à *B. quintana* chez l'homme, reste incertain.

*B. clarridgeiae*, connue pour être responsable de bactériémies chez le chat mais dont le rôle pathogène pour l'homme reste discuté, a été détectée dans 10 % à 18 % de *C. felis* prélevées sur des chats en France (67, 75), mais aussi en Thaïlande (68), aux USA (77), et en Nouvelle-Zélande (76). *B. koehleriae*, agent d'endocardite (83), a été identifiée dans *C. felis* en France (67) et dans des puces de ger-

bille non identifiées en Afghanistan (82). *B. grahamii*, agent de neurorétinite (84), a été détectée dans des puces *Ctenophthalmus nobilis* prélevées sur des campagnols en Grande-Bretagne (85). *B. elizabethae*, agent d'endocardite (86), et *B. doshiae*, de pathogénicité inconnue, ont été détectées dans des puces de rat non identifiées en Afghanistan (82). Enfin, *B. taylorii*, de pathogénicité inconnue, a été détectée dans des puces *Ctenophthalmus nobilis* prélevées sur des campagnols en Grande-Bretagne (82, 85). Là encore, la place des puces dans le cycle épidémiologique des bactéries et le cas échéant des maladies humaines, reste à élucider.

## Conclusion

Les puces restent un groupe d'insectes relativement peu étudié actuellement, alors qu'elles sont vecteurs de maladies émergentes ou ré-émergentes comme nous l'avons présenté dans cette revue. De plus, les entomologistes spécialistes des puces encore en activité sont peu nombreux et l'expertise en systématique et en éco-épidémiologie des maladies transmises risque de disparaître. L'apport des outils de la biologie moléculaire est précieux mais ne pourra pas remplacer l'approche de terrain ou les techniques classiques d'identification morphologique. En effet, l'utilisation des outils moléculaires dans l'identification des puces, si elle peut être utile, est limitée par le nombre (et la qualité) des séquences disponibles dans Genbank. Enfin, ces dernières années, les puces, comme d'autres arthropodes, ont été utilisées comme outils épidémiologiques pour l'étude des maladies infectieuses émergentes ou ré-émergentes (87). Des bactéries, connues ou inconnues, pathogènes ou dont la pathogénicité reste en suspens, ont été détectées dans des puces par biologie moléculaire. Si cela ne signifie pas forcément que la puce en question est vecteur du micro-organisme détecté, cela permet de connaître la présence de ce dernier dans la zone étudiée. Les puces pouvant facilement être collectées et conservées dans de l'alcool à 70°, elle peuvent ensuite être testées par PCR dans des laboratoires disposant du plateau technique nécessaire (29, 68). Cela peut permettre également d'établir des collaborations Sud-Nord dans la recherche et la lutte contre les maladies infectieuses.

**Remerciements** • Les auteurs remercient le Professeur JC Beaucournu pour sa lecture critique du manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- 1 - LEWIS RE - Resume of the Siphonaptera (Insecta) of the world. *J Med Entomol* 1998; **35** : 377-89.
- 2 - JELLISON WL - Fleas and Diseases. *Ann Rev Entomol* 1959; **4** : 389-414.
- 3 - SADLER JP - Records of ectoparasites on humans and sheep from Viking-age deposits in the former western settlement of Greenland. *J Med Entomol* 1990; **27** : 628-31.
- 4 - WHITING MF - Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera *Zoologica Scripta* 2002; **31** : 93-104.
- 5 - LU L, WU H - A cladistic and biogeographic analysis of Chinese *Neopsylla wagneri* (Siphonaptera : Ctenophthalmidae). *Invertebrate Systematics* 2005; **17** : 607-15.
- 6 - BEAUCOURNU JC, LAUNAY H - Les puces (Siphonaptera) de France et du bassin méditerranéen occidental. Paris : Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles; 1990.
- 7 - BEAUCOURNU JC, DEGEILH B, GUIGUEN C - Les puces parasites d'oiseaux : diversité taxonomique et dispersion biogéographique (Insecta : Siphonaptera). *Parasite* 2005; **12** : 111-21.
- 8 - BITAM I, PAROLA P, BAZIZ B *et Coll* - First molecular detection of *Rickettsia felis* in fleas from Algeria. *Am J Trop Med Hyg* 2006; sous presse.
- 9 - ROTHSCCHILD M - Recent advances in our knowledge of the order Siphonaptera. *Annu Rev Entomol* 1975; **20** : 241-59.
- 10 - DRYDEN MW, GAAFAR SM - Blood consumption by the cat flea, *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera: Pulicidae). *J Med Entomol* 1991; **28** : 394-400.
- 11 - HSU MH, HSU YC, WU WJ - Consumption of flea faeces and eggs by larvae of the cat flea, *Ctenocephalides felis*. *Med Vet Entomol* 2002; **16** : 445-7.
- 12 - SILVERMAN J, RUST MK - Extended longevity of the pre-emerged adult cat flea (Siphonaptera: Pulicidae) and factors stimulating emergence from the pupal cocoon. *Ann Entomol Soc Am* 1985; **78** : 763-8.
- 13 - STARK HE - Population dynamics of adult fleas (Siphonaptera) on hosts and in nests of the California vole. *J Med Entomol* 2002; **39** : 818-24.
- 14 - BACOT AW - A study of the bionomics of the common rat fleas and other species associated with Human habitations, with special reference to the influence of temperature and humidity at various periods of the life-history of the Insect. *J Hyg Plague* 1914; 447-651.
- 15 - MARGALIT J, SHULOV AS - Effect of temperature on the development of prepupa and pupa of the rat flea, *Xenopsylla cheopis* Rothschild. *J Med Entomol* 1972; **9** : 117-25.
- 16 - METZGER ME, RUST MK - Effect of temperature on cat flea (Siphonaptera: Pulicidae) development and overwintering. *J Med Entomol* 1997; **34** : 173-8.
- 17 - HAAS GE - Temperature and humidity in the microhabitat of rodent fleas in Hawaiian cane fields. *J Med Entomol* 1965; **2** : 313-6.
- 18 - SILVERMAN J, RUST MK - Some abiotic factors affecting the survival of the cat flea *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera : Pulicidae). *Environmental Entomology* 1983; **12** : 490-5.
- 19 - KRASNOV BR, KHOKHLOVA IS, FIELDEN LJ, BURDELOVA NV - Effect of air temperature and humidity on the survival of pre-imaginal stages of two flea species (Siphonaptera: Pulicidae). *J Med Entomol* 2001; **38** : 629-37.
- 20 - SILVERMAN J, RUST MK, REIERSON DA - Influence of temperature and humidity on survival and development of the cat flea, *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera: Pulicidae). *J Med Entomol* 1981; **18** : 78-83.
- 21 - TIFLOV VE, LOLL IG - Observations on the biology of fleas. *Rev Microbiol* 1932; **XI** : 95-117. En russe.
- 22 - ROTHSCCHILD M, FORD B - Breeding of the rabbit flea *Spilopsyllus cuniculi* (Dale) controlled by the reproductive hormones of the host. *Nature* 1964; **201** : 103-4.
- 23 - KRASNOV BR, SHENBROT GI, MEDVEDEV SG *et Coll* - Host-habitat relation as an important determinant of spatial distribution of flea assemblages (Siphonaptera) on rodents in the Negev Desert. *Parasitology* 1997; **114** : 159-73.
- 24 - BEAUCOURNU JC - Les siphonaptères et leurs hôtes : rapports phylétiques, convergences et déviations. In Deuxième Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés, 13-17 avril 1981. *Mémoires de Muséum d'Histoire Naturelle, n.s., série A, Zoologie*, 1982, n°123, 203-208.
- 25 - HOUHAMDI L, PAROLA P, RAOULT D - Les poux et les maladies transmises à l'homme. *Med Trop* 2005; **65** : 13-23.
- 26 - BUCKLAND PC, SADLER JP - A biogeography of the human flea, *Pulex irritans* L., Siphonaptera, Insecta. *J Biogeography* 1989; **16** : 115-20.
- 27 - KARIMI Y, FARHANG-AZAD A - Sur *Pulex irritans*, puce humaine dans le foyer de la peste au lac du général Mobutu (ancien lac Albert) : déduction épidémiologique. *Bull World Health Organ* 1974; **50** : 564-5.
- 28 - GUIGUEN C, BEAUCOURNU JC - Présence de *Pulex irritans* L. (Siphonaptera) au Burundi, région à risque pesteux. *Bull Soc Pathol Exot* 1979; **72** : 481-6.
- 29 - ROLAIN JM, BOURRY O, DAVOUST B, RAOULT D - *Bartonella quintana* and *Rickettsia felis* in Gabon. *Emerg Infect Dis* 2005; **11** : 1742-4.
- 30 - BEAUCOURNU JC, MENIER K - Le genre *Ctenocephalides*, Stiles et Collins, 1930 (Siphonaptera, Pulicidae). *Parasite* 1998; **5** : 3-16.
- 31 - BALTAZARD M, EFTEKHARI M - Techniques de récolte, de manipulation et d'élevage des puces de rongeurs. *Bull World Health Organ* 1957; **16** : 436-40.
- 32 - KARTMAN LR, LONERGAN P - Wild rodent flea control in rural areas of enzootic plague region in Hawaii. A preliminary investigation of methods. *Bull World Health Organ* 1955; **13** : 49-68.
- 33 - RATOVONJATO J, DUCHEMIN J-B, DUPLANTIER J-M, CHANTEAU S - *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera : Xenopsyllinae), puces des foyers ruraux de peste des Hautes Terres malgaches : niveau de sensibilité au DDT, aux pyrèthrinoides et aux carbamates après 50 années de lutte chimique. *Arch Inst Pasteur Madagascar* 2000; **66** : 9-12.
- 34 - ELSTON DM - Prevention of arthropod-related disease. *J Am Acad Dermatol* 2004; **51** : 947-54.
- 35 - FELDMEIER H, EISELE M, SABOIA-MOURA RC, HEUKELBACH J - Severe tungiasis in underprivileged communities : case series from Brazil. *Emerg Infect Dis* 2003; **9** : 949-55.
- 36 - PARKHILL J, WREN BW, THOMSON NR *et Coll* - Genome sequence of *Yersinia pestis*, the causative agent of plague. *Nature* 2001; **413** : 523-7.
- 37 - BROSSOLET J, MOLLARET H - Pourquoi la peste ? Le rat, la puce et le bubon. Coll. Découvertes n° 229. Gallimard ed, Paris, 1994.
- 38 - BALTAZARD M - Déclin et destin d'une maladie infectieuse : la Peste. *Bull OMS* 1960; **23** : 247-62.
- 39 - DEVIGNAT R - Variétés de l'espèce *Pasteurella pestis* : nouvelle hypothèse. *Bull OMS* 1951; **4** : 247-63.
- 40 - DRANCOURT AM, ROUX V, DANG LVT-HL *et Coll* - Genotyping, Orientalis-like *Yersinia pestis*, and plague pandemics. *Emerg Infect Dis* 2004; **10** : 1585-92.
- 41 - OMS - La peste humaine en 2002 et en 2003. *Releve Epidemiologique Hebdomadaire* 2004; **79** : 301-6.
- 42 - CARNIEL E - Situation mondiale des infections à *Y. pestis*. *Med Mal Inf* 1995; **25 Special** : 675-9.
- 43 - ANONYME - Plague in Algeria - Update 2. *World Health Organisation* 2003 ; Accessible à [http://www.who.int/csr/don/2003\\_07\\_10/en/](http://www.who.int/csr/don/2003_07_10/en/)
- 44 - DUPLANTIER J-M, DUCHEMIN J-B, CHANTEAU S, CARNIEL E - From the recent lessons of the Malagasy foci towards a global understanding of the factors involved in plague reemergence. *Vet Res* 2005; **36** : 437-53.
- 45 - MOLLARET H - Conservation de la peste dans le sol. *Bull Soc Pathol Exot* 1963; **56** : 1168-82.

- 46 - POLLITZER R - (1954) La peste, Geneve, Organisation Mondiale de la Santé (Séries de Monographies n° 22).
- 47 - BACOT AW, MARTIN CJ - Observations on the mechanism of the transmission of plague by fleas. *J Hyg* 1914 ; **Suppl 3** : 423-39.
- 48 - GAGE KL, KOSOY MY - Natural history of plague : perspectives from more than a century of research. *Ann Rev Entomol* 2005 ; **50** : 505-28.
- 49 - GAN NV, VORONOVA GA, YUZVIK LN, BELYAEVA VA - The capability of *Rhadinopsylla rothschildi* and *R. dahurica* fleas as vectors of plague pathogen in Transbaikal natural focus. *Parazitologiya* 1990 ; **24** : 151-4. En russe.
- 50 - KARTMAN L, PRINCE FM, QUAN SF, STARK HE - New knowledge on the ecology of sylvatic plague. *Ann NY Acad Sci* 1958 ; **70** : 668-711.
- 51 - THOMAS RE, KARSTENS RH, SCHWAN TG - Experimental infection of *Ornithodoros* spp. ticks (Acari : Argasidae) with *Yersinia pestis*. *J Med Entomol* 1990 ; **27** : 720-3.
- 52 - KARTMAN L, MARTIN AR, HUBBERT WT *et Coll* - Epidemiologic features and results of field studies. *Public Health Rep* 1967 ; **82** : 1084-94.
- 53 - RAOULT D, ROUX V - Rickettsioses as paradigms of new or emerging infectious diseases. *Clin Microbiol Rev* 1997 ; **10** : 694-719.
- 54 - AZAD AF, RADULOVIC S, HIGGINS JA *et Coll* - Flea-borne rickettsioses : ecologic considerations. *Emerg Infect Dis* 1997 ; **3** : 319-27.
- 55 - GIKAS A, DOUKAKIS S, PEDIADITIS J *et Coll* - Murine typhus in Greece : epidemiological, clinical, and therapeutic data from 83 cases. *Trans R Soc Trop Med Hyg* 2002 ; **96** : 250-3.
- 56 - LETAIEF AO, KAABIA N, CHAKROUN M *et Coll* - Clinical and laboratory features of murine typhus in central Tunisia : a report of seven cases. *Int J Infect Dis* 2006 (sous presse).
- 57 - SAKAGUCHI S, SATO I, MUGURUMA H *et Coll* - Reemerging murine typhus, Japan. *Emerg Infect Dis* 2004 ; **10** : 964-5.
- 58 - PAROLA P, VOGELAERS D, ROURE C *et Coll* - Murine typhus in travelers returning from Indonesia. *Emerg Infect Dis* 1998 ; **4** : 677-80.
- 59 - WATT G, PAROLA P - Scrub typhus and tropical rickettsioses. *Curr Opin Infect Dis* 2003 ; **16** : 429-36.
- 60 - SILVA LJ, PAPAIOORDANOU PM - Murine (endemic) typhus in Brazil : case report and review. *Rev Inst Med Trop Sao Paulo* 2004 ; **46** : 283-5.
- 61 - PAROLA P, MILLER RS, MCDANIEL P *et Coll* - Emerging rickettsioses of the Thai-Myanmar border. *Emerg Infect Dis* 2003 ; **9** : 592-5.
- 62 - PAROLA P, DAVOUST B, RAOULT D - Tick- and flea-borne rickettsial emerging zoonoses. *Vet Res* 2005 ; **36** : 469-92.
- 63 - OGATA H, RENESTO P, AUDIC S *et Coll* - The genome sequence of *Rickettsia felis* identifies the first putative conjugative plasmid in an obligate intracellular parasite. *PLoS Biol* 2005 ; **3** : e-248.
- 64 - PAROLA P, PADDOCK C, RAOULT D - Tick-borne rickettsioses around the world : emerging diseases challenging old concepts. *Clin Microbiol Rev* 2005 ; **18** : 719-56.
- 65 - OLIVEIRA RP, GALVAO MA, MAFRA CL *et Coll* - *Rickettsia felis* in *Ctenocephalides* spp. fleas, Brazil. *Emerg Infect Dis* 2002 ; **8** : 317-9.
- 66 - MARQUEZ FJ, MUNIAIN MA, PEREZ JM, PACHON J - Presence of *Rickettsia felis* in the cat flea from southwestern Europe. *Emerg Infect Dis* 2002 ; **8** : 89-91.
- 67 - ROLAIN JM, FRANC M, DAVOUST B, RAOULT D - Molecular detection of *Bartonella quintana*, *B. koehlerae*, *B. henselae*, *B. clarridgeiae*, *Rickettsia felis*, and *Wolbachia pipientis* in cat fleas, France. *Emerg Infect Dis* 2003 ; **9** : 228-342.
- 68 - PAROLA P, SANOGO YO, LERDTHUSNEE K *et Coll* - Identification of *Rickettsia* spp. and *Bartonella* spp. in fleas from the Thai-Myanmar border. *Ann NY Acad Sci* 2003 ; **990** : 173-81.
- 69 - KELLY P, ROLAIN JM, RAOULT D - Prevalence of human pathogens in cat and dog fleas in New Zealand. 2005 Nov 25 ; *N Z Med J* 2005 ; **118** : 1754.
- 70 - STEVENSON HL, LABRUNA MB, MONTENIERI JA *et Coll* - Detection of *Rickettsia felis* in a New World flea species, *Anomiopsyllus nudata* (Siphonaptera : Ctenophthalmidae). *J Med Entomol* 2005 ; **42** : 163-7.
- 71 - DOLAN MJ, WONG MT, REGNERY RL *et Coll* - Syndrome of *Rochalimaea henselae* adenitis suggesting cat scratch disease. *Ann Intern Med* 1993 ; **118** : 331-6.
- 72 - JACOMO V, KELLY PJ, RAOULT D - Natural history of *Bartonella* infections (an exception to Koch's postulate). *Clin Diagn Lab Immunol* 2002 ; **9** : 8-18.
- 73 - REGNERY RL, MARTIN M, OLSON JG - Naturally occurring *Rochalimaea henselae* infection in domestic cat. *Lancet* 1992 ; **340** : 557-8.
- 74 - KOEHLER JE, GLASER CA, TAPPERO JW - *Rochalimaea henselae* infection : a new zoonosis with the domestic cat as a reservoir. *JAMA* 1994 ; **271** : 531-5.
- 75 - LA SCOLA B, DAVOUST B, BONI M, RAOULT D - Lack of correlation between *Bartonella* DNA detection within fleas, serological results, and results of blood culture in a *Bartonella*-infected stray cat population. *Clin Microbiol Infect* 2002 ; **8** : 345-51.
- 76 - KELLY PJ, MEADS N, THEOBALD A *et Coll* - *Rickettsia felis*, *Bartonella henselae* and *Bartonella clarridgeiae* in fleas (*Ctenocephalides felis felis*) from New Zealand. *Emerg Infect Dis* 2004 ; **10** : 967-8.
- 77 - LAPPIN MR, GRIFFIN B, BRUNT J *et Coll* - Prevalence of *Bartonella* species, *Haemoplasma* species, *Ehrlichia* species, *Anaplasma phagocytophilum*, and *Neorickettsia risticii* DNA in the blood of cats and their fleas in the United States. *J Feline Med Surg* 2005 ; Epub ahead of print.
- 78 - SHAW SE, KENNY MJ, TASKER S, BIRTLES RJ - Pathogen carriage by the cat flea *Ctenocephalides felis* (Bouche) in the United Kingdom. *Vet Microbiol* 2004 ; **102** : 183-8.
- 79 - FINKELSTEIN JL, BROWN TP, O'REILLY KL *et Coll* - Studies on the growth of *Bartonella henselae* in the cat flea (Siphonaptera : Pulicidae). *J Med Entomol* 2002 ; **39** : 915-9.
- 80 - CHOMEL BB, KASTEN RW, FLOYD-HAWKINS K *et Coll* - Experimental transmission of *Bartonella henselae* by the cat flea. *J Clin Microbiol* 1996 ; **34** : 1952-6.
- 81 - GURFIELD AN, BONLOUIS HJ, CHOMEL BB *et Coll* - Epidemiology of *Bartonella* infection in domestic cats in France. *Vet Microbiol* 2001 ; **80** : 185-98.
- 82 - MARIÉ JL, FOURNIER PE, ROLAIN JM *et Coll* - Molecular detection of *Bartonella quintana*, *B. elizabethae*, *B. koehlerae*, *B. doshiae*, *B. taylorii*, and *Rickettsia felis* in rodent fleas collected in Kabul, Afghanistan. *Am J Trop Med Hyg* 2006 (in press).
- 83 - AVIDOR B, GRAIDY M, EFRAT G *et Coll* - *Bartonella koehlerae*, a new cat-associated agent of culture-negative human endocarditis. *J Clin Microbiol* 2004 ; **42** : 3462-8.
- 84 - KERKHOFF FT, BERGMANS AM, VAN DER ZEE A, ROTHOVA A - Demonstration of *Bartonella grahamii* DNA in ocular fluids of a patient with neuroretinitis. *J Clin Microbiol* 1999 ; **37** : 4034-8.
- 85 - BOWN KJ, BENNET M, BEGON M - Flea-borne *Bartonella grahamii* and *Bartonella taylorii* in bank voles. *Emerg Infect Dis* 2004 ; **10** : 684-7.
- 86 - DALY JS, WORTHINGTON MG, BRENNER DJ *et Coll* - *Rochalimaea elizabethae* sp. nov. isolated from a patient with endocarditis. *J Clin Microbiol* 1993 ; **31** : 872-81.
- 87 - PAROLA P - Utilisation des arthropodes comme outils épidémiologiques et diagnostiques des maladies infectieuses. *Med Mal Inf* 2005 ; **35 Suppl 2** : S41-3.