

Diversité des puces vectrices en fonction des foyers pesteux.

J. C. Beaucournu

Laboratoire de parasitologie et zoologie appliquée, Faculté de médecine, Avenue du Prof. Léon Bernard - 35043 Rennes Cedex, France.

Manuscrit n° 1963/PLS14. Journée IP en hommage à Paul-Louis SIMOND.

Summary: Diversity of Vector Flea Species according to Plague Foci.

The Indian model of plague transmission by Xenopsylla cheopis, discovered by P.L. Simond, has been largely adopted even though it is flawed. X. cheopis cannot be the primitive vector, for neither its nor the rats' cradle is the same as for plague. Furthermore, the insect's vital cycle is impaired by proventriculus blocking. The combination of three factors - the synanthropic rat, X. cheopis and Yersinia pestis - coupled with man's seafaring was what led to the multiplication of plague foci. This in turn "created" the third pandemic only because the disease was thus spread to very diverse biogeographical zones. The perennial establishment of the cycle happened through the bacillus' adaptation to many endemic fleas and parasites of numerous endemic animals. Indeed, in many countries, X cheopis is not involved in the persistence of selvatic plague.

Résumé :

Le modèle indien de transmission de la peste par Xenopsylla cheopis, découvert par P.L. SIMOND, a été à tort généralisé. X. cheopis ne peut être le vecteur primitif: son berceau, comme celui des rats, n'est pas celui de la peste; de plus, le cycle vital de l'insecte est mis à mal par le fameux "blocage proventriculaire".

Le trio Rat synanthrope - X. cheopis - Yersinia pestis a pu, grâce à l'homme et à ses navires, créer la multiplication des foyers pesteux. Ceux-ci n'ont pu "créer" la 3ème pandémie que par l'implantation de la maladie dans des zones biogéographiques très diverses. Sa pérennisation n'a été possible que par l'adaptation du bacille à des puces endémiques très variées, parasites de mammifères endémiques multiples. Dans de nombreuses régions, le rôle de X. cheopis est nul dans le maintien de la peste selvatique.

SIMOND P. L.
flea
vector
plague focus

SIMOND P. L.
puce
vecteur
foyer pesteux

Lorsque Paul-Louis SIMOND publie en 1898 sa démonstration de la transmission de la peste par les puces (15), il écrit : "Un rat capturé dans un quartier pestiféré nous ayant paru suspect de peste, nous l'avons placé dans un grand bocal en verre, et, après avoir constaté qu'il était porteur d'un petit nombre de puces, nous avons jeté dans le bocal une vingtaine de ces insectes provenant d'un chat. Au bout de 24 heures, l'animal paraissait à l'agonie".

Tout le monde connaît la fin de l'histoire : ce rat meurt et un rat sain qui hérite de ces puces meurt à son tour de peste.

On ne peut évidemment que se féliciter de la réussite de cette expérimentation mais elle aurait fort bien pu échouer :

- le "petit nombre" de puces venant du rat était vraisemblablement *Xenopsylla cheopis*, bon vecteur, on le sait, ... mais !
- la "vingtaine de ces insectes provenant d'un chat" était certainement *Ctenocephalides*, presque à coup sûr *C. orientis*, voisine de notre ubiquiste puce du chat et du chien domestiques, *Ctenocephalides felis*. De l'avis unanime, *Ctenocephalides* est un mauvais vecteur (8, 12)... et parasite difficilement le rat, tous les taxonomistes de terrain le savent. Ceci n'est que la première illustration de la diversité des puces trouvées dans les foyers pesteux.

Après avoir été niée, combattue, tournée en ridicule, la magnifique découverte de SIMOND est enfin admise par la "Commission anglaise pour l'étude de la peste aux Indes" (1) et, non seulement elle la "récupère", mais elle l'érige en dogme : la peste humaine n'existe qu'avec (ou "que par") le trio rat - puce - homme, étant bien entendu que la puce est *Xenopsylla cheopis* (appelée à cette époque *Pulex cheopis*) que cette Commission avait trouvée en Inde, mais qui n'est scientifiquement reconnue qu'en 1903 lorsque N. C. ROTHSCILD la décrit au Soudan. Sans vouloir parler du rôle des mammifères autres que le rat et l'homme, il faudra attendre les années 1950-60 pour admettre l'existence de foyers de peste bubonique sans *Xenopsylla cheopis* et/ou sans rat (4).

Et cependant, dès 1908, ROTHSCILD, seul ou avec son collaborateur JORDAN (9), va attirer l'attention de la Commission anglaise sur ce danger de généralisation. Généralisation incroyable, puisque cette Commission estimait que toutes les puces "pâles" étaient *X. cheopis*, le vecteur de la peste, et les seules donc à prendre en considération. C'était ne pas tenir compte des espèces congénériques, mais aussi des multiples genres appartenant à diverses familles et dont la pigmentation demeure faible... C'était enfin écarter de toute investi-

gation les puces “sombres” (5) dont, par exemple, *Pulex irritans* dite puce de l’homme. En bref, il n’était pas besoin d’être entomologiste pour faire de l’épidémiologie de la peste; il suffisait de ne pas porter de lunettes de soleil.

Toutefois, même en ne considérant que les “puces pâles” tropicales, les déboires ne tardèrent pas. TRAUB (17) rappelle que la Commission s’étonna de l’absence de peste dans la province de Madras où la “puce pâle” abondait : “il s’agissait en fait, rapporte-t-il, de *X. astia*, vecteur inefficace. Quelques années plus tard, “*X. astia*” fut trouvée un agent efficace dans les foyers africains, ce qui ne manquait d’étonner. Il s’agissait en fait de *X. nubica*...”.

Mais avant d’aller plus loin, il faut garder en mémoire que la peste est, primitivement une maladie des rongeurs. Son berceau est paléarctique oriental. La puce toujours évoquée, *X. cheopis*, ne peut être le vecteur primitif car :

- son “fameux” blocage proventriculaire, s’il favorise la bactérie, peut tuer la puce par inanition : ceci est contraire à toutes les règles des biocénoses parasitaires, où un *statu quo* ou une “paix armée” doit apparaître.

- l’origine de cette puce est méditerranéenne orientale, vraisemblablement nilotique à la jonction des zones afrotropicale (berceau du “groupe *cheopis*”) et paléarctique. Cette région n’est ni le foyer d’origine de la maladie, ni d’ailleurs celui des rats. Par contre, si le foyer afro-tropical se confirmait comme ayant été à l’origine d’au moins la peste de JUSTINIEN, ce berceau aurait un autre éclairage, l’aire primitive de cette puce, allant avec *X. cheopis bantorum*, de l’Egypte à la Tanzanie, suivant le Nil et la vallée du Rift. Son hôte primitif serait le Muridé *Arvicanthis* (9, 14, 18).

Cette puce a, en tout cas, conservé une grande célébrité : il n’est guère d’articles, évoquant de près ou de loin la peste (et quelle que soit la région biogéographique considérée) qui ne la cite... trop souvent par excès !

Nous n’avons pratiquement évoqué jusqu’à présent que le genre *Xenopsylla*. Il y a beaucoup d’autres puces : actuellement quelque 220 genres (groupant plus de 2500 taxa) sont reconnus (11), répartis en 14 à 16 familles suivant les auteurs.

S’il s’est avéré que le premier foyer étudié, l’Inde, fonctionne effectivement en partie grâce à *X. cheopis*, il a fallu qu’au gré des pandémies (et particulièrement la 3ème que nous vivons toujours) le bacille s’accommode de nouveaux hôtes vecteurs car l’écologie, donc la répartition, des puces est basée :

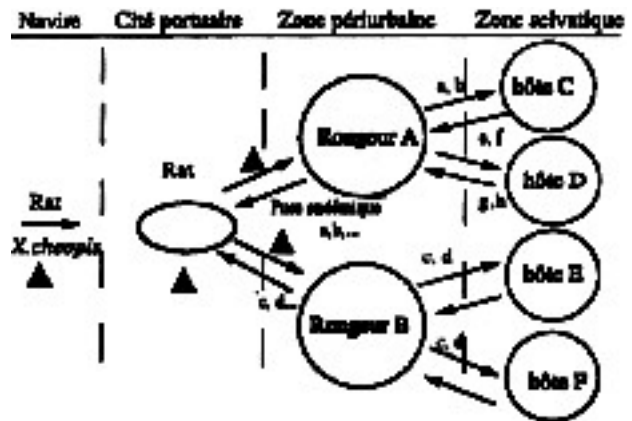
- sur la biogéographie,
- sur le macroclimat, comme sur le microclimat,
- sur l’environnement écologique (désert, savane, forêt, etc...),
- mais aussi sur l’hôte et ceci tant à l’état larvaire qu’à l’état adulte :

- état larvaire car la litière de celui-ci donnera, ou non, le biotope nécessaire; de plus la larve se nourrit, *pro parte*, du sang de l’hôte excrété par les puces adultes.
- état adulte car si peu de puces sont oïxènes (acceptant une seule espèce-hôte), très peu sont euryxènes et, dans la pratique, aucune ne peut faire dans la nature son cycle sur n’importe quel hôte homéotherme, voire même sur n’importe quel rongeur.

Nous sommes bien d’accord que l’immense majorité des introductions de la peste a pu se faire par le trio homme - rats synanthropes - puce tropicale du rat (*X. cheopis*), celle-ci pouvant trouver dans les cales des navires un microclimat tolérable. Mais si la peste s’est enracinée dans telle ou telle nouvelle contrée, quittant le port, se répandant dans les zones environnantes puis dans tout le pays, il faut impérativement que

Figure 1.

Progression théorique de la transmission de la peste à partir d’un navire hébergeant rat, *Xenopsylla cheopis* (▲) et *Yersinia pestis*.
Theoretic progression of plague transmission starting with a ship rat, *Xenopsylla cheopis* and *Yersinia pestis*.



Les lettres a, b, c, d, ... désignent autant de siphonaptères endémiques.

le rat synanthrope soit remplacé par d’autres rongeurs (voire d’autres mammifères) et que *X. cheopis* cède, presque toujours, même en zones tropicales, son rôle de vecteur à des puces locales endémiques, liées aux hôtes locaux (fig. 1). Une publication récente de SUNTSOV et coll. (16) sur la peste au Vietnam met bien ce fait en relief : c’est dans les zones habitées que l’on a trouvé le nombre le plus élevé d’ectoparasites, en l’occurrence *X. cheopis*. Cette puce n’a jamais été récoltée à plus de 600 m des habitations. Nous ne parlerons pas plus longuement de ce foyer car nous travaillons actuellement à son étude entomologique, mais on peut déjà dire que de nombreuses puces selvatiques sont présentes.

Nous ferons un petit retour en arrière pour évoquer la France lors de la 2ème pandémie. Le ou les rats s’implantaient lentement depuis des siècles (3), mais les habitations humaines subissaient entre l’été et l’hiver des variations thermiques importantes. La puce tropicale du rat (*X. cheopis*) n’y pouvait survivre et la seule puce murine présente, *Nosopsylla fasciatus*, si elle peut transmettre la peste de rat à rat, pique l’homme “seulement à contre-cœur” comme écrivait SMIT. En revanche, *Pulex irritans* était le vecteur idéal par sa très grande abondance sur l’homme et dans ses habitations (5) (et ce, depuis au moins l’âge du bronze; nous l’avons identifié, et elle seule, dans des extractions faites par PONEL datées de 3100 avant J. C., provenant d’une cité lacustre du Jura) (19). L’importance vectorielle de *P. irritans* fut d’ailleurs mise en évidence au Maroc dans un environnement proche de celui de l’Europe de la 2ème pandémie (7).

Voyons quelques exemples plus contemporains :

Les foyers de l’ex-URSS, de par l’immensité du territoire concerné, ont des aspects variés. Il faut noter l’importance des Gerbilles et des Sciuridés, essentiellement les espèces terrestres, comme les *Spermophiles* (ou citelles, ou sousliks) et les *Marmottes* (ou tarbagans) animaux hibernants. Les puces sont très variées : *Coptosyllidés* et de nombreuses espèces de *Xenopsylla* (Pulicidés) essentiellement liées aux Gerbilles; chez les Sciuridés, diverses familles sont abondantes : *Ctenophthalmidés*, *Ceratophyllidés* (dont beaucoup d’espèces peuvent accidentellement piquer l’homme) et un Pulicidé bien connu, *Pulex irritans*, abondant par place sur les *Marmottes* et dans leurs terriers (2)... et, bien sûr, sur l’homme et dans ses habitations.

La biogéographie qui regroupe sous le nom de zone holarctique tout l’hémisphère nord jusqu’à, très schématiquement,

la latitude du sud du Sahara, explique bien, par l'homogénéité de toute cette zone, la pérennité, l'extension et l'identité des acteurs dans le foyer de l'ouest des États-Unis, foyer apparu vers 1898 à San Francisco. Les Sciuridés (écureuils et marmottes *sensu lato*: *Cynomys* ou chiens de prairie) sont de nouveau présents et même au premier plan; les Sigmodontinés (p. ex. *Neotoma*) remplacent, sur le plan épidémiologique, les Gerbillinés. Les Lagomorphes sont ici d'intérêt direct par les cotton-tails ou "lapins" américains (*Sylvilagus*), mais, pour ces "lapins", c'est surtout leur manipulation qui est contaminante pour le chasseur ou la ménagère plutôt que leurs parasites (13).

Quant aux puces, elles appartiennent, pour la plupart, aux mêmes familles que pour le foyer précédent, paléarctique. *Pulex irritans* reçoit le renfort de son espèce jumelle *P. simulans*, fréquente sur certains Sciuridés, les "chiens de prairie". En dehors des zones portuaires et de quelques grandes métropoles, *Xenopsylla cheopis* manque. Le rôle de cette puce est nul dans l'extension permanente du foyer américain que l'on estime à un méridien vers l'est tous les dix ans.

L'Afrique intertropicale et, plus particulièrement, la région des Grands Lacs, est vraisemblablement un foyer très ancien. En zone de savane, *X. cheopis*. *lato* est abondante sur divers Murinés; elle est rare ou absente en forêt primaire. La peste selvatique passe par de nombreux genres de puces appartenant essentiellement aux Ctenophthalmidés, Pygiopsyllidés et, en savane, Pulicidés. De nombreux rongeurs Murinés (et Gerbillinés en savane) sont impliqués. Au niveau humain, la puce de l'homme était, jusqu'aux années 1950-60, *Ctenocephalides felis strongylus*, endémique, piquant localement avidement l'homme, mais mauvais vecteur nous l'avons dit. Depuis cette date, *Pulex irritans* semble s'être bien implanté (6), mais les données entomologiques et surtout épidémiologiques récentes se sont faites rares pour diverses et évidentes raisons.

En Amérique du Sud, la zone néotropicale fut atteinte par la peste dans les dernières années du XIX^e siècle à la fois sur la côte est et la côte ouest où faune et flore sont différentes entre elles et du reste du monde. A l'heure actuelle la peste persiste particulièrement dans le nord-est du Brésil sur la côte est, au Pérou, en Colombie, en Equateur sur la côte ouest.

Les réservoirs animaux sont très divers. Dans les foyers selvatiques, des rongeurs Murinés Sigmodontinés et Caviidés, mais aussi des Edentés, des Marsupiaux sont impliqués. Les puces vectrices sont également originales: Rhopalopsyllidés, Stephanocircidés... ont un rôle important. *Pulex* est localement bien représenté (au Brésil par exemple), mais il est certain que d'autres puces piquent accidentellement l'homme, en particulier, toujours au Brésil, les deux *Xenopsylla* importées d'Afrique (*X. cheopis* et *X. brasiliensis*) et des Rhopalopsyllidés. KARIMI et coll. (10) ont noté que, dans ce pays, *Polygenis* (Rhopalopsyllidé) pique beaucoup plus facilement l'homme que *Xenopsylla*.

Le tableau final (tableau I) que nous proposons n'est que le résumé de ce qui précède, mais en éliminant les familles paucigénériques. En dehors des puces dont les hôtes sont réfractaires (comme les oiseaux) ou non impliqués (comme les chauves-souris parasitées par les Ischnopsyllidés), ou de celles dont l'écologie est incompatible avec la transmission car elles passent leur vie imaginaire sur un seul hôte (comme les puces-chiques et espèces écologiquement apparentées), on peut constater, et c'est en fait la seule chose importante, que toutes les familles largement répandues, pour peu que leurs hôtes soient réceptifs, jouent un rôle dans l'épidémiologie pesteuse.

Lorsque (à peu d'années près) SIMOND fit sa découverte, le grand RAILLIET, le précurseur de BRUMPT, écrivait en 1895 :

Tableau I.

Principales familles de puces présentes dans divers foyers pesteux
Main flea species present in various plague foci.

	URSS	USA	Afrique centrale	Afrique du Nord	Néotropical ouest
<i>Hystrihopsyllidae</i>	+	+	0	?	?
<i>Stephanocircidae</i>	0	0	0	0	+
<i>Pygiopsyllidae</i>	0	0	+	0	?
<i>Ctenophthalmidae</i>	+	+	+	+	+
<i>Ceratophyllidae</i>	+	+	+	+	+
<i>Ischnopsyllidae</i>	-	-	-	-	-
<i>Rhopalopsyllidae</i>	0	+	0	0	+
<i>Pulicidae</i>	+	+	+	+	+
<i>Tungidae</i>	0	-	-	0	-

(+ : vectrices; - : non vectrices; 0 : absentes dans la région considérée; ? : rôle non connu).

"... les puces sont tout au plus à l'origine de quelques nuisances", tandis qu'un humoriste disait "la puce a été créée pour permettre au chien de se distraire"...

Un grand merci donc à Paul-Louis SIMOND d'avoir montré que leur importance était infiniment plus grande... et que leur étude approfondie pouvait devenir une passion.

Références bibliographiques

1. ADVISORY COMMITTEE - Reports on plague investigations in India. *J Hyg*, 1907, **7**, 323-476.
2. AGEEV VS & POLE SB - Puces des marmottes des foyers de peste enzootique du Tien Shan et du Pamir-Alaï. In: *Biodiversité chez les Marmottes*, LE BERRE M, RAMOUSSE R & LE GUELTE L eds, International Marmot Network, Moscow, Lyon, 1996, 89-94.
3. AUDOIN-ROUZEAU F & VIGNE JD - La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Rev Paléobiol*, 1994, **13**, 125-145.
4. BALTAZARD M - La recherche épidémiologique et son évolution. L'exemple d'un travail d'équipe sur la peste. *Bull Inst Pasteur*, Paris, 1969, **67**, 235-262.
5. BEAUCOURNU JC - A propos du vecteur de la peste en Europe occidentale au cours de la deuxième pandémie. *Bull Soc Fr Parasitol*, 1995, **13**, 233-252.
6. BEAUCOURNU JC, LE PIVER M & GUIGUEN C - Actualité de la conquête de l'Afrique intertropicale par *Pulex irritans* Linné, 1758. *Bull Soc Pathol Exot*, 1993, **86**, 290-294.
7. BLANC G - Une opinion non conformiste sur le mode de transmission de la peste. *Rev Méd Afr noire Union fr*, 1955, **9**, 25-40.
8. DEVIGNAT R - Particularités de la peste au Congo belge. *Rev Méd Liège*, 1952, **7**, 761-768.
9. JORDAN K & ROTHSCCHILD NC - Revision of the non-combed eyed Siphonaptera. *Parasitology*, 1908, **1**, 1-100.
10. KARIMI Y, EFTEKHARI M & DE ALMEIDA CR - Sur l'écologie des puces impliquées dans l'épidémiologie de la peste et le rôle éventuel de certains insectes hématophages dans son processus au Nord-Est du Brésil. *Bull Soc Pathol Exot*, 1974, **67**, 583-591.
11. LEWIS RE - Résumé of the *Siphonaptera* (Insecta) on the World. *J Med Entomol*, 1998, **35**, 377-389.
12. POLLITZER R - *La Peste*. Monographie O.M.S., Genève, 1954, 737 pp.
13. REYN CF von, BARNES AM, WEBER NS & HODGIN UG - Bubonic plague from exposure to a rabbit : a documented case, and a review of rabbit-associated plague cases in the United States. *Am J Epidemiol*, 1976, **104**, 81-87.
14. SCHWAN TG - *Xenopsylla bantorum* is an East African subspecies of *X. cheopis* (Siphonaptera, Pulicidae). *J Med Entomol*, 1992, **29**, 927-933.
15. SIMOND PL - La propagation de la peste. *Ann Inst Pasteur*, 1898, **12**, 625-687.
16. SUNTSOV VV, LY Thi Vi Huong, SUNTSOVA NI & GRATZ NG - Plague foci in Vietnam : zoological and parasitological aspects. *Bull Org Mond Santé*, 1997, **74**, 117-123.
17. TRAUB R - Karl JORDAN's studies on Siphonaptera. *Trans Roy Entomol Soc London*, 1955, **107**, 33-42.
18. TRAUB R - Notes on fleas and the ecology of plague. *J Med Entomol*, 1972, **9**, 603.
19. YVINEC JH, PONEP P & BEAUCOURNU JC - Apports archéontomologiques de l'étude des puces (*Siphonaptera*), aspects historiques et anthropologiques. *Ann Soc Entomol France*, 1999, sous presse.