

DIVERSITÉ DU CORTÈGE EN SIPHONAPTÈRES CHEZ LE TAMIA DE SIBÉRIE (*TAMIAS SIBIRICUS* LAXMANN) INTRODUIT EN FORÊT DE SÉNART (ILE-DE-FRANCE)

PISANU B.*, MARMET J.*, BEAUCOURNU J.-C.** & CHAPUIS J.-L.*

Summary: FLEAS COMMUNITY IN INTRODUCED SIBERIAN CHIPMUNKS (*TAMIAS SIBIRICUS* LAXMANN) IN FOREST OF SÉNART, FRANCE

We examined the fleas community in an introduced population of Siberian chipmunks, *Tamias sibiricus*, between 2005 and 2007, in the Forest of Sénart (Essonne, France). We collected and identified 383 fleas on 463 chipmunks (total: 1,891 captures on 471 chipmunks). In 2005, 120 fleas were also collected on 65 bank voles, *Clethrionomys glareolus*, and on 25 wood mice, *Apodemus sylvaticus*, trapped within the same area. *Ceratophyllus sciurorum sciurorum* formed 73.6 % of the chipmunks' flea community, with an annual prevalence (P) ranging between 8 and 13 % and a mean intensity (I) ranging between 1.1 and 1.6 fleas per individual. Among the six other species infecting this Sciurid, *Ctenophthalmus agyrtes impavidus* constituted 17.2 % (P: 1.6-2.2 %; I: 1.1-2.6), and *Megabothris turbidus* 8.1 % (P: 0.8-1.9 %; I: 1.0-1.4) of the flea community, respectively. These last two species represented respectively 60.8 % and 36.6 % of the flea community on the bank vole and the wood mouse.

Originated from Asia, chipmunks did not import any flea species to Sénart, probably because they were used as pets before their release in the wild. Abundance in *C. s. sciurorum* increased with adult chipmunk density and with juvenile density in summer. On adult chipmunks *C. s. sciurorum* tended to decrease with increasing abundance of red squirrels (*Sciurus vulgaris*). Moreover, the two other flea species mainly infected young chipmunks during the fall, and their number was not related to chipmunk density. However, the distribution of species within the flea community became more balanced with increase juvenile chipmunk density. Overall, these results indicate that the close phyletic relationship between chipmunks and red squirrels contributed in the acquisition and the spread of fleas by chipmunks. Primary and secondary hosts densities, their habitat use, and more specifically burrowing activities and tree canopy use, also played a role in the spread of fleas on chipmunks.

KEY WORDS : Siphonaptera, *Tamias sibiricus*, introduced Sciurid, France.

Résumé :

Lors de piégeages du tamia de Sibérie, *Tamias sibiricus*, effectués en 2004, 2005 et 2006 en Forêt de Sénart (Essonne), 471 individus différents ont été examinés. Sur 463 d'entre eux (1 891 captures-recaptures), 383 puces ont été collectées et identifiées. En 2005, 120 puces ont également été collectées sur le même site chez 65 campagnols roussâtres, *Clethrionomys glareolus*, et 25 mulots sylvestres, *Apodemus sylvaticus*. *Ceratophyllus sciurorum sciurorum* constitue à elle seule 73,6 % du peuplement en Siphonaptères chez les tamias avec des prévalences annuelles (P) comprises entre 8 et 13 % et des intensités moyennes (I) entre 1,1 et 1,6 puces par individu. Parmi les six autres espèces trouvées sur ce Sciuridé allochtone, *Ctenophthalmus agyrtes impavidus* représente 17,2 % du peuplement (P : 1,6-2,2 % ; I : 1,1-2,6) et *Megabothris turbidus*, 8,1 % (P : 0,8-1,9 % ; I : 1,0-1,4). Ces deux dernières espèces forment respectivement 60,8 % et 36,6 % du peuplement de Siphonaptères du campagnol roussâtre et du mulot sylvestre. Originaire d'Asie, les tamias n'ont importé avec eux aucune espèce de puces à Sénart, vraisemblablement en relation avec son maintien en captivité avant son implantation en nature. Les abondances en *C. s. sciurorum* augmentent avec les densités en tamias adultes et celles des juvéniles en été ; elles tendent à décroître chez les adultes lorsque les abondances en écureuils roux (*Sciurus vulgaris*) augmentent. Par ailleurs, les deux autres espèces de puces infectent principalement les juvéniles au cours de l'automne, sans relation avec leurs densités. Toutefois, l'indice de régularité de la diversité de la communauté en Siphonaptères augmente avec les densités en juvéniles. Collectivement, ces résultats indiquent que le lien de parenté phylétique entre les hôtes a contribué à l'acquisition de puces par le tamia. Les densités des hôtes, primaires et secondaires, jouent également un rôle dans la diffusion des Siphonaptères chez le tamia, en relation avec son utilisation de l'espace, notamment la fréquentation de terriers et de la partie aérienne de son habitat.

MOTS CLÉS : Siphonaptères, *Tamias sibiricus*, Sciuridé introduit, France.

INTRODUCTION

L'invasion des parasites d'hôtes allochtones dépend de la survie des hôtes, de celle des stades libres des parasites et de leurs capacités à se propager

* Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Écologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5173 MNHN-CNRS-P6, 61, rue Buffon, F-75005 Paris, France.

** Faculté de Médecine, Laboratoire de Parasitologie & Institut de Parasitologie de l'Ouest, avenue Léon Bernard, F-35043 Rennes cedex, France.

Correspondance : Jean-Louis Chapuis. E-mail : chapuis@mnhn.fr

(Dobson & May, 1986). Le nombre d'espèces parasites trouvées chez ces populations est réduit de moitié en comparaison de populations homologues sur leur aire d'origine (Torchin *et al.*, 2003). La réduction de la diversité parasitaire résulte de l'extinction rapide des parasites après introduction de l'hôte, du nombre restreint d'hôtes importés, de l'absence d'hôtes secondaires compatibles, de conditions défavorables au développement des parasites, ou de limitations dans l'acquisition de nouvelles espèces (Torchin *et al.*, 2003).

Au cours des 30 dernières années, l'écureuil de Corée ou tamia de Sibérie, (*Tamias sibiricus* Laxmann), a été

introduit en Région Ile-de-France dans une dizaine de parcs urbains et de forêts périurbaines (Chapuis, 2005 ; Marmet & Chapuis, 2007). Dans la forêt de Sénart, les Siphonaptères ont été collectés sur des tamias capturés bi-mensuellement entre 2004 et 2006 afin de caractériser la nature de leur peuplement. Celui des micro-mammifères co-habitants avec le tamia a été analysé en 2005, afin de comprendre l'origine du cortège en puces hébergé par le tamia. De plus, les variations d'indices de diversité, ainsi que des abondances des espèces de puces ont été analysées selon les mois et les années, en fonction des densités, de l'âge des tamias et des densités des rongeurs autochtones.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

SITE ET POPULATIONS D'ÉTUDE

La Forêt de Sénart, située dans l'Essonne à 22 km au sud-est de Paris (48° 39' N; 2° 29' E), couvre une superficie de 3200 ha. Le groupement forestier dominant est la chênaie-charmaie (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Carpinus betulus*). Ce massif forestier abrite la principale population de tamias présente en France, avec un effectif de plusieurs milliers d'individus (Chapuis, 2005).

Les tamias ont été capturés de mars à octobre 2004 sur une surface de 10 ha et de février à novembre en 2005 et 2006 sur 12 ha. Deux sessions de piégeage séparées de neuf à 11 jours ont été effectuées chaque mois, ceci deux et trois jours consécutivement en 2004, avec 80 pièges Sherman®, et trois et cinq jours en 2005 et 2006, avec 104 pièges. Ceux-ci ont été appâtés avec du beurre d'arachide. Au cours d'une session de piégeage, les tamias ont été examinés lors de leur première capture. Ils ont été pesés, leur sexe a été déterminé et ils ont été classés en deux catégories d'âge, juvéniles et adultes, selon leur poids et la période de capture. Les jeunes pèsent de 40 à 70 g lors de leur sortie du terrier de naissance et les adultes, de 80 à 120 g. Au cours de l'année, deux cohortes de jeunes peuvent être distinguées : les juvéniles du printemps, notés J1, et ceux de la fin de l'été, notés J2. Chaque tamia est marqué au moyen d'un transpondeur et d'une bague auriculaire, puis relâché sur son lieu de capture. Lors de l'examen des animaux maintenus en main, les puces ont été dénombrées et, pour la plupart d'entre elles, collectées à la pince, après soufflage du pelage. Elles ont été conservées dans de l'alcool à 70°.

Les autres petits rongeurs présents sur le site, le mulot sylvestre (*Apodemus sylviticus*, L.) et le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus* Schreb) ont été piégés en 2005 dans les pièges Sherman destinés à la capture des tamias et dans 200 pièges INRA® appâtés.

Deux lignes de 100 pièges, espacés les uns des autres de trois mètres, ont été placées sur le site d'étude, l'une en chênaie-charmaie et la seconde en chênaie semi-ouverte. Ils ont été ouverts trois jours consécutivement en mars, juin et septembre. Après leur capture, les rongeurs, tués par dislocation des vertèbres cervicales, ont été immédiatement placés dans un sac plastique, puis congelés. Au laboratoire, leur sexe a été déterminé, ainsi que leur âge d'après leur poids (< à 20 g : juvéniles et subadultes; > à 20 g : adultes), et les puces ont été collectées exhaustivement.

Ces ectoparasites ont été identifiés sous loupe ou microscope binoculaire suivant les clés de détermination de Beaucournu & Launay (1990). La fréquentation du site par l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris* L.) a été estimée par le dénombrement des individus observés sur un itinéraire de 1,5 km parcouru entre 8 h et 9 h (TU), cinq à dix fois par mois, de février-mars à novembre-décembre en 2005 et 2006.

TRAITEMENT DES DONNÉES

• Populations hôtes

L'abondance en tamias a été estimée grâce au modèle Removal (M_{tbh}) fourni par le programme CAPTURE (Otis *et al.*, 1978; Rexstad & Burhnam, 1992). Les densités relatives ont été calculées en tenant compte de la surface de piégeage, différente selon les années. Ce même logiciel a été utilisé pour estimer l'abondance en mulots, d'après les captures effectuées en 2005 dans les pièges INRA. Celle en campagnols a été exprimée en nombre de captures pour 100 pièges Sherman/jour.

• Peuplement en Siphonaptères

Au cours d'un mois (deux sessions de piégeage) et des années (15 sessions en 2004, 16 en 2005, 22 en 2006), un individu a pu être examiné plusieurs fois. Il s'ensuit une dépendance des données. D'après les observations de l'un de nous, le renouvellement sur les hôtes des espèces de puces étudiées serait très rapide, inférieur à une semaine. De ce fait, les données ont été considérées comme indépendantes d'une session à l'autre.

Les abondances et les intensités moyennes en puces sont présentées avec leur erreur standard (± 1 SE). Pour les prévalences, les abondances et les intensités, les intervalles de confiance à 95 % (logiciel QP 3.0, Rózsa *et al.*, 2000; Reiczigel & Rózsa, 2005) sont indiqués entre crochets. La comparaison des prévalences a été effectuée par l'utilisation du χ^2 ou du test exact de Fisher. Les comparaisons des intensités et des abondances moyennes ont été effectuées en utilisant le test des médianes de Mood ou le test-*t* bootstrap (logiciel QP 3.0).

La richesse spécifique en Siphonaptères des tamias a été caractérisée par l'estimateur Jackknife 1 (Poulin, 1998; Walther & Morand, 1998) par utilisation du logiciel EstimateS 7.0 (R.K. Colwell, 2005®). L'indice de diversité spécifique de Shannon (H') a été calculé avec ce

même logiciel et l'indice de régularité de la diversité spécifique d'après la formule $E = [H']/\text{Log}_{10}[Jackk1]$ (pour ces indices, voir Legendre & Legendre, 1979). Les données ont été rassemblées en trois périodes : de février à avril (sortie d'hibernation), de mai à juillet (premières captures des J1) et d'août à novembre (premières captures des J2 et entrée en hibernation).

Les moyennes de la richesse estimée et de l'indice de régularité ont été comparées selon les années, les périodes, les classes d'âge et le sexe au moyen du test U de Mann-Whitney ou du test H de Kruskal-Wallis (Siegel & Castellan, 1988).

La variation des abondances en puces en fonction de l'année, la période et l'âge des tamias, a été explorée au moyen d'analyses de déviance de "modèles de linéarisation généralisée" ("*Generalized Linear Models*"; McCullagh & Nelder, 1991; Wilson *et al.* 1996; Wilson & Grenfell, 1997).

Les relations entre les indices de diversité, les abondances en puces, les densités en tamias, et les abondances en écureuils roux (transformées en Log_{10}) ont été calculées au moyen d'analyses de variance cumulée de modèles de régressions linéaires multiples, en séparant les adultes dès J1 et en incluant des effets de l'année et de la période (Sokal & Rohlf, 1981). En présence de petits échantillons ($n < 20$), les corrélations obtenues à partir des régressions linéaires simples ont été confirmées en calculant un coefficient moyen d'association de Pearson obtenu par la méthode du "bootstrap" (Manly, 1991).

Entre 2004 et 2006, l'âge de 13 individus n'ayant pu être déterminé avec certitude, les 25 captures-recaptures correspondantes n'ont pas été prises en compte dans les analyses.

RÉSULTATS

POPULATIONS D'HÔTES

- Mulot sylvestre et campagnol roussâtre

Entre mars et novembre 2005, 25 mulots sylvestres et 65 campagnols roussâtres ont été prélevés. Ces individus ont été régulièrement capturés au cours de la période d'étude : en moyenne 2,8 [0 à 7] mulots/mois et 7,2 [2-18] campagnols/mois. Pour le mulot, l'abondance estimée est faible : 4 ± 2 individus en mars, 2 ± 0 en juin et 11 ± 4 en septembre sur une surface d'environ 3 ha (25 mètres de part et d'autre des lignes de piégeage). Les campagnols roussâtres ont été capturés uniquement dans les pièges Sherman destinés à la capture des tamias (6656 pièges/jour en 2005), avec un minimum de capture en mars (0,4 ind./100 pièges/jour), une augmentation en juin-juillet (1,2 et 1,3 ind./100 pièges/jour) et en octobre-novembre (2,2 et 2,9 ind./100 pièges/jour).

- Tamia de Sibérie

Entre mars 2004 et décembre 2006, 471 individus différents ont été capturés. Fin juin, période où l'effectif est maximum, les densités estimées étaient de 7,1 ind./ha en 2004 (4,8 ad. et 2,3 J1), 10,6 en 2005 (4,3 ad. et 6,3 J1) et 5,8 en 2006 (tous adultes). Fin septembre, la densité en J2 était de 3,3 ind./ha en 2004, 1,6 en 2005 et 5,2 en 2006 (J. Marmet, J.-L. Chapuis, non publié).

- Écureuil roux

En 2005, au total, 14 observations ont été faites sur l'itinéraire de comptage, parcouru 69 fois. Au maximum, trois individus différents ont été dénombrés durant un comptage. Le nombre moyen d'écureuils roux observé au maximum par mois sur un itinéraire a été de $0,5 \pm 0,3$ individus. En 2006, un seul a été vu sur l'itinéraire, parcouru 98 fois.

COMMUNAUTÉS EN SIPHONAPTÈRES

- Mulot sylvestre et campagnol roussâtre

Chez le mulot sylvestre, 37 puces appartenant à quatre espèces ont été collectées : 28 *Ctenophthalmus (C.) agyrtes impavidus* (Jordan, 1928), représentant 75,7 % du peuplement en Siphonaptères, 7 *Megabothris (Gebrella) turbidus* (Rothschild, 1909) formant 18,9 % du peuplement, un spécimen de *Ceratophyllus (Monopsyllus) sciurorum sciurorum* (Schrank, 1803) et un de *Typhloceras poppei poppei* (Wagner, 1903), puce spécifique du mulot, constituant chacun 2,7 % du peuplement.

Chez le campagnol roussâtre, 83 puces appartenant à trois espèces ont été collectées : 45 *C. a. impavidus*, 54,2 % du peuplement en puces, 37 *M. turbidus*, 44,6 % du peuplement et un spécimen de *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) congener congener* (Rothschild, 1907) représentant 2,2 % du peuplement. Les prévalences et intensités des infections pour chacun de ces rongeurs sont présentées dans le tableau I.

- Tamia de Sibérie

- Peuplement en Siphonaptères

Sur *Tamias sibiricus*, 383 puces ont été récoltées et sept espèces identifiées : 282 *C. s. sciurorum* (73,6 % du peuplement), 66 *C. a. impavidus* (17,2 %), 31 *M. turbidus* (8,1 %), ainsi qu'un spécimen (0,3 %) de *Dasypteryx (Dasypteryx) gallinulae gallinulae* (Dale, 1878), un de *Rhadinopsylla (Actenophthalmus) pentacantha* (Rothschild, 1897), un de *Rhadinopsylla isacantha* (Rothschild, 1907) et un de *Ctenophthalmus (Euctenophthalmus) assimilis assimilis* (Taschenberg, 1880). La prévalence en puces, toutes espèces confondues, est de 16,3 % [14,7-18,0] ($n = 1945$). Certaines puces n'ayant pu être collectées lors de l'examen des tamias, les intensités et les abondances moyennes des différentes espèces ont été calculées sur 463 tamias différents, représentant 1891 captures-recaptures (tableau II).

Espèces	Paramètres d'infection	<i>A. sylvaticus</i> (n = 25)	<i>C. glareolus</i> (n = 65)	Tests
<i>Ctenophthalmus a. impavidus</i> (Jordan, 1928)	P (%)	48,0 [29,6-68,3]	38,5 [27,2-50,8]	0,477
	I	2,3 ± 0,5 [1,7-3,3]	1,8 ± 0,3 [1,4-2,5]	0,311
<i>Megabotbris turbidus</i> (Rothschild, 1909)	P (%)	16,0 [5,7-35,7]	36,9 [26,1-49,2]	0,065
	I	1,8 ± 0,4 [1,0-2,5]	1,5 ± 0,2 [1,3-1,8]	0,677
<i>Typhloceras p. poppei</i> (Wagner, 1903)	P (%)	4,0 [2,0-19,6]	–	
<i>Ceratophyllus s. sciurorum</i> (Schränk, 1803)	P (%)	4,0 [2,0-19,6]	–	
<i>Ctenophthalmus c. congener</i> (Rothschild, 1907)	P (%)	–	1,5 [0,8-8,2]	

Tableau I. – Prévalence (P, et intervalle de confiance à 95 %) et intensité moyenne (I, et intervalle de confiance à 95 %) des espèces de puces collectées sur les mulots sylvestres et campagnols roussâtres capturés entre mars et décembre 2005 en Forêt de Sénart. Test exact de Fisher pour les prévalences, test-t “bootstrap” pour les intensités.

Espèces	Paramètres d'infection	2004 (n = 441)	2005 (n = 731)	2006 (n = 719)	Tests
<i>Ceratophyllus s. sciurorum</i> (Schränk, 1803)	P (%)	7,7 [5,5-10,6]	10,0 [8,0-12,4]	13,4 [11,1-16,0]	0,008
	I	1,3 ± 0,1 [1,1-1,5]	1,4 ± 0,1 [1,2-1,6]	1,4 ± 0,1 [1,3-1,6]	0,930
<i>Ctenophthalmus a. impavidus</i> (Jordan, 1928)	P (%)	1,6 [0,8-3,2]	1,9 [1,1-3,2]	2,2 [1,4-3,6]	0,715
	I	(1)	1,1 ± 0,2 [1,0-1,3]	2,6 ± 1,5 [1,1-7,1]	0,699
<i>Megabotbris turbidus</i> (Rothschild, 1909)	P (%)	1,8 [0,9-3,6]	0,8 [0,4-1,8]	1,9 [1,1-3,2]	0,166
	I	1,4 ± 0,3 [1,0-2,0]	(1)	1,2 ± 0,2 [1,0-1,3]	0,644
<i>Rhadinopsylla isacantha</i> (Rothschild, 1907)	P (%)	–	0,1 [$<$ 0,1-0,8]	–	–
<i>Dasyipsyllus g. gallinulae</i> (Dale, 1878)	P (%)	–	–	0,1 [$<$ 0,1-0,8]	–
<i>Ctenophthalmus a. assimilis</i> (Taschenberg, 1880)	P (%)	–	–	0,1 [$<$ 0,1-0,8]	–
<i>Rhadinopsylla pentacantha</i> (Rothschild, 1897)	P (%)	–	–	0,1 [$<$ 0,1-0,8]	–

Tableau II. – Prévalence (P, et intervalle de confiance à 95 %) et intensité moyenne (I, et intervalle de confiance à 95 %) des espèces de puces collectées sur les tamias de Sibérie capturés entre mars 2004 et novembre 2006 en Forêt de Sénart. Test exact de Fisher pour les prévalences, test-t “bootstrap” pour les intensités.

. Diversité en Siphonaptères

Les moyennes de la richesse spécifique et de l'indice de régularité de la diversité en puces, estimées par session chez les adultes et les juvéniles (J1 et J2), n'ont pas varié significativement selon le sexe, pour chaque catégorie d'âge, au cours des différentes périodes entre 2004 et 2006. Pour les analyses suivantes, les individus ont été rassemblés par classe d'âge sans distinction du sexe.

Chez les adultes, les moyennes de la richesse spécifique et de l'indice de régularité de la diversité n'ont pas varié selon la période ou l'année (figure 1). Aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre la densité en adultes et les deux indices de diversité estimés par session.

Chez les juvéniles de la première cohorte (J1), les moyennes de la richesse spécifique estimée n'ont pas varié significativement selon les années (figure 2). En regroupant les observations sur l'ensemble des années,

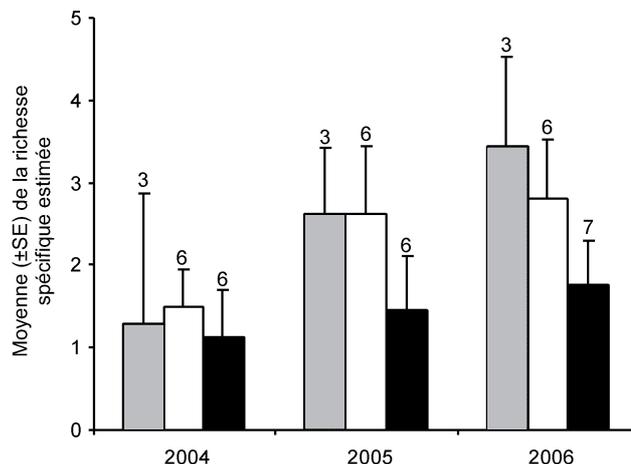


Fig. 1. – Variation de la moyenne de la richesse spécifique estimée en puces chez les tamias adultes au cours des trois périodes d'étude (gris : février-avril; blanc : mai-juillet; noir : août-novembre) en 2004, 2005 et 2006 en Forêt de Sénart. Le nombre de sessions bi-mensuelles est indiqué au-dessus des histogrammes.

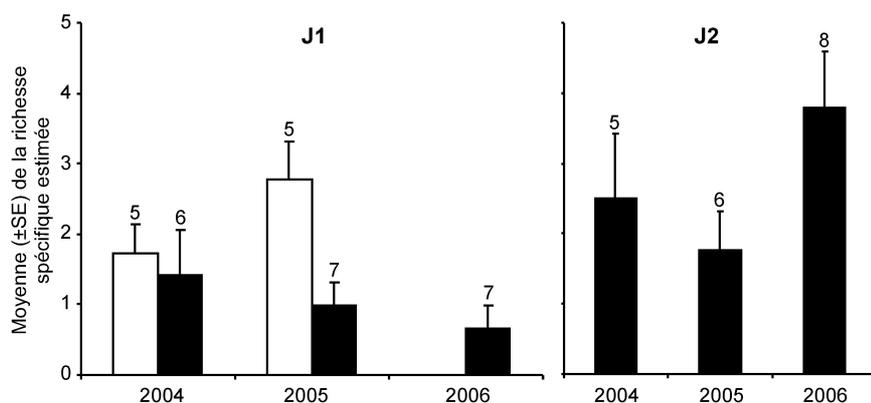


Fig. 2. – Variation de la moyenne de la richesse spécifique estimée chez les tamias juvéniles de la première (J1) et de la seconde (J2) cohorte (histogrammes blancs : mai-juillet; histogrammes noirs : août-novembre) en 2004, 2005 et 2006 en Forêt de Sénart. Le nombre de sessions bi-mensuelles est indiqué au-dessus des histogrammes.

les J1 présentent des moyennes de richesse spécifique significativement différentes selon les périodes ($U = 39,5$; $p = 0,006$), plus importante en mai-juillet ($n = 10 : 2,3 \pm 0,3$) qu'en août-novembre ($n = 20 : 1,0 \pm 0,2$). Les moyennes des indices de la régularité de la diversité n'ont pas varié significativement entre les différentes années ou périodes. Les deux indices de diversité estimés par session et les densités en J1 ne sont pas corrélés.

Chez les juvéniles de la seconde cohorte (J2), les moyennes de la richesse spécifique estimée n'ont pas varié significativement selon les années et les périodes (figure 2). La richesse spécifique estimée n'est pas corrélée à la densité. Les moyennes de l'indice de la régularité n'ont pas varié selon les années ou les périodes. L'indice de régularité estimé par session est corrélé à la densité en J2 ($F_{1, 12} = 10,11$; $p = 0,008$; figure 3).

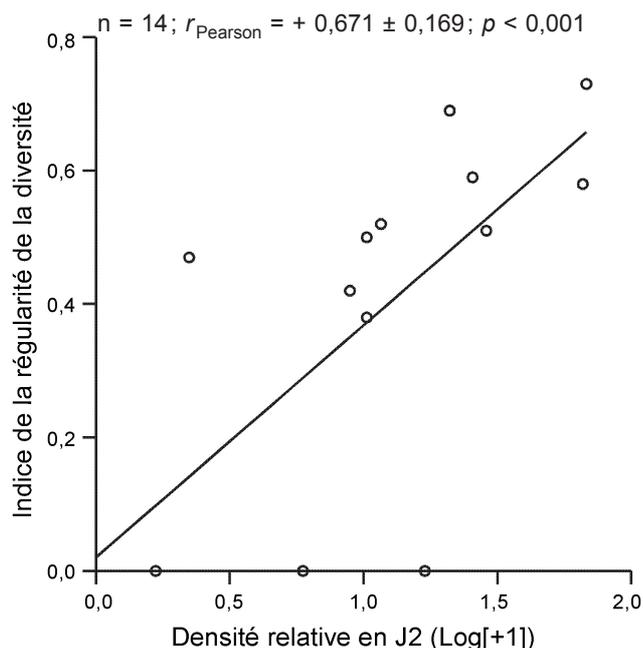


Fig. 3. – Corrélation entre l'indice de régularité de la diversité en puces et la densité relative en tamias juvéniles de la seconde cohorte (J2), d'août à novembre, en 2005 et 2006, en Forêt de Sénart.

Les moyennes de la richesse spécifique estimée en puces des tamias ne sont pas différentes entre les adultes et les J1 en mai-juillet et en août-novembre. Les J2 présentent au contraire une moyenne de la richesse spécifique estimée supérieure à celle des adultes ($n_{J2} = 19 : 2,8 \pm 0,4$; $n_{Ad} = 19 : 1,5 \pm 0,3$; $U^{MW} = 103,5$; $p = 0,023$) et à celle des J1 ($n_{J1} = 20 : 1,0 \pm 0,2$; $U = 86,0$; $p = 0,003$) en août-novembre. Par ailleurs, ni la moyenne de la richesse spécifique estimée, ni celle de l'indice de régularité de la diversité chez les J1 au cours de la période mai-juillet ne sont différentes de celles des J2 en août-novembre.

• Abondance en *C. s. sciurorum*

L'abondance en *C. s. sciurorum* chez les tamias a varié en fonction de l'âge selon les années (tableau III). En 2004 et 2005, les adultes sont significativement moins infectés que les juvéniles (J1 ou J2) (figure 4), contrairement à 2006. De plus, au cours de cette année, les adultes sont significativement plus infectés qu'en 2004 et 2005.

L'abondance en *C. s. sciurorum* est significativement et positivement corrélée avec la densité en J1, sans interaction avec l'abondance en écureuil roux, ni avec l'année ou la période (Tableau IV; figure 5). Aucune corrélation n'a été mise en évidence entre les abondances en puces et les densités en J2 au cours de la période août-novembre.

Chez les adultes, l'abondance en *C. s. sciurorum* est significativement corrélée avec la densité en tamias et avec l'abondance en écureuils roux, sans interaction avec l'année ou la période (tableau IV). L'augmentation de l'abondance en *C. s. sciurorum* a suivi celle de la densité en tamias (figure 6a). Inversement, lorsque l'effectif en écureuils roux a augmenté, l'abondance en *C. s. sciurorum* a diminué sur les tamias adultes (figure 6b). Par ailleurs, il n'y a pas de relations entre la densité en tamias adultes et l'abondance en écureuils roux.

• Abondance en *C. a. impavidus* et en *M. turbidus*

Sur l'ensemble de l'étude, l'abondance confondue en *C. a. impavidus* et en *M. turbidus* est de $0,05 \pm 0,01$ puces par tamia ($n = 1866$; variance = 0,57). Une exception à cette faible abondance en puces a été observée,

Source des variations	d.d.l.	Déviations	
		<i>C. s. sciuroorum</i>	<i>C. a. impavidus</i> et <i>M. turbidus</i>
Total	1865	674,2	273,5
Année	2	9,4***	1,7**
Saison	2	0,6 ^{NS}	5,4***
Âge	2	6,3***	7,8***
Année × Saison	8	30,5***	11,3***
Année × Âge	8	41,4***	9,6***
Âge × Saison	5	13,5***	8,3***
Année × Saison × Âge	16	54,6***	14,9***

Pour les charges en *C. s. sciuroorum*, le modèle choisi est celui de l'interaction entre l'année et l'âge. Ce modèle explique significativement mieux la variation des charges que celui incluant l'interaction "Année × Saison" car, pour un même degré de liberté (8), la déviance est supérieure (41,4 contre 30,5). De plus, le modèle "Année × Âge" explique également mieux la variation des charges en puces que le modèle "Âge × Saison" (différence entre les d.d.l. = 3, différence entre les déviations = 27,9, soit $p < 0,001$) ou que le modèle "Année" ($\chi^2_6 = 32,0$; $p < 0,001$). Enfin, le modèle incluant l'effet de l'interaction entre les trois facteurs n'explique pas mieux celui incluant le seul effet de l'interaction entre l'année et l'âge ($\chi^2_8 = 13,2$; $p > 0,05$).

Tableau III. – Analyse de déviance des GLM explorant la variation des abondances en *C. s. sciuroorum*, en *C. a. impavidus* et *M. turbidus* confondues, en fonction de l'année, de la saison, et de l'âge, chez les tamias capturés entre 2004 et 2006 en Forêt de Sénart. Les modèles significatifs retenus sont soulignés et en gras (** : $p < 0,010$; *** : $p < 0,001$).

Sources des variations	df.	S.S.	V.R.	p
Juvéniles 1				
Total	17	0,209		
+ densités en <i>T. sibiricus</i>	1	0,100	12,92	0,005
+ abondances en <i>S. vulgaris</i>	1	0,013	1,63	0,231
+ années	1	0,004	0,50	0,495
+ périodes	1	< 0,001	0,04	0,843
+ densités en <i>T. sibiricus</i> × années	1	0,003	0,34	0,571
+ densités en <i>T. sibiricus</i> × périodes	1	0,013	1,71	0,220
+ abondances en <i>S. vulgaris</i> × périodes	1	< 0,001	0,05	0,822
Résidus	10	0,077		
Adultes				
Total	32	0,063		
+ densités en <i>T. sibiricus</i>	1	0,012	8,44	0,008
+ abondances en <i>S. vulgaris</i>	1	0,007	4,87	0,039
+ années	1	0,008	5,38	0,032
+ périodes	2	0,001	0,37	0,692
+ densités en <i>T. sibiricus</i> × périodes	2	0,003	1,16	0,333
+ densités en <i>T. sibiricus</i> × années	1	< 0,001	0,58	0,457
+ abondances en <i>S. vulgaris</i> × périodes	2	< 0,001	0,19	0,832
+ abondances en <i>S. vulgaris</i> × années	1	< 0,001	0,01	0,914
Résidus	21	0,030		

Tableau IV. – Analyse de variance cumulée des modèles de régression linéaire multiple explorant les relations entre l'abondance en *C. s. sciuroorum* en fonction des densités en *T. sibiricus* (J1 et adultes), de l'abondance en *S. vulgaris*, de l'année et de la saison, en 2005 et 2006, en Forêt de Sénart.

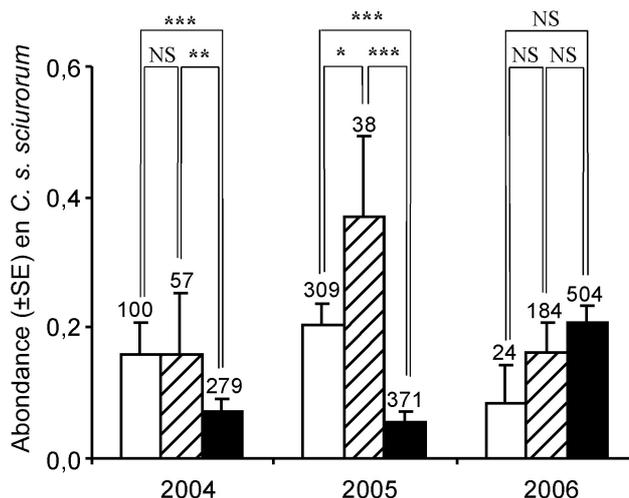


Fig. 4. – Comparaison des abondances moyennes (± 1 SE) en *C. s. sciuroorum* en fonction de l'âge (histogrammes blancs : J1; histogrammes hachurés : J2; histogrammes noirs : adultes et subadultes) et de l'année chez les tamias capturés entre 2004 et 2006 en Forêt de Sénart. La taille des échantillons est indiquée au-dessus des histogrammes, ainsi que les différences entre les moyennes (NS : non significative; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$).

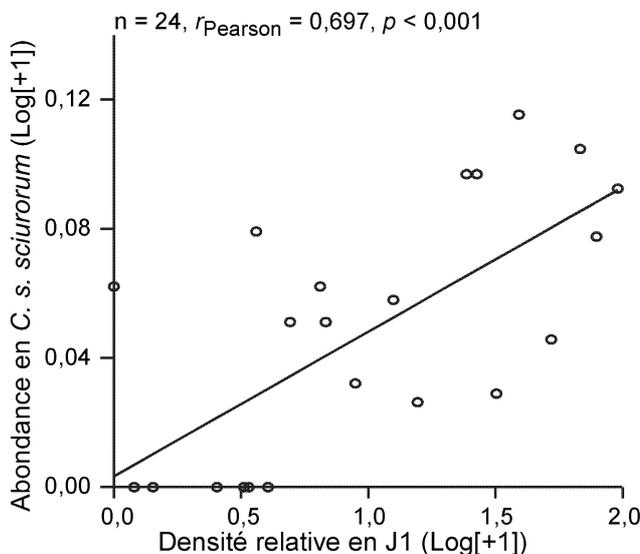


Fig. 5. – Relation entre les abondances en *C. s. sciuroorum* et les densités en tamias juvéniles de la première cohorte (J1) capturés de mai à novembre en Forêt de Sénart en 2004 et 2005.

une femelle capturée en février 2006 hébergeant 25 *C. a. impavidus*. La prise en compte de cet individu modifiant les résultats, il a été exclu des analyses suivantes. Dès lors, leur abondance est de $0,04 \pm 0,01$ puces par tamia ($n = 1865$: variance = 0,06). Le meilleur modèle expliquant la variation de leur abondance est l'âge des tamias (tableau III). Les J2 hébergent plus de puces ($n = 279$: $0,08 \pm 0,02$) que les J1 ($n = 433$: $0,04 \pm 0,01$; $p < 0,001$) et que les adultes ($n = 1\ 153$: $0,03 \pm 0,01$; $p < 0,001$). Aucune différence n'a été détectée entre les J1 et les adultes.

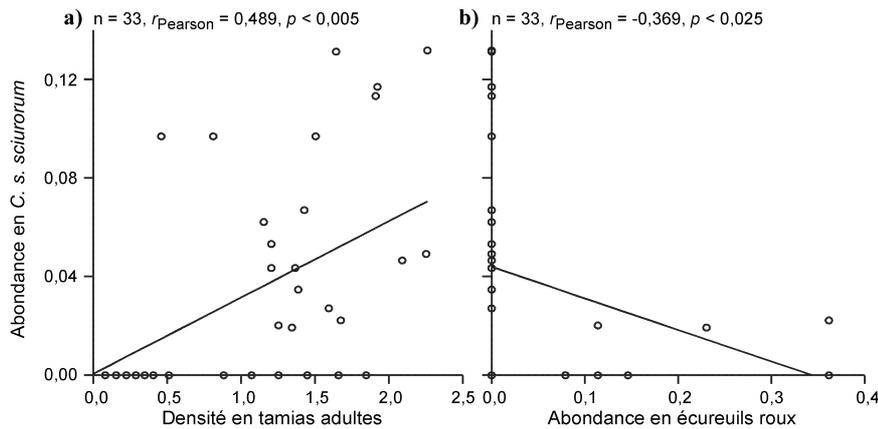


Fig. 6. – Relations entre l'abondance en *C. s. sciurorum* chez les tamias adultes et a) leur densité et b) l'abondance relative en écureuils roux en 2005 et 2006, en Forêt de Sénart.

Aucune relation entre l'abondance en *C. a. impavidus* et *M. turbidus*, les densités en tamias et la période ou l'année n'a été détectée chez les adultes ou les J2.

DISCUSSION

Sur son aire d'origine, le tamia de Sibérie est parasité par plus d'une vingtaine de taxons de Siphonaptères (Costa-Lima & Hathaway, 1946 ; Liu *et al.*, 1986), notamment des Ceratophyllidae (Ceratophyllinae, Amphipsyllinae et Leptopsyllinae), des Hystrichopsyllidae et des Ctenophthalmidae. Sur un plan phylétique, ces espèces sont toutes des acquisitions plus ou moins "récentes" pour les tamias. Elles présentent une spécificité écologique (*sensu* Beaucournu & Launay 1990) liée aux mœurs terrioles de cet écureuil, et associée aux exigences microclimatiques du développement de leurs larves. Ces observations expliquent l'absence d'espèces de puces co-introduites avec son hôte en Forêt de Sénart, en relation avec la phase de captivité avant introduction. Ce résultat corrobore les travaux de Dobson & May (1986) et Torchin *et al.* (2003) montrant que des espèces d'hôtes introduites dans un nouveau milieu importent avec elles peu d'espèces macroparasites en provenance de leur aire d'origine, en relation avec leur faible survie dans le nouveau milieu.

L'espèce dominante dans la communauté des Siphonaptères chez les tamias à Sénart est *C. s. sciurorum*, alors qu'elle est quasi absente chez le mulot sylvestre et le campagnol roussâtre. Cette puce, dont l'aire de répartition s'étend de l'Europe jusqu'à la Sibérie orientale, se développe en plaine principalement aux dépens de mammifères à nids aériens, telles les espèces des genres *Glis*, *Eliomys* ou *Muscardinus*, sous réserve que son hôte primaire, *S. vulgaris*, s'y rencontre (Beaucournu & Launay, 1990). Pourtant, le tamia de Sibérie est un écureuil terrestre utilisant des terriers comme abri, comme site de mise bas et lieu d'hibernation (Kawamichi, 1989). Ainsi, des conditions favorables au

développement des stades larvaires de ces puces seraient fournies par ce Sciuridé dont les mœurs diffèrent pourtant, en apparence, de celles de l'écureuil roux. Autre hypothèse, le tamia ne fait qu'accueillir momentanément cette espèce de puce. L'excavation de terriers et l'examen des Siphonaptères présents dans les nids permettront de vérifier cette hypothèse.

Les abondances en *C. s. sciurorum* ont augmenté avec les densités en J1 en été et avec celles des adultes tout au long de l'année. Ces observations confirment le rôle de la densité en hôtes dans la diffusion de parasites dont le cycle de transmission est direct (Morand & Poulin, 1998), comme c'est le cas chez les Siphonaptères (Stanko *et al.*, 2002).

De plus, la variation de l'abondance en *C. s. sciurorum* chez les tamias adultes a également varié en fonction de la fréquence de présence dans le milieu de l'écureuil roux, son hôte primaire. Ainsi, en quasi absence de *S. vulgaris*, comme cela a été observé en 2006, les tamias adultes sont significativement plus infectés par cette puce que lorsque l'hôte primaire fréquente le parc, comme en 2005. Ce résultat confirme une relation étroite entre *C. s. sciurorum* et *S. vulgaris*, mais également, le rôle probable de la proximité phylétique entre le tamia et l'écureuil roux dans la dynamique de capture de cette puce entre les deux hôtes. Ce résultat est en accord avec les travaux indiquant que les différentes espèces d'hôtes infectées par une espèce de puce sont souvent apparentées sur le plan phylétique (Krasnov *et al.*, 2004; Poulin *et al.*, 2006).

En 2006, alors qu'il y a eu une très faible production de jeunes chez les tamias au printemps, ce sont les adultes qui ont hébergé cette espèce de puce, alors qu'au cours des deux années précédentes, les juvéniles étaient plus abondamment infectés. Cette variation des abondances en *C. s. sciurorum* révèle des différences du comportement ou de la physiologie liées à l'âge influençant les infections par cette puce acquise par le tamia.

Deux autres espèces de puces forment principalement le cortège en Siphonaptères des tamias à Sénart, *C. a.*

impavidus et *M. turbidus*, avec des prévalences faibles. Ces espèces constituent la majeure partie du cortège en puces du mulot sylvestre et du campagnol roussâtre, en sympatrie avec le tamia. *C. a. impavidus* a une répartition strictement nord-ouest européenne et présente une spécificité écologique associée à tous les micromammifères à nidification hypogée ; *M. turbidus* s'étend de l'ouest européen à la Transbaïkalie et à la Turquie et présente une spécificité plus étroite vis-à-vis des Arvicolinés (*sensu* Le Louarn & Quéré, 2003) – genres *Clethrionomys* et *Microtus* – (Beaucournu & Launay, 1990). L'abondance de ces deux espèces de puces a varié selon l'âge des tamias – mais pas avec leur densité –, avec un pic d'infection chez les juvéniles de la seconde cohorte. Nous avons pu montrer qu'au cours de la période automnale de 2005, les abondances en mulots et en campagnols roussâtres étaient maximales, bien que faibles. Ainsi, l'augmentation des abondances en hôtes primaires dans le milieu semble avoir favorisé la diffusion des Ceratophyllidae (*Megabothris* et *Ceratophyllus*) chez les tamias, notamment par la fréquentation des terriers de ces différents hôtes. En effet, ces puces s'installent dans la fourrure de leurs hôtes au moment des repas sanguins, lorsque ces derniers sont dans leur nid.

Tous les rongeurs étudiés furent capturés dans des pièges, donc hors de leur terrier. Dans la liste des puces collectées, aucune (sauf *Rhadinopsylla*) n'est à classer comme typiquement nidicole. Toutefois, ce caractère n'est jamais absolu : *C. a. impavidus* et *M. turbidus* se trouvent dans les nids, mais avec la même fréquence que sur l'hôte. Les espèces les plus nidicoles de notre faune (*Hystriehopsylla*, certains *Ctenophthalmus* comme *C. bisoctodentatus* ou ceux du sous-genre *Euctenophthalmus*, c'est-à-dire *C. assimilis* et *C. congener*) ont d'autres tropismes que les Sciuridés : *Talpa* pour *C. bisoctodentatus*, les Arvicolidés pour les autres espèces ou groupes cités (Beaucournu & Launay, 1990). Par ailleurs, citons le cas de *Dasyopsyllus gallinulae*, puce d'oiseau, totalement accidentelle, mais peu rare sur les rongeurs lorsque le nid d'un oiseau hôte est déserté (Degeilh *et al.*, 1983).

La corrélation entre les indices de diversité en puces et la densité en J2 conforte l'hypothèse selon laquelle l'augmentation des densités des espèces hôtes favorise la diffusion des taxa de parasites dont la transmission est directe (Morand & Poulin, 1998), notamment chez les Siphonaptères de petits rongeurs (Beaucournu & Launay, 1990 ; Stanko *et al.*, 2002). La relation entre la densité en hôtes et l'indice de la régularité de la diversité montre que cette diffusion est liée à une augmentation des abondances des différentes espèces de puces acquises par les juvéniles. Ce phénomène n'est toutefois pas observé chez les J1 en mai-juillet. Néanmoins, la richesse spécifique en puces augmente chez ces juvéniles, montrant que la diversité du cortège en

Siphonaptères varie qualitativement, mais pas quantitativement, au cours de cette période. L'accroissement des effectifs en hôtes primaires et secondaires explique l'augmentation de la diversité de la communauté en puces nouvellement acquises par les tamias à Sénart.

CONCLUSION

Les tamias introduits à Sénart n'ont pas importé d'espèces de puces en provenance de leur aire d'origine, suggérant une faible aptitude des Siphonaptères à coloniser de nouveaux milieux avec leur hôte. Citons toutefois le cas de l'implantation d'une espèce de Ceratophyllidés, *Orchopeas howardi* (Baker, 1895), puce de l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) introduit en Grande-Bretagne avec son hôte (Smit, 1957), et celle de *Euboplopsyllus glacialis affinis* (Baker, 1904) (Pulicidé), puce introduite avec le lagomorphe *Sylvilagus floridanus* en Italie et, momentanément semble-t-il, en France (Beaucournu & Launay, 1990). La rareté de ces cas doit être liée à la suppression des conditions micro-environnementales nécessaires au développement des larves de puces dans les nids lors de la phase de captivité des hôtes avant leur introduction *in natura*.

C. s. sciurorum présente une variation de ses abondances en étroite relation avec des paramètres démographiques de la population de tamias, ainsi que de son hôte primaire, indiquant une influence de la parenté phylétique des hôtes dans les infections par cette puce. Une étude plus approfondie de la présence de *C. s. sciurorum*, adaptée à des nids aériens, dans les terriers des tamias, permettrait de mieux discerner le rôle des conditions micro-environnementales, du comportement, ou de la physiologie, sur leur développement chez cet hôte secondaire introduit, notamment en relation avec son âge.

Dans le cas d'espèces de puces infectant un hôte phylétiquement éloigné de leur hôte primaire, leur acquisition est étroitement dépendante des conditions écologiques de rencontre des hôtes et de l'abondance des hôtes primaires. Au cours de la période d'étude, les abondances en petits rongeurs forestiers étaient faibles. Des études sur le long terme, incluant des variations plus importantes des effectifs en hôtes primaires, devraient permettre de confirmer le rôle de la densité en hôtes dans la diffusion des espèces de puces chez le tamia.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Cindy Huchery, Christelle Jérusalem, Floriane Bart et Marina Roussel qui ont participé à la récolte du matériel sur le terrain, ainsi que la Région Ile-de-France, le Conseil Général

des Hauts-de-Seine et l'Office National des Forêt pour leur soutien financier. Nous remercions également Denis Réale et un lecteur anonyme pour leurs commentaires.

RÉFÉRENCES

- BEAUCOURNU J.-C. & LAUNAY H. Les puces (Siphonaptera) de France et du Bassin méditerranéen occidental. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Faune n° 76. Éditions Faune de France, 1990, 511 p.
- CHAPUIS J.-L. Répartition en France d'un animal de compagnie naturalisé, le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*). *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 2005, 60, 239-253.
- COLWELL R.K. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5 Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>, 2005.
- COSTA-LIMA A. DA & HATHAWAY C.R. Pulgas: bibliografía, catálogo e animales por elas sudados. *Monografía del Instituto Oswaldo Cruz*, 1946, 4, 522 p.
- DEGEILH B., GILOT B., GUIGUEN C. & BEAUCOURNU J.-C. À propos de la récolte de puces au drapeau. *Bulletin de la Société française de Parasitologie*, 1983, 11, 253-258.
- DOBSON A.P. & MAY R.M. Patterns of invasion by pathogens and parasites, *in*: Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Mooney H.A. & Drake J.A. (eds), Springer-Verlag, Berlin, 1986, 58-76.
- KAWAMICHI M. Nest structure dynamics and seasonal use of nests by Siberian chipmunks (*Eutamias sibiricus*). *Journal of Mammalogy*, 1989, 70, 44-57.
- KRASNOV B.R., MOUILLOT D., SHENBRODT G.I., KHOKHLOVA I.S. & POULIN R. Geographical variation in host specificity of fleas (Siphonaptera) parasitic on small mammals: the influence of phylogeny and local environmental conditions. *Ecography*, 2004, 27, 787-797.
- LE LOUARN H. & QUÉRÉ J.-P. Les rongeurs de France. Faunistique et biologie. INRA, Paris, 2003, 256 p.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P. Écologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. Masson, Paris, 1979, 197 p.
- LIU ZHIYING *et al.* Siphonaptera (Insecta). Fauna Sinica. Beijing, Science Press, 1986, 1334 p. (en Chinois).
- MCCULLAGH P. & NELDER J.A. Generalized linear models. Chapman and Hall, London, 2nd ed., 1991, 532 p.
- MANLY B.F. Randomization and Monte Carlo methods in Biology. Chapman and Hall, New York, 1991, 403 p.
- MARMET J. & CHAPUIS J.-L. Répartition et capacité d'extension en France d'un animal de compagnie exotique, l'écureuil de Corée (*Tamias sibiricus*), *in* : Les Mammifères forestiers, Actes du XXVIII^{ème} colloque francophone de Mammalogie, SFPEM-ONF. Tillon L. (ed). Dossiers Forestiers, 2007, 18, 27-31.
- MORAND S. & POULIN R. Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology*, 1998, 12, 717-727.
- OTIS D.L., BURNHAM K.P., WHITE G.C. & ANDERSON D.R. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 1978, 62, 1-135.
- POULIN R. Comparison of three estimators of species richness in parasite component community. *Journal of Parasitology*, 1998, 84, 485-490.
- POULIN R., KRASNOV B. & MORAND S. Patterns of host specificity in parasites exploiting small mammals, *in*: Micro-mammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management. Morand S., Poulin R. & Krasnov B.R. (eds), Springer-Verlag, Japan, 2006, 233-256.
- REICZIGEL J. & RÓZSA L. Quantitative Parasitology 3.0. Budapest. (<http://bio.univet.hu/qp/qp.htm>), 2005.
- REXSTAD E. & BURNHAM K. Users' guide for interactive Program CAPTURE: *Abundance estimation of closed animal populations*, 1992, 29 p.
- RÓZSA L., REICZIGEL J. & MAJOROS G. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology*, 2000, 86, 228-232.
- SIEGEL S. & CASTELLAN JR N.J. Non parametric statistics for the behavioral sciences, MacGraw Hill Inc, Singapore, 1988, 399 p.
- SMIT F.G.A.M. Handbooks for the identification of british Insects. Siphonaptera. Royal entomological Society of London, 1, part. 16, 1957, 94 p.
- SOKAL R.R. & ROHLF F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research, 2nd ed. W.H. Freeman & Company, San Francisco, 1981, 859 p.
- STANKO M., MIKLISOVÁ D., GOÛY DE BELLOCQ J. & MORAND S. Mammal density and patterns of ectoparasites species richness and abundance. *Oecologia*, 2002, 131, 289-295.
- TORCHIN M.E., LAFFERTY K.D., DOBSON A.P., MCKENZIE V.J. & KURIS A.M. Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 2003, 421, 628-630.
- WALTHER B.A. & MORAND S. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology*, 1998, 116, 395-405.
- WILSON K. & GRENFELL B.T. Generalized linear modelling for parasitologists. *Parasitology Today*, 1997, 13, 33-38.
- WILSON K., GRENFELL B.T. & SHAW D.J. Analysis of aggregated parasite distributions: a comparison of methods. *Functional Ecology*, 1996, 10, 592-601.

Reçu le 12 juillet 2007

Accepté le 22 novembre 2007