

L'animal-amphitryon : archéologie de l'ectoparasitisme

Jean-Bernard HUCHET

UMR 7209 Archéozoologie, Archéobotanique : sociétés, pratiques et environnements,
CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Sorbonne Universités,
case postale 56, 57 rue Cuvier,
F-75231 Paris Cedex 05 (France)
et UMR 7205 Institut de Systématique, Évolution, Biodiversité (ISyEB),
Département Systématique et Evolution (entomologie),
CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle,
case postale 50, 57 rue Cuvier, F- 75231 Paris Cedex 05 (France)
et UMR 5199 PACEA – Anthropologie des populations passées et présentes,
CNRS, Université de Bordeaux,
Bâtiment B 8, Allée Geoffroy St. Hilaire, CS 50023,
F- 33615 Pessac Cedex (France)
huchet@mnhn.fr

Publié le 24 juin 2016

Huchet J.-B. 2016. — *L'animal-amphitryon : archéologie de l'ectoparasitisme*. *Anthropozoologica* 51 (1): 55-65. <http://dx.doi.org/10.5252/az2016n1a4>

MOTS CLÉS
Archéoentomologie,
archéoparasitologie,
ectoparasites animaux,
puces,
tiques,
mallophages,
hippobosques.

KEY WORDS
Archaeoentomology,
archaeoparasitology,
animal ectoparasites,
fleas,
ticks,
sucking louses,
louse flies.

RÉSUMÉ

Les parasites externes, ou ectoparasites, partagent avec leurs hôtes une longue histoire coévolutive. Enfouis dans les sédiments ou encore fixés aux poils de quelques momies animales, certains ont pu se conserver jusqu'à nous. Leur étude, qui s'inscrit conjointement dans les domaines de l'archéoentomologie et de l'archéoparasitologie, nous renseigne sur l'origine et la diffusion de ces insectes et arachnides parasites, mais également sur le rôle fondamental que ces derniers ont pu jouer dans la transmission de germes pathogènes.

ABSTRACT

Amphitryon-animals: *Archaeology of ectoparasitism*.

External parasites, or ectoparasites, share a long co-evolutionary history with their hosts. Buried in sediments or still attached to the fur of some mummified animals, some of them have been preserved up to our days. Their study, forming part both of archaeoentomology and archaeoparasitology disciplines, provides relevant information about the origin and spread of these parasitic insects and arachnids as well as on the key role they have played in the transmission of microbial pathogens.

INTRODUCTION

Les investigations archéozoologiques conduisent parfois à la découverte de fragments d'arthropodes associés aux vestiges osseux, ou encore au pelage d'animaux momifiés. Si ces assemblages comptent majoritairement des insectes nécrophages liés à la décomposition ou encore des espèces endogées autochtones saprophages (faune des litières et du sol), il n'est pas rare de découvrir des formes ectoparasites et commensales ayant inopinément escorté leur hôte lors des processus d'enfouissement. La préservation de ces parasites dans les sédiments est due à l'un des principaux composants de leur exosquelette, la chitine, un composé organique chimiquement stable et particulièrement résistant à la décomposition. Les ectoparasites des animaux appartiennent à deux principales classes : les insectes (puces, poux, mouches parasites...) et les arachnides (tiques et acariens). L'étude de cette insidieuse mais néanmoins passionnante vermine se révèle d'un intérêt capital en fournissant des informations importantes sur l'origine et la mise en place de la relation hôte/parasite, l'histoire des migrations, mais également sur les conditions sanitaires du passé. Elle s'inscrit enfin dans une perspective paléopidémologique en permettant l'identification de certaines épidémies liées à ces parasites.

Loin de traiter de manière exhaustive de l'extrême diversité de ces importuns locataires, nous nous bornerons à ne décrire ici que les ectoparasites pour lesquels nous avons trace dans le registre archéologique.

PARASITES ET ARCHÉOLOGIE

La parasitologie étudie l'ensemble des formes parasites (du grec *para*, « auprès » et *sitos*, « nourriture », soit « celui qui se nourrit aux dépens d'un autre »), incluant à la fois les végétaux et les animaux parasites. Au sein des parasites, on distingue classiquement trois groupes écologiques : les ectoparasites, vivant sur les téguments de l'hôte ou accrochés aux phanères (poils, plumes, écailles), les mésoparasites qui vivent à l'intérieur d'un organisme dans des organes ouverts sur le milieu extérieur et enfin les endoparasites qui vivent continuellement au sein des tissus internes (Cassier *et al.* 1998). Dans la majorité des cas, les ectoparasites sont des invertébrés, et la plupart d'entre eux des arthropodes (majoritairement insectes et arachnides). En fonction de leur biologie, on les classe en deux catégories : les parasites obligatoires et facultatifs. Les premiers dépendent entièrement d'un hôte pour vivre. Pour les seconds, le parasitisme est secondaire, et ils peuvent croître indépendamment (Reinhard 1992).

Le terme « d'archéoparasitologie » a été introduit par Reinhard (1990) pour définir l'étude des vestiges de parasites issus de contexte archéologique. Cette discipline prend en compte l'ensemble des parasites pouvant affecter l'homme et les animaux. Toutefois, alors que l'embranchement des arthropodes comprend un nombre relativement important de parasites humains ou animaux (puces, poux, tiques, mouches « pupipares »...) ayant propension à se préserver sur de très longues

périodes de temps (Capasso & Di Tota 1998; Yvinec *et al.* 2000; Rick *et al.* 2002; Dittmar *et al.* 2003; Guerra *et al.* 2003; Reinhard & Buikstra 2003; Huchet 2015 *inter alia*), les recherches archéoparasitologiques se focalisent presque exclusivement sur l'étude des endoparasites humains tels les helminthes et les protozoaires provenant de coprolithes, de contenus intestinaux, de fosses d'aisance anciennes ou encore de dépôts de latrines (Fry 1985; Reinhard *et al.* 1988; Bouchet *et al.* 2003; Gonçalves *et al.* 2003; Araújo *et al.* 2011). Au sein de la discipline bioarchéologique que représente l'archéoparasitologie, les ectoparasites et plus spécifiquement ceux infestant les animaux sauvages ou domestiques, sont rarement documentés. C'est dans cette optique que nous avons jugé opportun de présenter ici un court synopsis des découvertes archéologiques relatives aux ectoparasites animaux. Pour une vaste majorité, ces travaux relèvent cependant davantage du domaine de l'archéontologie que de l'archéoparasitologie.

Au même titre que les humains, les animaux ont leurs parasites spécifiques et leur nombre excède considérablement celui de leurs hôtes (Jacobs *et al.* 2015). Dans un grand nombre de cas, les parasites sont liés à une seule espèce-hôte, parfois à plusieurs espèces d'un même genre ou d'une même famille. Toutefois, les cycles biologiques de certains parasites (les tiques notamment) sont très complexes en impliquant une grande variété d'animaux-hôtes pour parvenir à maturité. Leur connaissance revêt un intérêt capital puisque ces derniers, vecteurs de nombreux organismes pathogènes, sont à l'origine d'épidémies ou encore de zoonoses dont certaines, telle la peste, ont sinistrement impacté notre histoire.

L'archéologie des ectoparasites ne se limite toutefois pas exclusivement à l'étude des divers fragments de chitine provenant de contextes archéologiques. L'étude de figurines préhistoriques du Paléolithique supérieur ou de fresques murales d'époque pharaonique révèle l'intérêt des civilisations du passé à l'égard de ces perfides animalcules. En témoignent cette amulette du Paléolithique supérieur de Kleine Scheuer (Fig. 1), fidèle reproduction de la larve de *Oedemagena tarandi* (Linnaeus, 1758), le diptère parasite du renne (Dingfelder 1961; Wettengl 2013) ou encore cette fresque de la région de Thèbes (Haute Égypte) représentant des tiques fixées dans l'oreille d'un carnivore à l'apparence d'un Canidae (Arthur 1965). S'il s'agit là d'évocations stylisées de parasites des temps anciens, d'autres témoins, biologiques quant à eux, ont pu se préserver dans les sédiments et parvenir jusqu'à nous. Ce sont ces derniers que nous aborderons ici.

LES ECTOPARASITES DES ANIMAUX

LES PUCES

Les puces sont des insectes appartenant à l'ordre des Siphonaptères, comptant près de 2500 espèces (Whiting *et al.* 2008). Morphologiquement, elles se distinguent aisément de tous les autres ectoparasites par leur corps comprimé latéralement¹ et leur pattes postérieures adaptées au saut.

1. Cette conformation singulière facilite leur progression dans le pelage.

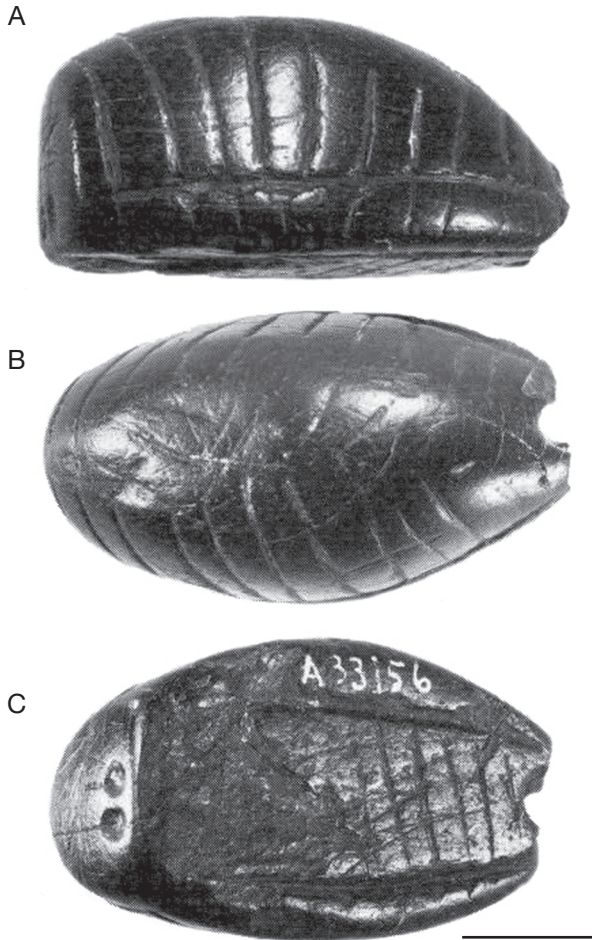


FIG 1. — Amulette en lignite du paléolithique supérieur (Kleine Scheuer, Allemagne) interprétée comme une figuration de la larve de *Oedemagena tarandi* (Linnaeus, 1758), le diptère parasite du renne. **A**, vue latérale; **B**, vue dorsale; **C**, vue ventrale. (Photo : S. Wettengl., 2013). Échelle : 10 mm.

Toutes aptères (sans ailes), elles se nourrissent de sang prélevé sur les vertébrés, principalement sur les Mammifères et Oiseaux (Séguy 1944). Les espèces synanthropes sont d'un nombre toutefois relativement restreint, incluant la puce de l'Homme *Pulex irritans* Linnaeus, 1758, la puce du chien *Ctenocephalides canis* (Curtis, 1826) et celle du chat *Ctenocephalides felis* (Bouché, 1835).

Si la puce de l'homme figure incontestablement parmi les parasites les plus fréquents en contexte archéologique, la puce du chat ou celle du chien sont beaucoup plus sporadiques. *Ctenocephalides felis* serait originaire de l'Ancien Monde et très probablement du continent africain. Elle aurait été introduite en Europe à la période des croisades (Doby 1998). Morphologiquement, les deux espèces se distinguent facilement par la forme de leur tête (Fig. 2A, B).

En France, les plus anciennes découvertes attestant de leur présence proviennent de latrines médiévales du 13^e siècle ainsi que d'un dépotoir du 16^e siècle à Rennes Sainte-Anne (Île-et-Vilaine) (Yvinec *et al.* 2000). Selon ces auteurs, la rareté de *Ctenocephalides canis* pourrait être corrélée à une compétition interspécifique avec la puce de l'homme. Celle

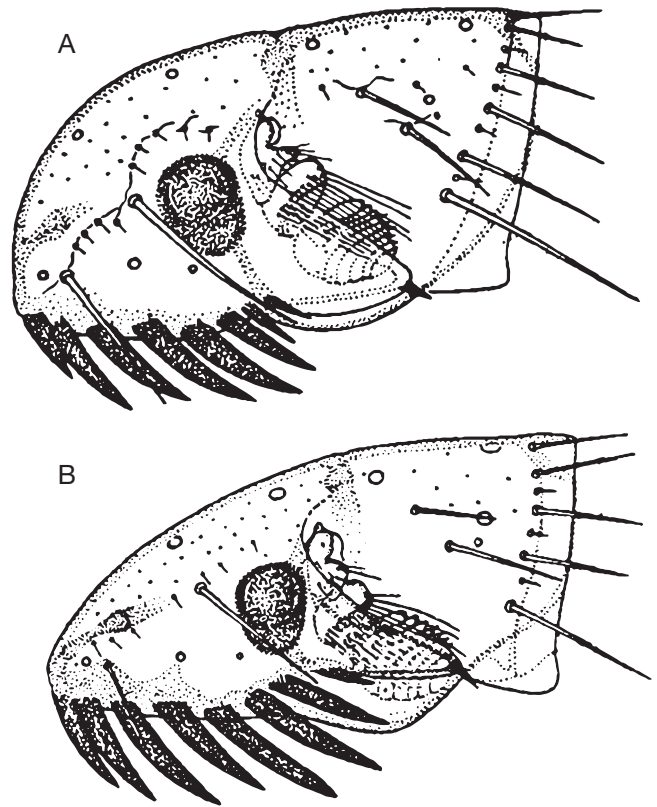


FIG. 2. — Différences morphologiques entre la puce du chien et du chat : **A**, *Ctenocephalides canis* (Curtis, 1826), tête en vue latérale; **B**, *Ctenocephalides felis* (Bouché, 1835), *idem* (d'après Robinson 2005, modifiée).

de la puce féline, si commune aujourd'hui² sur nos animaux familiers, serait liée au fait que l'espèce se serait difficilement adaptée à la froideur des habitations de nos ancêtres gallo-romains ou médiévaux (Yvinec *et al.* 2000). Les conditions de chauffage de l'habitat humain s'améliorant au cours des temps, l'espèce a proliféré et supplante aujourd'hui *Pulex irritans* et *Ctenocephalides canis*.

Au Royaume-Uni, la puce du chien est présente dès l'époque médiévale à Winchester (Carrott *et al.* 1996) et à Hull (Hall *et al.* 2000). L'espèce figure également à Bedern dans des niveaux datés du 17^e siècle (Hall *et al.* 1993). La puce du chat, *Ctenocephalides felis*, est mentionnée de contextes archéologiques plus anciens, dont notamment à Tell el-Amarna, en Égypte pharaonique (1300 avant J.-C.) (Panagiotakopulu 2004). En France, cette espèce est présente dès le 13^e siècle (Beauvais). On trouve enfin trace de ce parasite au Royaume-Uni, dans des sites datant des 16^e et 18^e siècles (Girling 1984; Schelvis 1994).

Les recherches archéoparasitologiques réservent parfois des découvertes surprenantes. Au Pérou, ce sont près de 1200 puces (*Pulex irritans* et *Pulex simulans* Baker, 1895 qui ont été recensées sur 159 momies de cobayes (*Cavia aperea* f. *porcellus* (Linnaeus, 1758)) et 17 momies de chiens de la culture Chiribaya (9^e siècle p. C.) (Dittmar *et al.* 2003).

2. Près de 90 % des puces que l'on trouve de nos jours sur les carnivores domestiques appartiennent à cette espèce (Franc 2006).

Bien que tenue pour responsable des grandes pandémies de peste bubonique en Europe, le rôle de la puce indienne du rat *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903) comme principal vecteur est fortement controversé. Originaire d'Orient, l'épidémie se serait principalement propagée au cours du Moyen Âge en Europe par les voies de communication maritime. Rothschild (1906) montra que sous nos latitudes, le rat surmulot (*Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)) et le rat noir (*Rattus rattus* (Linnaeus, 1758)) étaient parasités par une espèce distincte : *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800) et que les exigences écologiques de *Xenopsylla cheopis*, d'origine tropicale, endiguaient son extension vers les contrées plus froides d'Europe. Il a toutefois été signalé que cette espèce avait pu s'acclimater durant au moins 25 ans dans les galeries de mines du Bassin houiller de la Loire (Roman & Pichot 1974). Selon ces mêmes auteurs, l'espèce a aujourd'hui disparu de cet environnement singulier. Si l'implication de *Xenopsylla cheopis* comme principal vecteur dans la transmission du bacille de la peste, *Yersinia pestis* (Lehmann and Neumann, 1896), est largement démontrée pour l'Asie et les régions septentrionales de l'Europe, l'agent responsable des pandémies de peste ayant affecté l'Occident reste à identifier. Alors que les puces se retrouvent fréquemment en contexte archéologique, aucune découverte fossile de *Xenopsylla cheopis* n'a été relevée en Europe (l'espèce est actuellement absente de notre faune). La présence récurrente de *Pulex irritans*, la puce de l'homme, archéologiquement attestée dans de très nombreux sites dès le Néolithique (Yvinec *et al.* 2000 ; Buckland & Sadler 2003) a conduit certains auteurs à désigner cette dernière comme vecteur potentiel (Beaucournu 1995 ; Yvinec *et al.* 2000). Cependant, l'hypothèse que la puce européenne du rat, *Nosopsyllus fasciatus*, vecteur potentiel de divers pathogènes zoonotiques (Eskey *et al.* 1949 ; Molyneux 1969) dont *Yersinia pestis* (Burroughs 1947 ; Harwood & James 1979) ait joué un rôle notable dans l'épidémisation de la peste en Europe (Audoin-Rouzeau 2007 ; Vitaux 2015) semble actuellement faire consensus. La découverte de cette espèce en contexte archéologique au Royaume-Uni dans des niveaux d'époque romaine (Hall & Kenward 1990) et du Moyen Âge (9^e-10^e siècles) (Kenward & Hall 1995) viendrait soutenir cette conjecture.

LES MALLOPHAGES

Les mallophages sont des insectes aptères, parasites des mammifères et des oiseaux. Tout comme les poux de l'homme, ils appartiennent à l'ordre des Phthiraptères. Beaucoup d'espèces sont inféodées à un hôte particulier, le plus souvent des oiseaux. De taille réduite (0,3 à 8 mm), ils se singularisent par leur corps aplati, les yeux réduits ou atrophiés et un appareil buccal de type broyeur (Séguy 1944).

Les mallophages sont bien loin d'être d'insignifiants petits parasites et leur découverte en contexte archéologique se révèle souvent d'un grand intérêt. Parce qu'étroitement inféodée à un hôte donné, leur présence est un précieux indicateur permettant d'identifier ou de confirmer, *a posteriori*, quelles espèces (oiseaux et/ou mammifères) étaient présentes sur un site (Buckland *et al.* 1993 ; Kenward 2009). Dans d'autres

cas, ils peuvent permettre d'identifier la fonction de certains espaces de contextes archéologiques (basses-cours, bergeries...). Enfin, comme cela a pu être récemment démontré par Forbes *et al.* (2013), ces poux peuvent parfois révéler l'existence de certaines activités artisanales spécifiques. Ainsi, la présence en nombre de *Ceratophyllus garei* Rothschild, 1902, ectoparasite de l'Eider à duvet (*Somateria mollissima* (Linnaeus, 1758)), sur le site du 19^e siècle de Vatnsfjörður (Islande), a permis de démontrer l'existence d'un site ancien de production d'édredons.

Diverses autres espèces de mallophages parasites de mammifères ont pu être identifiées dans divers contextes archéologiques. Nous mentionnerons le pou broyeur de la chèvre *Damalinia caprae* (Gurlt, 1843) au nord du Groënland (Buckland *et al.* 1998), celui du porc (*Haematopinus apri* Goureau, 1866) et des bovins (*Damalinia bovis* (Linnaeus, 1758)) dans le nord de la Grande-Bretagne, permettant de confirmer la présence de leurs hôtes dans ces sites (Kenward 2009). Dussault (2011) a pu mettre en évidence la présence du pou du chien *Trichodectes canis* (De Geer, 1778) sur le site Inuit de Oakes Bay au Labrador (17^e-18^e siècles A. D.) (Fig. 3). L'espèce a été retrouvée en nombre au village eskimo de Nunalleq (1300-1650 p. C.), en Alaska (Forbes *et al.* 2015). *Trichodectes canis* est un des hôtes intermédiaires de *Dipylidium caninum* (Linnaeus, 1758), un Ténia du chien (Séguy 1944).

LES MOUCHES PARASITES

Les hippobosques

Plus connus sous le nom de « mouches plates », les hippobosques (famille des Hippoboscidae) appartiennent à l'ordre des diptères (mouches). Ce sont des insectes piqueurs et hématophages. Bien que ce soient des parasites d'animaux, certaines espèces s'attaquent fréquemment à l'homme telles *Lipoptena cervi* (Linnaeus, 1758) (la mouche parasite du cerf et du chevreuil) ou encore *Hippobosca equina* Linnaeus, 1758 (parasite du cheval). Certaines espèces sont des vecteurs potentiels de germes pathogènes.

En contexte archéologique, les plus anciens restes d'hippobosque datent du néolithique. L'espèce en question, *Lipoptena cervi*, a été découverte dans les poils animaux provenant de l'équipement d'Ötzi, le célèbre « homme des glaces » (c. 3200 av. J.-C.) découvert en 1991 dans un glacier sur la frontière italo-autrichienne (Gothe & Schöl 1994). Plus récemment, en Égypte romaine sur le site de El Deir³, un spécimen de *Hippobosca longipennis* Fabricius, 1805, associé à la momie d'un jeune chiot, a été découvert au sein du pelage (Huchet *et al.* 2013) (Fig. 4). Cette espèce est connue pour parasiter de nombreux carnivores, incluant les chiens domestiques. Buckland & Perry (1989) mentionnent la découverte, en très grand nombre (181 spécimens), du parasite du mouton *Melophagus ovinus* (Linnaeus, 1758) (Fig. 5) dans un contexte médiéval à Stóraborg en Islande. Cette espèce figure également dans les sols de fermes vikings occupées entre le 10^e et le 14^e siècle

3. Le contexte archéologique de ce site est décrit plus en détail dans la partie consacrée aux tiques.

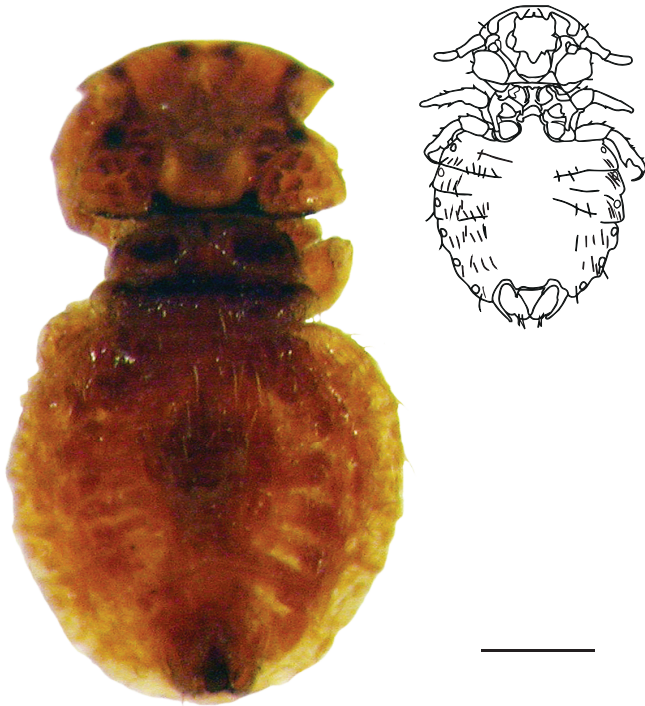


FIG. 3. — Spécimen archéologique du pou du chien *Trichodectes canis* De Geer, 1778 (Site Inuit de Oakes Bay, HeCg-08, Labrador : 17^e-18^e siècles) (photo : F. Dussault, département d'Archéologie, Memorial University of Newfoundland, St. John's, Canada). Échelle : 250 µm.

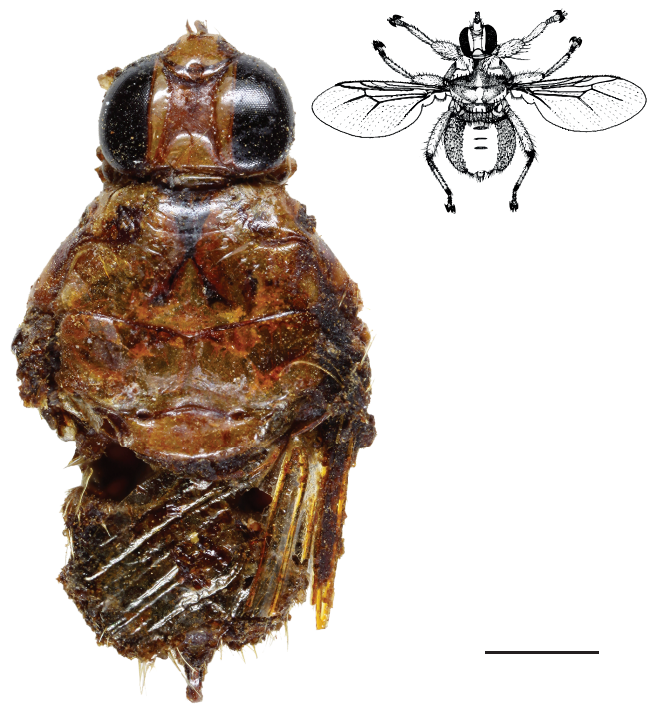


FIG. 4. — La mouche parasite *Hippobosca longipennis* (Fabricius, 1805), découverte dans le pelage d'une momie de chiot d'époque romaine (site de El Deir, Égypte) (photo : J.-B. Huchet). Échelle : 1 mm.

au Groënland (Sadler 1990). Dans ce cas précis, l'espèce a vraisemblablement été involontairement introduite à partir du IX^e siècle avec les moutons importés par les colons scandinaves (Ólafsson 2000).

Les diptères myiasigènes

Certaines espèces de diptères pondent dans les cavités naturelles ou les plaies suppurantes de nombreux mammifères. L'infestation des tissus sains ou nécrotiques par les larves, nommée myiase (du grec *myia* : la mouche), provoque de très sérieuses lésions pouvant parfois conduire à la mort de l'hôte (Wall & Shearer 2001 ; Gourreau 2011). D'un point de vue clinique, les myiases sont classées en fonction du site d'infestation. On distingue ainsi : les myiases traumatiques (cutanées), cavitaires, nasopharyngées, entéritiques, intestinales et urogénitales (Touré 1994). De même, selon le comportement parasitaire des espèces incriminées au cours de leur stade larvaire, on considère trois types distincts de myiases : obligatoire, facultative ou occasionnelle. Les agents myiasigènes appartiennent principalement à quatre principales familles de diptères : Sarcophagidae, Calliphoridae, Oestridae et Gasterophilidae. Les deux premières familles comptent à la fois des parasites obligatoires, facultatifs et occasionnels. Eu égard à l'extrême nocuité de certaines espèces (notamment *Wohlfartia magnifica* (Schiner, 1862) [Sarcophagidae]), quelques-unes d'entre elles ont reçu le qualificatif de mouches tueuses. Les Oestridae et Gasterophilidae, quant à eux, sont des parasites obligatoires à larves mésoparasites, généralement inféodés à un hôte spécifique.

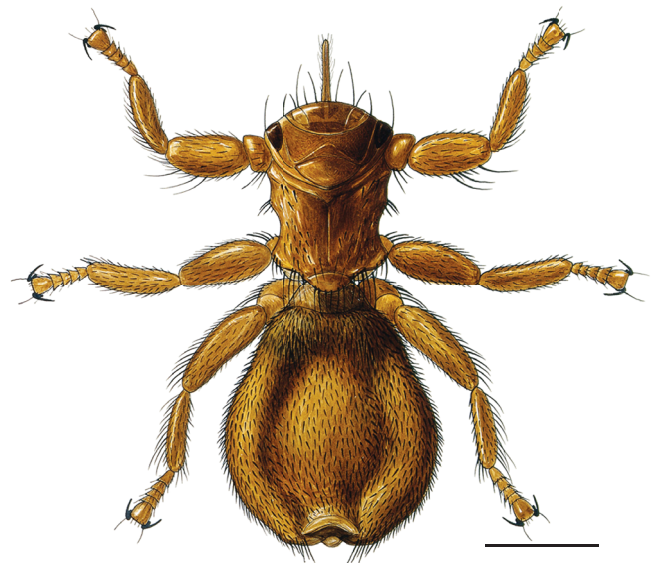


FIG. 5. — *Melophagus ovinus* (Linnaeus, 1758), le parasite du mouton. Dessin d'une femelle par A. J. E. Terzi. (Copyright : Crédit Wellcome Library, London, Iconographic Collections, n° V0022537). Échelle : 1 mm.

Dans les registres archéologique et paléontologique, la découverte de restes de diptères (puparia⁴) associés à des restes animaux est relativement fréquente (Gautier & Schumann

4. Lors de la nymphose (passage de la larve à l'adulte), l'enveloppe externe des larves (astictos) se durcit et constitue un petit tonnelet rigide (puparium) à l'intérieur duquel l'insecte se métamorphose.

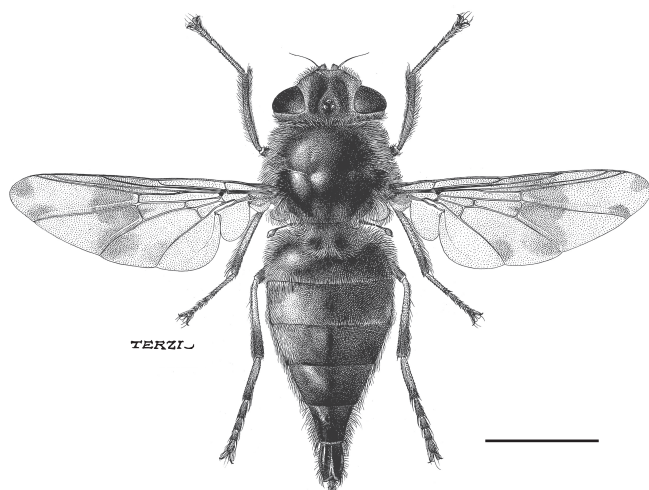


FIG. 6. — *Gasterophilus intestinalis*, la mouche parasite du cheval. Dessin de A.J.E. Terzi (c. 1919) (Copyright: Crédit Wellcome Library, London, Iconographic Collections, n° V0022577). Échelle : 4 mm.

1973; Gautier 1974; Coope & Lister 1987; Vervoenen 1991; Germonpré & Leclercq 1994; Erzincioğlu 2009; Huchet *et al.* 2013 *inter alia*). Toutefois, dans la majorité des cas, leur présence est intimement liée aux processus de décomposition des cadavres et ne témoigne aucunement de l'existence d'une myiase *antemortem*. En contexte archéologique, l'interprétation *a posteriori* des causes de leur association aux vestiges animaux semblerait d'autant plus complexe que les principales espèces nécrophages appartiennent à des familles identiques que celles infestant les tissus nécrotiques vivants. L'écologie des principales espèces de diptères à l'origine de myiases facultatives, dont les larves quittent leur hôte à maturité pour s'empurger dans le sol, est cependant un élément probant lors du diagnostic rétrospectif.

Pour l'heure, les seules évidences de myiases dans le registre archéologique sont dues à la découverte de restes de diptères Gasterophilidae associés à leurs hôtes. Contrairement à toutes les espèces traitées dans cet article, les larves de ces diptères sont mésoparasites, effectuant une partie de leur cycle dans le tractus digestif de leur hôte (majoritairement artiodactyles et proboscidiens). La pupaison se fait dans le milieu externe, après l'expulsion des larves de troisième stade (Zumpt 1965; Graber & Thal 1979; Touré 1994). Les découvertes de Gasterophilidae en contexte archéologique demeurent exceptionnelles et, à notre connaissance, seules deux études font état de leur présence. La première est relative à *Gasterophilus intestinalis* (DeGeer, 1776) (Figs 6, 7), dont les larves parfaitement préservées par le pergélisol ont pu être mises en évidence dans le contenu intestinal du cheval déposé près d'une jeune femme, dans un kourgane de la culture de Pazyryk (région d'Ukok, Altaï, 5^e-3^e siècles B. C.) (Schoch 1999). Au regard du cycle biologique de cette espèce dans la région et par la présence de larves de 3^e stade, l'auteur put ainsi établir la saisonnalité de l'inhumation à la seconde moitié de juin. Une autre découverte, tout aussi remarquable, revient à K. Y. Grunin (1973), consécutivement à l'étude de restes de contenus stomacaux

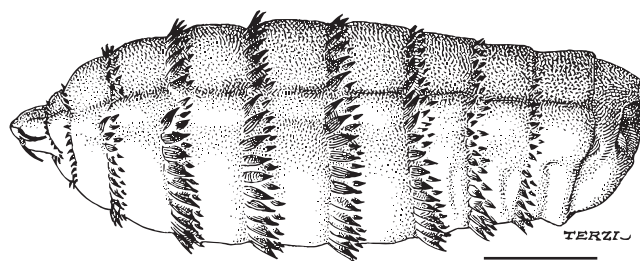


FIG. 7. — *Gasterophilus intestinalis*, larve de 3^e stade. Dessin de A.J.E. Terzi (c. 1919) (Copyright: Crédit Wellcome Library, London, Iconographic Collections, n° V0022578ER). Échelle : 3 mm.

d'un mammoth gelé de Sibérie. Ces investigations le conduisirent à décrire un sous-genre et une espèce fossile inédits de diptère mésoparasite, baptisés pour l'occasion *Cobboldia* (*Mamontia*) *russanovi* Grunin, 1973, apportant un éclairage inédit sur les plus anciens parasites myiasigènes et leur impact sur les macrofaunes éteintes.

LES TIQUES

Contrairement aux espèces traitées jusqu'ici, les tiques ne sont pas des insectes. Ils appartiennent à la classe des Arachnides et à l'ordre des Ixodides. On regroupe les tiques dans deux principales familles : les Argasidae (ou « tiques molles ») et les Ixodidae (ou « tiques dures »). C'est au sein de cette dernière famille que l'on retrouve la majorité des espèces vectrices ou réservoirs de pathogènes. Les tiques sont fondamentalement des ectoparasites des animaux (domestiques ou sauvages) et aucune espèce n'est spécifique à l'homme (Pérez-Eid 2007). Toutes les espèces sont des hématophages stricts, présentant généralement des phases parasitaires distinctes pour chacun de leurs stades de développement (larvaire, nymphal et adulte). Lorsqu'elle s'accroche à son hôte, la tique découpe l'épiderme avec ses chélicères, afin d'y introduire l'organe de succion nommé hypostome. Ce dernier, qui compte de nombreuses dents dirigées vers l'arrière, va assurer l'ancrage de l'animal dans les tissus de l'hôte. La tique injecte ensuite dans la plaie un ciment qui va renforcer sa fixation dans l'épiderme.

L'étude des tiques et des acariens en contexte archéologique est relativement récente et a donné lieu à la création d'une nouvelle discipline : « l'archéo-acarologie » (Schelvis 1987). Quelques espèces de tiques ont pu être mises au jour, soit dans du sédiment (Kenward & Hall 1995; Kenward & Allison 1994), soit dans des coprolithes, comme notamment au Brésil dans des déjections fossiles de Felidae (Guerra *et al.* 2001).

Comme le souligne Reinhard (1990 : 146), « *mummies are a source of archaeoparasitological data (...), especially with regard to arthropod parasitism* ». L'étude récente d'une momie de chien d'époque romaine (1^{er}-4^e siècle A. D.) à El Deir, en Égypte (Fig. 8A) (Huchet *et al.* 2013; Otranto *et al.* 2014), dans un contexte désertique favorable à la préservation de la matière organique, a permis de mettre en évidence le premier cas de parasitose dû à des tiques en contexte archéologique. L'étude archéoparasitologique conduite sur l'animal, un jeune chiot âgé d'environ 4 à 5 mois, a révélé une infestation massive due à la tique brune du chien *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille,

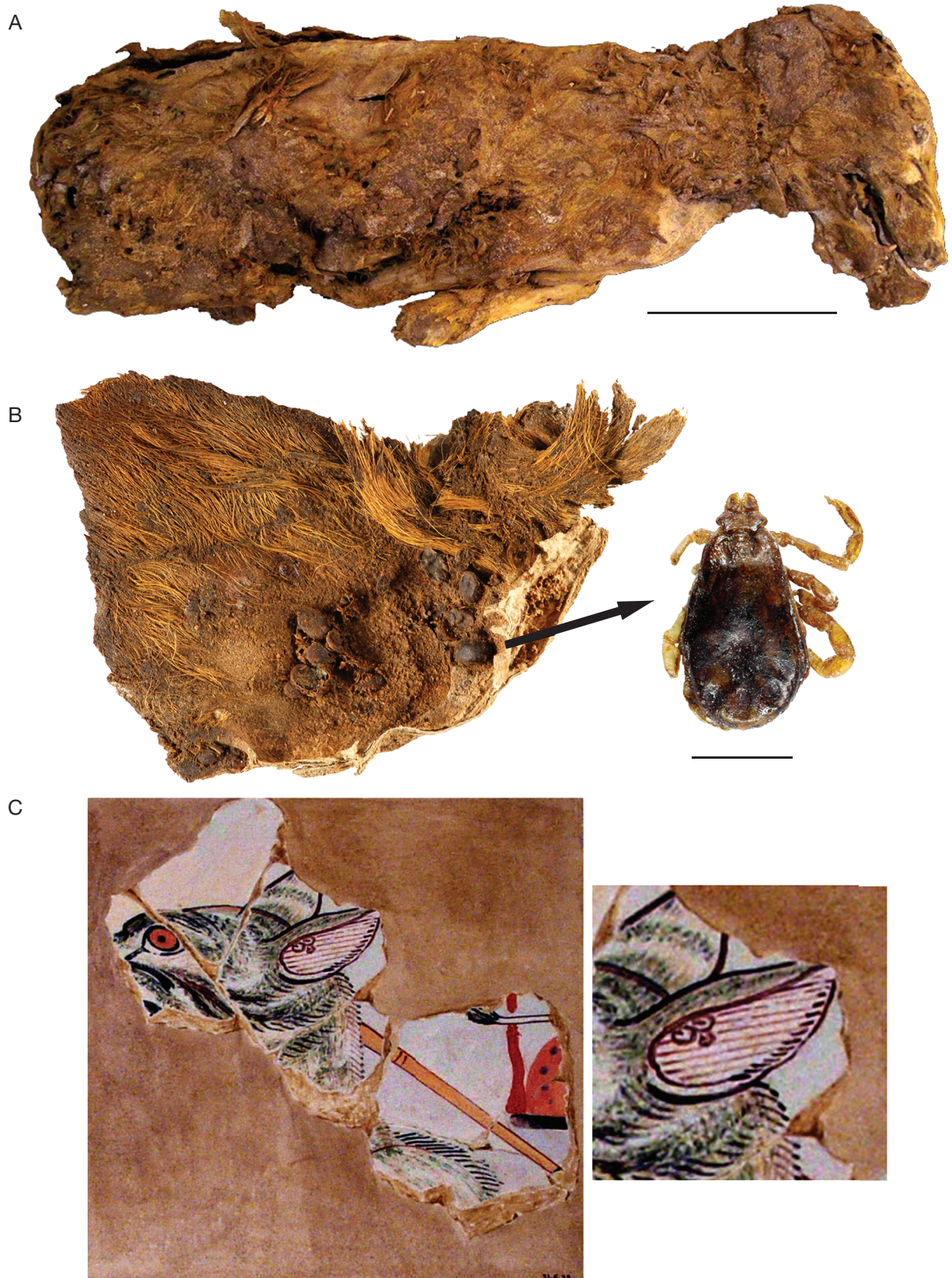


FIG. 8. — **A**, momie de chiot d'époque romaine présentant une parasitose sévère (site de El Deir, Égypte) (photo : C. Callou, MNHN); **B**, détail de l'oreille gauche du chiot sévèrement infestée par la tique brune du chien *Rhipicephalus sanguineus* (photo : J.-B. Huchet); **C**, fresque provenant de la tombe d'Intef, région de Thèbes, Haute Égypte (Dra Abou el-Naga, c. 1473-1458 av. J.-C.) représentant un Canidae vraisemblablement parasité par des tiques (facsimile: Nina de Garis Davies, 1881-1965) – Numéro d'accès : 31.6.38. Image copyright © The Metropolitan Museum of Art, New York. Échelles : A, 10 cm ; B, 10 mm.

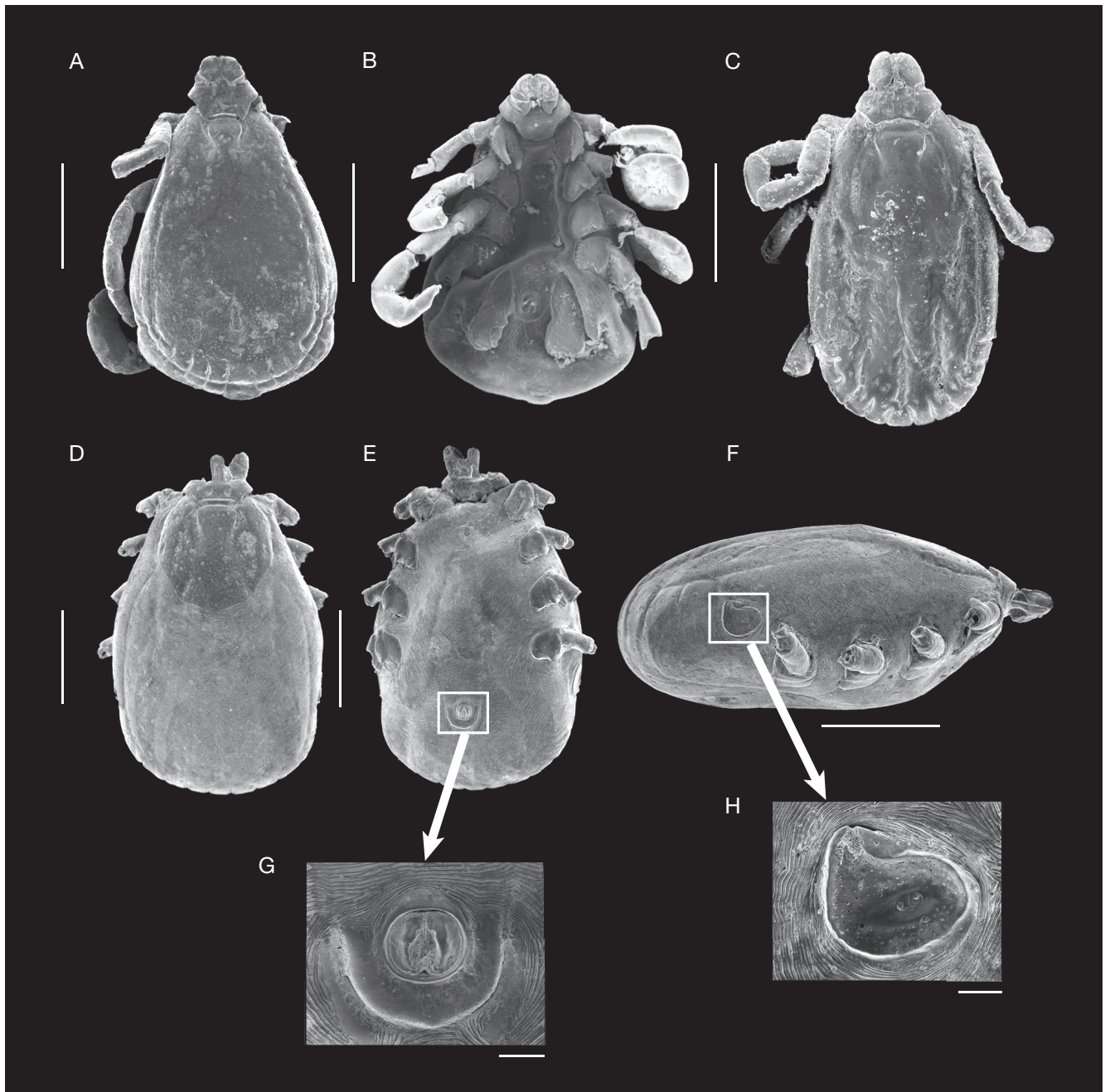


FIG. 9. — Photos MEB de *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) provenant de la momie de chiot du site d'époque romaine de El Deir (Égypte), mettant en évidence l'excellente préservation des spécimens archéologiques. **A**, individu mâle, vue dorsale ; **B**, idem, vue ventrale ; **C**, individu femelle, vue dorsale ; **D**, femelle engorgée, vue dorsale ; **E**, idem, vue ventrale ; **F**, idem, vue latérale ; **G**, ouverture génitale, détail ; **H**, stigmate respiratoire, détail (Photo MEB : M. Lemoine, Muséum national d'Histoire naturelle). Échelles : A-F, 1 mm ; G, H, 100 µm.

1806). Sur les 61 individus présents, 23 spécimens (soit environ 38 %) étaient encore fermement attachés à la partie intérieure de l'oreille gauche, les autres individus figuraient au sein du pelage ou sur la peau du jeune chiot (Figs 8B, 9A-H). La momie ayant été déplacée et partiellement dégradée en raison d'activités anciennes de pillage, il est logique de penser que le nombre initial de tiques était sans doute encore plus important. La localisation de la plupart des tiques dans l'oreille n'est pas surprenante, puisque ces parasites infestent préférentiellement les zones où la peau est la plus fine. Cette

particularité avait été observée par les anciens égyptiens, comme en témoigne la fresque d'une tombe de la région de Thèbes datant de 1500 av. J.-C. où un carnivore présentant des tiques dans l'oreille y est figuré (Arthur 1965) (Fig. 8C).

Le genre *Rhipicephalus* compte près de 80 espèces, originellement endémiques de l'Ancien Monde et majoritairement distribuées en Afrique sub-saharienne (Dantas-Torres 2008). *Rhipicephalus sanguineus* est l'une des tiques les plus fréquentes chez le chien et chez certains carnivores sauvages. L'espèce, aujourd'hui présente sur tous les continents, a largement

bénéficié des migrations humaines pour se disperser. *Rhipicephalus sanguineus* est vectrice de nombreux micro-organismes pathogènes (*Babesia vogeli*, *Ehrlichia canis*, *Hepatozoon canis*, *Rickettsia conorii*) transmettant notamment la piroplasmose (ou babésiose canine), l'hépatozoonose canine, ou encore la fièvre boutonneuse méditerranéenne. Les signes cliniques de ces maladies sont de la fièvre, de l'anémie, l'amaigrissement, voire la paralysie (Otranto *et al.* 2012). Toutes ces maladies sont généralement létales en absence de traitement, plus particulièrement chez les sujets jeunes ou fragiles. L'infestation massive du jeune chiot égyptien de El Deir suggère que celui-ci serait très vraisemblablement mort des suites de cette parasitose. Le recours à des outils de détection moléculaire d'agents pathogènes sur les tiques archéologiques permettrait très probablement de valider la pertinence de ce scénario, pour l'heure spéculatif.

CONCLUSION

Particulièrement résistant aux contraintes chimiques et physiques du milieu environnant, l'exosquelette des insectes a propension à se préserver de façon remarquable dans les sédiments archéologiques. Par cette singulière propriété, les sédiments issus de contextes anciens renferment parfois des parasites externes, isolés ou encore intimement associés à leur hôte. Au-delà de l'identification taxinomique de ces ectoparasites, les investigations archéoparasitologiques conduites sur ces vestiges se révèlent être un outil précieux dans le domaine de la paléoépidémiologie. En permettant l'identification de certaines maladies infectieuses liées à ces parasites, cette discipline est un témoin privilégié des conditions sanitaires d'un site sur une période donnée. En vertu de l'extrême spécialisation de certaines espèces, l'étude des parasites permet en outre de préciser la nature zoologique des hôtes lorsque ces derniers ne figurent pas dans les structures, ou encore de reconnaître l'existence d'activités spécifiques sur un site (Forbes *et al.* 2013). De par leur propension à résister à l'épreuve du temps, les insectes ectoparasites nous permettent enfin de retracer un panorama paléobiologique inédit de coévolutions passées, telle celle du parasite du mammoth ayant partagé le sort de son hôte lors des vagues d'extinction de la fin du Pléistocène (Martin & Klein 1984).

Remerciements

Je tiens particulièrement à remercier ici les différents collègues qui m'ont aimablement procuré certaines des photos de parasites archéologiques illustrant cet article : Allison Bain du laboratoire d'Archéologie Environnementale, Université Laval à Québec (Canada), Frédéric Dussault du département d'Archéologie, Memorial University of Newfoundland, St. John's (Canada) et Véronique Forbes du département d'Archéologie, Université d'Aberdeen (Ecosse). J'adresse également mes plus sincères remerciements à Stefan Wettengl, Institut für Ur- und Frühgeschichte und Archäologie des Mittelalters, Tübingen (Allemagne) pour les photos des figurines préhistoriques de

Kleine Scheuer figurant dans sa thèse et à Michel Lemoine, UMR 7209, Archéozoologie, Archéobotanique, Muséum national d'Histoire naturelle, pour les illustrations de tiques archéologiques réalisées au microscope électronique à balayage (MEB). Enfin, j'adresse ma plus sincère gratitude à François Moutou ainsi qu'au second relecteur resté anonyme pour leurs précieuses et utiles remarques.

RÉFÉRENCES

- ARAÚJO A., REINHARD K., LELES D., SIANO L., INÍQUEZ A., FUGASSA M., ARRIAZA B., ORELLANA N. & FERREIRA L. F. 2011. — Paleoepidemiology of intestinal parasites and lice in pre-Columbian America. *Chungara, Revista de Antropología Chilena* 43 (2): 303-313. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-73562011000200011>
- ARTHUR D. R. 1965. — Ticks in Egypt in 1500 B.C.? *Nature* 206 (4988): 1060-1061.
- AUDOIN-ROUZEAU F. 2007. — *Les chemins de la peste : le rat, la puce et l'homme*. Tallandier, Paris, 622 p.
- BEAUCOURNU J.-C. 1995. — À propos du vecteur de la peste en Europe occidentale au cours de la deuxième pandémie. *Bulletin de la Société française de Parasitologie* 13: 233-252.
- BOUCHET F., HARTER S. & LE BAILLY M. 2003. — The state of the art of paleoparasitological research in the Old World. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1): 95-101.
- BUCKLAND P. C., BUCKLAND P. I. & SKIDMORE P. 1998. — Insect remains from GUS: an interim report, in ARNEBORG J. & GULLØV H. C. (dir.), *Man, Culture and Environment in Ancient Greenland*. Dansk Polar Centre; Danish National Museum, Copenhagen: 74-79.
- BUCKLAND P. C. & PERRY D. W. 1989. — Ectoparasites of sheep from Stóraborg, Iceland and their interpretation. *Piss, parasites, and people: a palaeoecological perspective*. *Hikuin* 15: 37-46.
- BUCKLAND P. C., SADLER J. P. & SMITH D. N. 1993. — An insect's eye-view of the Norse farm, in BATEY C. E., JESCH J. & MORRIS C. D. (dir.), *The Viking Age in Caithness, Orkney and the North Atlantic*. Edinburgh University Press, Edinburgh: 518-528.
- BUCKLAND P. C. & SADLER J. P. 2003. — Insects, in EDWARDS K. J. & RALSTON I. B. M. (dir.), *Scotland After the Ice Age: Environment, Archaeology and History, 8000 BC-AD 1000*. Edinburgh University Press, Edinburgh: 105-108.
- BURROUGHS A. L. 1947. — Sylvatic plague studies. The vector efficiency of nine species of fleas compared with *Xenopsylla cheopis*. *Journal of Hygiene* 45: 371-396.
- CAPASSO L. & DI TOTA G. 1998. — Lice buried under the ashes of Herculaneum. *The Lancet* 351: 992.
- CARROTT J., HALL A., ISSITT M., KENWARD H. & LARGE F. 1996. — Medieval plant and invertebrate remains principally preserved by anoxic waterlogging at The Brooks, Winchester, Hampshire (site code: BRI and BRII). Technical Report. *Reports from the Environmental Archaeology Unit, York* 96 (20), 33 p.
- CASSIER P., BRUGEROLLE G., COMBES C., GRAIN J. & RAIBAUT A. 1998. — *Le Parasitisme : un équilibre dynamique*. Masson, Paris, 366 p.
- COOPE G. R. & LISTER A. M. 1987. — Late-glacial mammoth skeletons from Condover, Shropshire, England. *Nature* 330: 472-474.
- DANTAS-TORRES F. 2008. — The brown dog tick *Rhipicephalus sanguineus* (Latreille, 1806) (Acari: Ixodidae): from taxonomy to control. *Veterinary Parasitology* 152: 173-185. <http://dx.doi.org/10.1016/j.vetpar.2007.12.030>
- DINGFELDER J. H. 1961. — *Oedemagena tarandi* als bemerkenswerte Darstellung einer Insectenlarve aus dem Jungpaläolithicum. *Quartar* 13: 91-92.

- DIETMAR K., MAMAT U., WHITING M., GOLDMANN T., REINHARD K. J. & GUILLEN S. 2003. — Techniques of DNA-studies on Prehispanic Ectoparasites (*Pulex* sp., Pulicidae, Siphonaptera) from animal mummies of the Chiribaya culture, Southern Peru. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 53-58.
- DOBY J.-M. 1998. — Les origines de nos puces et de nos poux. *Insectes* 111: 9-11.
- DUSSAULT F. 2011. — *Hygiène et considérations hygiéniques des Inughuits du nord-ouest du Groenland. Étude archéoentomologique des sites d'Iita, Cap Grinnell et Qaqaitut au Groenland*. Mémoire de Maîtrise en Archéologie, Université de Laval, Québec, 117 p.
- ERZINÇLIOĞLU Y. Z. 2009. — Fly puparia associated with the Condoover mammoths, in LISTER A. M. (ed.), *Late-Glacial Mammoth Skeletons* (Mammuthus primigenius) from Condoover (Shropshire, UK): Anatomy, Pathology, Taphonomy and Chronological Significance. *Geological Journal* 44: 474-479.
- ESKEY C. R., PRINCE F. M. & FULLER F. B. 1949. — Transmission of *Salmonella enteritidis* by the rat fleas *Xenopsylla cheopis* and *Nosopsyllus fasciatus*. *Public Health Reports* 64: 933-941.
- FORBES V., BRITTON K. & KNECHT R. 2015. — Preliminary archaeoentomological analyses of permafrost-preserved cultural layers from the pre-contact Yup'ik Eskimo site of Nunalleq, Alaska: Implications, potential and methodological considerations. *Environmental Archaeology* 20: 158-167. <http://dx.doi.org/10.1179/1749631414Y.0000000037>
- FORBES V., DUSSAULT F. & BAIN A. 2013. — Contributions of ectoparasite studies in archaeology with two examples from the North Atlantic region. *International Journal of Paleopathology* 3: 158-164. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpp.2013.07.004>
- FRANC M. 2006. — Les puces du chien et du chat. *Insectes* 143: 11-13.
- FRY G. F. 1985. — Analysis of fecal material, in GILBERT R. I. JR. & MIELKE J. (eds), *The Analysis of Prehistoric Diets*. Academic Press, Orlando: 127-154.
- GAUTIER A. 1974. — Fossiele vliegenmaden (*Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830) in een schedel van de wolharige neushoorn (*Coelodonta antiquitatis*) uit het Onder-Wurmiaan te Dendermonde (Oost-Vlaanderen, België). *Natuurwetenschappelijke Tijdschrift* 56: 76-84.
- GAUTIER A. & SCHUMANN H. 1973. — Puparia of the subarctic or black blowfly *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830) in a skull of a Late Eemian (?) bison at Zemst, Brabant (Belgium). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 14: 119-125.
- GERMONPRÉ M. & LECLERQ M. 1994. — Des pupes de *Protophormia terraenovae* associées à des mammifères pléistocènes de la Vallée flamande (Belgique). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 64: 265-268.
- GIRLING M. 1984. — Eighteenth century records of human lice (Phthiraptera: Anoplura) and fleas (Siphonaptera: Pulicidae) in the city of London. *Entomologist's Monthly Magazine* 120: 207-210.
- GONÇALVES M. L. C., ARAÚJON A. & FERREIRA L. F. 2003. — Human intestinal parasites in the past: new findings and a review. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1): 103-118.
- GOTHE R. & SCHÖL H. 1994. — Deer keds (*Lipoptena cervi*) in the accompanying equipment of the Late Neolithic human mummy from the Similaun, South Tyrol. *Parasitology Research* 80: 81-83.
- GOURREAU J.-M. 2011. — Les myiases cutanées des ovins. *Insectes* 160: 23-26.
- GRABER M. & THAL J. 1979. — Les myiases des artiodactyles sauvages et des proboscidiens d'Afrique centrale. *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux* 32: 257-262.
- GRUNIN K. Y. 1973. — Pervaya nakhodka lichinok zheludochnogo ovoda mamonta - *Cobboldia* (Mamontia, subgen. n.) rusanovi, sp. n. (Diptera, Gasterophilidae). *Entomologicheskoe Obozrenie* 52: 228-230 (en russe; traduction anglaise: First find of the larvae of the mammoth botfly *Cobboldia* [Mamontia, subgen. n.] rusanovi sp. n. [Diptera, Gasterophilidae]. *Entomological Review* 52 (1): 165-169).
- GUERRA R. M. S. N. D. C., DUARTE A. N., OLIVEIRA H. H., MELLO R. P. & SERRA-FREIRE N. M. 2001. — The finding of *Felicola felis* (Mallophaga: Trichodectidae) and exuviae of *Amblycera* in Felidae coprolites from the archaeological site of Furna do Estrago, Pernambuco state, Brazil. *Entomologia y Vectores* 8: 395-402.
- GUERRA R. M. S. N. C., GAZÊTA G. S., AMORIM M., DUARTE A. N. & SERRA-FREIRE N. M. 2003. — Ecological analysis of Acari recovered from Coprolites from archaeological site of Northeast Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1): 181-190.
- HALL A., CARROTT J., JAKES D., JOHNSTONE C., KENWARD H., LARGE F. & USAI R. 2000. — Technical report: Studies on biological remains and sediments from Periods 1 and 2 at the Magistrates' Courts site, Kingston-upon-Hull (site codes HMC 94 and MCH99). Part 1: Text. *Reports from the Environmental Archaeology Unit, York* 2000 (25), 78 + 7 p.
- HALL A. R. & KENWARD H. K. 1990. — Environmental evidence from the Colonia: General Accident and Rougier Street. *The Archaeology of York* 14 (6): 289-434.
- HALL A. R., KENWARD H. & ROBERTSON A. 1993. — Investigation of medieval and postmedieval plant and invertebrate remains from Area X of the excavations in The Bedern (south-west), York: Technical report. *Ancient Monuments Laboratory Report* 56/93.
- HARWOOD R. F. & JAMES M. T. (1979). — *Entomology in Human and Animal Health*. Macmillan, New-York, 548 p.
- HUCHET J.-B., CALLOU C., LICHTENTBERG R. & DUNAND F. 2013. — The dog mummy, the ticks and the louse fly: archaeological report of a severe ectoparasitosis in Ancient Egypt. *International Journal of Paleopathology* 3: 165-175. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpp.2013.07.001>
- HUCHET J.-B., 2015. — Ectoparasites de l'homme: le regard de l'archéoentomologiste, in COLLARD F. & SAMAMA E. (dir.), *Poux, puces et punaises, la vermine de l'homme, découverte, descriptions et traitements. Antiquité, Moyen Âge, Temps Modernes*. L'Harmattan, Paris: 45-60.
- JACOBS D., FOX M., GIBBONS L. & HERMOSILLA C. 2015. — *Principles of Veterinary Parasitology*. John Wiley & Sons, Chichester, 312 p. <http://dx.doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.02.012>
- KENWARD H. 2009. — Invertebrates in archaeology in the North of England. *Research Department Report Series* 12, 625 p. <http://dx.doi.org/10.5284/1033620>
- KENWARD H. & ALLISON E. 1994. — Rural origins of the urban insect fauna, in HALL A. R. & KENWARD H. (eds.), *Urban-rural Connexions: Perspectives from Environmental Archaeology. Symposium of the Association for Environmental Archaeology* 12. Oxbow Books, Oxford: 55-78.
- KENWARD H. K. & HALL A. R. 1995. — Biological evidence from Anglo-Scandinavian deposits at 16-22 Coppergate. *The Archaeology of York* 14 (7): 435-797.
- MARTIN P. S. & KLEIN R. G. 1984. — *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. University of Arizona Press, Tucson, 892 p.
- MOLYNEUX D. H. 1969. — The attachment of *Trypanosoma lewisi* in the rectum of its vector flea *Nosopsyllus fasciatus*. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 63 (1), 117 p.
- ÓLAFSSON H. 2000. — Sagas of western expansion, in FITZHUGH W. & WARD E. I. (eds), *Vikings: The North Atlantic Saga*. Smithsonian Institution Press, Washington: 143-145.
- OTRANTO D., DANTAS-TORRES F., TARALLO V. D., RAMOS R. A. D. N., STANNECK D., BANETH G. & CAPRARIIS D. DE 2012. — Apparent tick paralysis by *Rhipicephalus sanguineus* (Acari: Ixodidae) in dogs. *Veterinary Parasitology* 188: 325-329. <http://dx.doi.org/10.1016/j.vetpar.2012.04.005>
- OTRANTO D., HUCHET J.-B., GIANNELLI A., CALLOU C. & DANTAS-TORRES F. 2014. — The enigma of the dog mummy from Ancient Egypt and the origin of "*Rhipicephalus sanguineus*". *Parasites and Vectors* 7: 1-6. <http://dx.doi.org/10.1186/1756-3305-7-2>
- PANAGIOTAKOPOULU E. 2004. — Pharaonic Egypt and the origins of plague. *Journal of Biogeography* 31: 269-275.

- PÉREZ-EID C. 2007. — *Les tiques : identification, biologie, importance médicale et vétérinaire*. Lavoisier, Paris, 314 p.
- REINHARD K. J. 1990. — Archaeoparasitology in North America. *American Journal of Physical Anthropology* 82: 145-163.
- REINHARD K. J. 1992. — Parasitology as an interpretive tool in archaeology. *American Antiquity* 57: 231-245.
- REINHARD K. J. & BUIKSTRA J. 2003. — Louse infestation of the Chiribaya culture, Southern Peru: variation in prevalence by age and sex. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98 (1): 173-179.
- REINHARD K. J., CONFALONIERI U. E., HERRMANN B., FERREIRA L. F. & ARAÚJO A. J. G. 1988. — Recovery of parasite eggs from coprolites and latrines: aspects of paleoparasitological technique. *Homo* 37: 217-239.
- RICK F. M., ROCHA G. C., DITTMAR K., COIMBRA C. E. JR., REINHARD K., BOUCHET F., FERREIRA L. F. & ARAÚJO A. 2002. — Crab louse infestation in pre-Columbian America. *Journal of Parasitology* 88 (6): 1266-1267.
- ROBINSON W. H. 2005. — *Urban Insects and Arachnids, a Handbook of Urban Entomology*. Cambridge University Press, Cambridge, 480 p.
- ROMAN E. & PICHOT J. 1974. — Sur quelques Siphonaptères de la faune française. *Bulletin de la Société entomologique de France* 79: 51-52.
- ROTSCHILD N. C. 1906. — II. Note on the species of fleas found upon rats, *Mus rattus* and *Mus decumanus*, in different parts of the world, and on some variations in the proportion of each species in different localities. *Journal of Hygiene* 6 (4): 483-485.
- SADLER J. 1990. — Records of ectoparasites on humans and sheep from viking age deposits on the former western settlement of Greenland. *Journal of Medical Entomology* 27: 628-631.
- SCHELVIS J. 1987. — Some aspects of research on mites (Acari) in archaeological samples. *Palaeohistoria* 29: 211-218.
- SCHELVIS J. 1994. — Caught between the teeth. A review of dutch finds of archaeological remains of ectoparasites in combs. *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society* 5: 131-132.
- SÉGUY E. 1944. — Insectes ectoparasites (Mallophaga, Anoploures, Siphonaptera). *Faune de France* 43, 684 p.
- SCHÖCH W. H. 1999. — Eine skythenzeitliche Bestattung im Altai. Naturwissenschaftliche Untersuchungen und deren erste Resultate. *Hamburger Werkstattreihe zur Archäologie* 4:107-113.
- TOURÉ S. M. 1994. — Les myiasés d'importance économique. *Revue Scientifique et Technique (Office International des Épidémiologies)* 13 (4): 1053-1073.
- VERVOENEN M. 1991. — Pleistocene vlesvliegenpuparia uit hoornpitten van *Bison priscus*. *Cranium* 6 (2): 57-58.
- VITAUX J. 2015. — *Histoire de la peste*. Presses Universitaires de France, Paris, 203 p.
- WALL R. L. & SHEARER D. 2001. — *Veterinary Ectoparasites: Biology, Pathology and Control. 2nd edition*. Wiley-Blackwell, Oxford, 304 p.
- WETTENGL S. 2013. — *Die Kleine Scheuer im Rosenstein und das Paläolithikum um Heubach – Altfunde und neue Forschungen*. Bachelorprüfung in Archäologie, Universität Tübingen, 94 p.
- WHITING M. F., WHITING A. S., HASTRITER M. W. & DITTMAR K. 2008. — A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera): Origins and host associations. *Cladistics* 24: 677-707. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00211.x>
- YVINEC J.-H., PONEL P. & BEAUCOURNU J.-C. 2000. — Premiers apports archéontomologiques de l'étude des puces : aspects historiques et anthropologiques (Siphonaptera). *Bulletin de la Société entomologique de France* 105: 419-425.
- ZUMPT F. 1965. — *Myiasis in Man and Animals in the World*. Butterworths, London, 267 p.

Soumis le 29 janvier 2016;
 accepté le 15 mars 2016;
 publié le 24 juin 2016.