

Premiers apports archéontomologiques de l'étude des Puces aspects historiques et anthropologiques (Siphonaptera)

par J. H. YVINEC *, P. PONEL ** et J.-Cl. BEAUCOURNU ***

* Association pour les Fouilles Archéologiques Nationales (AFAN), 21 rue des Cordeliers, F - 60200 Compiègne <jhyvynec@aol.com>

** Laboratoire de Botanique historique et Palynologie (CNRS), case 451, Faculté des Sciences et des Techniques de Saint-Jérôme, av. Escadrille-Normandie-Niémen, F - 13397 Marseille cedex 20

*** Laboratoire de Parasitologie médicale, Faculté de Médecine et de Pharmacie, 2 av. Léon-Bernard, CS 34317, F - 35043 Rennes cedex.

Résumé. – Les auteurs présentent un bilan des récentes découvertes de Siphonaptères fossiles (Puces) en France dans des contextes archéologiques. Ces nouveaux faits sont confrontés aux données anciennes et récentes, surtout britanniques, et leur apport en matière de biogéographie et de biologie des Siphonaptères est évoqué. Enfin, le rôle de *Pulex irritans* comme probable vecteur de la peste est à nouveau souligné.

Summary. – **First archeoentomological contribution to Fleas study in France : historical and anthropological aspects (Siphonaptera).** The authors give a review of recent developments of fossil Siphonaptera (Fleas) study in archaeological contexts in France. These new data are compared with previous investigations carried out elsewhere in Europe but mainly in Britain, and their contribution as regards Siphonaptera biogeography and biology is mentioned. At last, the role of *Pulex irritans* as vector of plague is underlined.

Mots clés. – Siphonaptères, synanthropie, archéologie, biogéographie.

Le développement en France d'une nouvelle discipline, l'archéontomologie (PONEL & YVINEC, 1997), ouvre de nombreuses perspectives dans le domaine de l'étude des Puces synanthropes. Les recherches menées dans ce domaine ont montré qu'il était possible d'obtenir des spécimens de Siphonaptères à partir de sédiments archéologiques (périodes historiques, période gauloise et même néolithique). Dans le présent travail, les découvertes récemment effectuées sur le territoire français sont confrontées aux données européennes déjà acquises (BUCKLAND & COOPE, 1991).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La plupart des insectes munis de téguments chitineux robustes sont susceptibles de se conserver dans les sédiments archéologiques (ELIAS, 1994). En dehors de rares exceptions (conservation par minéralisation, carbonisation ou dessiccation), ce sont essentiellement les sédiments archéologiques humides et organiques qui assurent les conditions d'une préservation à long terme. Dans le cas de la recherche de Puces il est évident que les prélèvements de un à cinq kilogrammes de sédiment doivent se concentrer sur les niveaux de sols intérieurs des bâtiments, sur les latrines et autres lieux fréquentés assidûment par l'Homme ou les animaux.

Le travail en laboratoire consiste d'abord à séparer et à concentrer les restes d'insectes contenus dans le sédiment. Les méthodes en ont été décrites par différents auteurs (COOPE, 1986, ELIAS, 1994). Dans le cas particulier des puces, une méthode de préservation durable mais réversible a été employée. Une déshydratation par bains d'alcools à pourcentages croissants (70% puis 2 bains de 1 heure à 95%) a été adoptée et complétée par une immersion dans l'essence de girofle, un passage de quelques secondes au toluène et montage sans compression au Baume du Canada.

Sauf cas particulier, ce sont essentiellement des capsules céphaliques qui ont été retrouvées ou reconnues. Si, pour certaines espèces, cette pièce permet une diagnose spécifique,

Tableau I. – Occurrence des espèces de Puces sur les sites examinés (X = présent).

France	Site	<i>P. irritans</i>	<i>C. canis</i>	<i>C. felis</i>	<i>N. ? fasciatus</i>
Néolithique	Chalain	X			
Gallo-Romain	Amiens I-III ^e s.	X	X		X
Gallo-Romain	Touffréville II-III ^e s.	X			X
Gallo-Romain	Compans IV ^e s.	X			
Médiéval	Beauvais XIII ^e s.	X	X	X	
Médiéval	Rennes XVI ^e s.	X	X	X	

des problèmes ont été rencontrés pour l'identification des Ceratophyllidae. Malgré l'excellent état de plusieurs capsules céphaliques, il a été impossible de pousser la détermination jusqu'à l'espèce. Pour plusieurs cas, il ne nous paraît pas sérieux, vu l'état de la chétotaxie occipitale et préoculaire (et les artéfacts qui l'accompagnent), de pencher, par exemple, en faveur de *Nosopsyllus* plutôt que de *Ceratophyllus* (*Ceratophyllus*), *C. (Emmareus)* ou, *inter alia*, *C. (Monopsyllus) sciurorum* à partir de ces seuls restes. Seule la présence de genitalia, que l'on retrouve parfois, permettrait de trancher. C'est probablement ce qui a permis la détermination spécifique des exemplaires de *Nosopsyllus fasciatus* à York (Grande-Bretagne), par Kenward (HALL & KENWARD, 1995). Toutefois le contexte archéologique, fort anthropisé, de ces découvertes fait nettement pencher la balance en faveur de cette espèce. Un autre problème a été rencontré lors de la détermination d'un exemplaire de *Ctenocephalides felis felis*. Dans un premier temps la capsule céphalique avait été déterminée comme un exemplaire un peu aberrant de *C. canis*. En réalité, même si la première épine du peigne géral est plus courte que la seconde, la courbure céphalique fuyante et le tubercule préoral long et non épaissi à l'apex correspondent bien à *C. felis felis*. Ces quelques exemples illustrent la difficulté d'appliquer à des fragments archéologiques des critères de détermination conçus pour des individus actuels complets.

RÉSULTATS

Aucune stratégie particulière n'a été mise en place pour la recherche de restes de Siphonaptères. Le bilan présenté ici reflète donc l'état présent des investigations archéo-entomologiques en France, effectuées en fonction des opportunités qui se sont présentées sur divers chantiers de fouilles. Elles ont toutefois le mérite de balayer largement les champs chronologique et géographique.

Le néolithique

Les Puces les plus anciennes découvertes en France proviennent du site lacustre néolithique de Chalain fouillé par l'équipe de P. Pétrequin. Elles sont issues d'un prélèvement de 25 kg provenant d'un contexte daté de 3100 avant notre ère (Ponel, non publié). Une seule espèce, *Pulex irritans*, a été découverte, mais représentée par un grand nombre d'individus : 53 capsules céphaliques (1/5 sans épine génale), 1 segment mâle (genitalia et phallosome, ce qui permet d'affirmer qu'il s'agit bien de l'espèce *irritans*), 144 fragments thoraciques. Pour ces derniers tous appartiennent à des Pulicidés mais pas forcément à *Pulex*. On observe donc une représentation monospécifique doublée d'une forte concentration. Le niveau de concentration en individus (un peu plus de 2 individus/kg) correspond à une forte anthropisation du milieu. À titre d'exemple, on peut citer l'excellent travail de HALL & KENWARD, 1995, qui ont quantifié la concentration de *Pulex irritans* par kilogramme de sédiment sur le site urbain médiéval de York. Elle atteint la valeur d'environ une puce/kg en moyenne, avec seulement trois échantillons sur 27 qui ont des concentrations comprises entre 2 et 3,5 puces/kg).

L'échantillon de Puces de Chalain provient d'un niveau d'habitat et en l'absence de Puce du chien (*Ctenocephalides canis*) on peut envisager que le sol des "maisons" ait été, au moins

Tableau II. – Représentation des espèces de Puces synanthropes à York (sur le site archéologique "Coppergate", il s'agit d'occurrence en nombre d'échantillons, alors que sur celui "General accident", il s'agit d'individus).

Espèce	York	"General accident"	
	"16-22, Coppergate"	II ^e siècle s.	du III ^e au XIII ^e s.
<i>Pulex irritans</i>	194	abondante	abondante
<i>Ctenocephalides canis</i>		3	
<i>Ctenocephalides felis</i>	absente	absente	absente
<i>Ctenophthalmus nobilis</i>	2		
<i>Nosopsyllus ? fasciatus</i>	5	1	

partiellement, parfaitement jointif et/ou recouvert de nattes ou de fourrures. En effet la présence de ces facteurs est indispensable pour assurer le cycle complet de l'espèce.

La période gallo-romaine

Trois sites assez différents nous ont livré des restes de Puces.

- Amiens, ZAC Cathédrales (Oise). Il s'agit d'un site urbain et artisanal gallo-romain. Au total, neuf spécimens de *Pulex irritans* et 3 Ceratophyllidae, dont 2 évoquent nettement *Nosopsyllus sp.*, ont été identifiés.
- Compans (Seine-et-Marne). Le matériel humide provient d'un puits de ce site rural gallo-romain et contenait du matériel daté du IV^e siècle. Quatre spécimens de *Pulex irritans* ont été identifiés.
- Touffréville (Calvados). Il s'agit d'une villa gallo-romaine, installée sur une butte dans la plaine de Caen. On y a récolté deux *Pulex irritans* et un *Ceratophyllidae ? Nosopsyllus*.

Le Moyen-Age

- Beauvais (Oise). Une série de latrines médiévales (XIII^e siècle), en milieu urbain et de contexte social inconnu, a été étudiée. Leur analyse a fourni 5 *Pulex irritans*, 1 *Ctenocephalides canis*, 1 *Ctenocephalides felis felis*. La découverte de cette dernière espèce semble très précoce puisque les autres observations publiées datent toutes de la fin de la période médiévale ou de la période moderne.
- Rennes Ste-Anne (Ille-et-Vilaine). Plusieurs couches d'un grand dépotoir daté du XVI^e siècle, ayant servi entre autres de latrines à l'hôpital, ont livré des Puces appartenant aux espèces *Pulex irritans*, *Ctenocephalides canis* et *Ctenocephalides felis felis*.

Récapitulatif des données

La synthèse de ces données montre que le nombre d'espèces concernées est très faible et que seule *P. irritans* est omniprésente et abondante (tab. I).

DISCUSSION

L'obtention et l'identification de ces Puces ouvrent de nouvelles perspectives, tant en archéologie que du point de vue biogéographique. Si cette recherche est novatrice en France, il convient de signaler qu'un petit nombre de publications concernant des sites européens (anglais pour l'essentiel) ont déjà livré un corpus de Siphonaptères archéologiques. Ces données seront donc mises à contribution, au fil de la discussion.

À titre de comparaison, les données concernant plusieurs sites de York ont été synthétisées (tab. II). Une seule autre espèce apparaît par rapport à nos données, *Ctenophthalmus nobilis* que l'on ne peut considérer comme une Puce du Rat, puisqu'elle est spécifique des micromammifères à nid souterrain et qu'elle a comme hôtes primaires les Arvicolidae et *Apodemus spp.* L'ensemble de ces données confirme la suprématie de *Pulex irritans* dans l'environnement humain et la faible occurrence des autres espèces.

Biogéographie historique des Puces synanthropes

Contrairement aux Poux dont certaines espèces sont étroitement inféodées aux Primates et à l'Homme, aucune Puce n'est spécifique de Primates. Ceci tient au fait que leur vie larvaire

ne dépend que de manière indirecte de l'hôte définitif, ce qui aboutit à une liberté de passage d'un groupe d'hôtes à un autre. Les Puces synanthropes représentent donc des phénomènes de captures plus ou moins réussis (BEAUCOURNU, 1990). Ceci explique le faible nombre d'espèces dites "domestiques". Cependant, la plupart des Puces de Carnivores (*Pulex*, *Ctenocephalides*), celles du Hérisson, puis secondairement celles des Rongeurs arboricoles et des Oiseaux, peuvent piquer l'Homme.

Pulex irritans (L., 1758), appelé à tort la Puce de l'Homme. – Alors que le travail consacré à cette Puce BUCKLAND & SADLER, 1989, ne date que d'une dizaine d'années, les nombreuses découvertes effectuées depuis ont largement contribué à éliminer certaines hypothèses et à clarifier le débat. Il est maintenant clairement établi que les origines biogéographiques des deux éléments du couple hôte-parasite sont bien différentes. Le premier est originaire de l'Ancien Monde, alors que le second est apparu au Nouveau Monde, ainsi qu'en témoigne la répartition des six autres espèces du genre *Pulex*, dont l'espèce jumelle de la Puce de l'homme, *P. simulans*. Dans l'Ancien Monde *P. irritans* apparaît essentiellement liée à deux carnivores selvatiques, le Renard et le Blaireau.

Les plus anciennes découvertes archéologiques de cette espèce dataient jusqu'il y a peu de l'Age du Fer (HAKBIJL, 1989). Grâce à nos données et à celles de BUCKLAND & SADLER, 1997, à Skara Brae, il est possible de faire remonter cette association au moins à la période néolithique en Europe. A titre de comparaison, ce n'est que depuis une cinquantaine d'année que la "conquête" de l'Afrique intertropicale a été entreprise par *Pulex irritans*. L'hypothèse d'une importation historique est donc totalement caduque. Il est très probable que l'arrivée de *Pulex irritans* depuis le Nouveau Monde se soit effectuée par le détroit de Behring, à l'occasion d'une des nombreuses phases d'abaissement du niveau de la mer à partir du Miocène. La Puce serait passée sur l'espèce humaine en élargissant son spectre d'hôtes par contiguïté et promiscuité, lorsque l'Homme a utilisé les grottes et les abris sous roches comme habitat (PEUS, 1972).

Ctenocephalides canis (Curtis, 1826), la Puce du Chien. – C'est une espèce à spécificité et écologie assez strictes, parasite des Canidés selvatiques et du Chien lorsque les conditions de vie sont proches du milieu naturel : chien de ferme, chien de berger ou de meute. Elle est d'origine paléarctique. Le parasitisme humain est accidentel, mais sa faible représentation actuelle ne semble pas correspondre à nos données et il est possible que dans le passé une plus forte cohabitation homme-animal ait favorisé les accidents.

Ctenocephalides felis (Bouché, 1835), la Puce dite du Chat. – Elle se différencie nettement de la précédente par son origine africaine (PEUS, 1972, BEAUCOURNU, 1976). *C. felis felis* est vraisemblablement originaire de Méditerranée orientale. Bien que peu spécifique, elle est surtout inféodée au Chat domestique et à tous les Carnivores vivant dans son voisinage ; elle reste rare sur les carnivores sauvages en France. L'Homme n'est qu'un hôte secondaire, pouvant assurer la vie du parasite mais insuffisant pour maintenir la pérennité de l'espèce en l'absence de l'hôte spécifique ou primaire.

Du point de vue archéologique, la présence de cette Puce en France semble conditionnée par celle du Chat. Les données archéozoologiques, pour la moitié nord de la France, montrent que les premières apparitions de chats en nombre ont lieu à la période romaine dans les villes (LEPETZ, 1996) et que ce n'est qu'à partir du haut Moyen Age (VII-VIII^e siècles) que l'espèce se répand jusque dans les campagnes (YVINEC, 1988). La présence de la Puce du Chat constitue donc un moyen de détecter la présence de ce félin au début de notre ère, même en l'absence d'ossements témoins. Curieusement, les données archéontomologiques font apparaître, en l'état de nos connaissances, un décalage entre la découverte des premiers ossements de Chat en France et la première observation de cette puce. La découverte de *C. felis felis* à

Beauvais indique d'ailleurs la présence de l'espèce très tôt, dès le XIII^e s. par rapport aux rares citations antérieures qui la signalent des XVI-XVIII^e s. (GIRLING, 1984, SCHELVIS, 1994).

Nosopsyllus fasciatus (Bosc, 1800), la Puce dite du Rat. – Bien que la détermination spécifique de cette espèce soit difficile et surtout assurée par le contexte, nous considérerons que les *Nosopsyllus* se rapportent à cette espèce. Un examen récent (BEAUCOURNU & PASCAL, 1998) de l'origine biogéographique de cette espèce et de son hôte primitif souligne l'intérêt des données archéontomologiques. L'étude de la répartition de *N. fasciatus* en Europe de l'Ouest montre qu'il est présent partout, sauf en milieux couverts ou boisés. Il s'agit essentiellement d'une espèce liée au climat atlantique européen et aux milieux ouverts, avec un éventail d'hôtes mammaliens très large. Le berceau du parasite ne correspond pas à ceux des Rats noirs et gris (*Rattus rattus* et *R. norvegicus*) qui l'hébergent majoritairement. En effet, le premier serait venu du sud-est asiatique et aurait atteint la Palestine dès le huitième millénaire avant notre ère (10 000 BP) : c'est donc d'un foyer périméditerranéen qu'il serait parvenu chez nous au début de la période gallo-romaine (AUDOIN-ROUZEAU & VIGNE, 1994, 1998). Quant au second, il serait originaire de Chine et arriverait dès le X^e siècle en Europe tempérée. Si ces deux Rats peuvent être considérés comme hôtes primaires de *Nosopsyllus fasciatus*, ils ne sauraient en être les hôtes primitifs. BEAUCOURNU & PASCAL (*op. cit.*) pensent d'ailleurs que cet hôte primitif pourrait être *Microtus arvalis*. Il résulte de ces données que la découverte de *N. fasciatus* antérieurement à la période gallo-romaine permettrait de trancher la question. Nous aurions donc la Puce en l'absence du Rat, et *Microtus arvalis* deviendrait ainsi le seul candidat sérieux. L'expansion de ces deux Rongeurs de milieu ouvert pourrait avoir été favorisée par la déforestation massive de notre pays par l'Homme à partir de la période néolithique. D'autre part, il faut garder en mémoire la possibilité que cette Puce puisse être un relai dans la transmission de la peste du Rat vers l'Homme (F. Audoin-Rouzeau, comm. pers.).

Une absente : *Leptopsylla segnis* (Schönherr, 1811), la Puce de la Souris. – Tout comme pour la Puce du Rat, le cosmopolitisme actuel de *Leptopsylla segnis* est une conséquence de son inféodation récente à la souris *Mus musculus*. Cependant, l'étude de la répartition du genre et surtout l'inféodation de *L. segnis* au Mulot rupestre *Sylvaemus mystacinus* en milieu non anthropisé au Proche et au Moyen-Orient indiquent que le parasitisme de la Puce sur la souris est secondaire (BEAUCOURNU *et al.*, 1997). Ces auteurs montrent que *Mus musculus* et *Sylvaemus mystacinus* ont probablement été en compétition pour la possession des éboulis et pierriers qui constituent leur habitat. Lorsque l'Homme a édifié les premières habitations en pierres sèches, il y a environ 12 000 ans, la Souris serait devenue sa commensale pour échapper aux gîtes selvatiques où le Mulot rupestre était dominant. Ainsi elle a conservé et propagé la Puce de ce dernier. Son absence, dans nos collectes, tient peut-être à la faiblesse de nos échantillons, mais elle devrait logiquement trouver place dans la cohorte de ces Pucés très proches de l'Homme.

Niveaux d'occurrence des espèces

Aussi bien dans nos données que dans celles de Kenward (HALL *et al.*, 1983, HALL & KENWARD, 1995), la suprématie de *Pulex irritans* ne fait aucun doute. À première vue, surtout pour les périodes historiques, le très faible niveau d'occurrences de la Puce du Chien ou de celle du Chat est assez surprenant. Toutefois une réflexion approfondie sur la biologie des espèces permet d'avancer quelques hypothèses pour expliquer ces anomalies.

L'abondance de *Pulex irritans* et la quasi-absence de *Ctenocephalides canis*. – Il paraît logique que la Puce de l'Homme soit dominante en milieu anthropisé. Toutefois, on serait en droit d'attendre une meilleure représentation de la Puce du Chien. En effet, les données archéozoologiques prouvent l'omniprésence du Chien dans l'environnement

humain, toutes périodes confondues. Les niveaux de sols des maisons, des ateliers et autres contextes où les deux espèces (l'Homme et le Chien) cohabitent devraient donc livrer de bons effectifs de *Ctenocephalides canis*. Or ce n'est absolument pas le cas et il existe donc des mécanismes biologiques responsables de ces phénomènes. L'explication majeure réside probablement dans l'existence d'un double réservoir pour la Puce de l'Homme qui reste avant tout une Puce de Carnivore et donc du Chien. Du point de vue statistique, la Puce du Chien se trouve donc défavorisée puisqu'elle ne vit pas sur l'Homme, ne l'attaquant qu'accidentellement. Ce phénomène peut être complété par la compétition interspécifique, surtout au niveau larvaire. Dans la mesure où la Puce du Chien est moins bien représentée, le cannibalisme à ce stade pourrait amplifier le déséquilibre entre les deux espèces.

Le très faible niveau d'occurrence de *Ctenocephalides felis*. – Même si des phénomènes de compétition peuvent pour partie expliquer la quasi-absence de l'espèce, ce n'est probablement pas la seule, ni la plus importante raison. La présence ou l'absence de l'hôte primaire, le Chat, ne semble pas en cause puisqu'il est retrouvé à partir de la période gallo-romaine en ville et partout à partir du haut Moyen-Age. Pour *Ctenocephalides felis*, il faut sans doute tenir compte de son origine africaine qui la rend sensible aux basses températures. De ce fait, elle a besoin d'un milieu tamponné et sans doute plus chaud que les habitations "froides" de nos ancêtres gallo-romains ou médiévaux. Ceci pourrait être un important facteur limitant la présence de la Puce du Chat. Inversement, ce phénomène permet de comprendre pourquoi, actuellement, cette Puce est devenue dominante, dans nos maisons bien chauffées, au détriment des deux précédentes.

Les Puces comme vecteur de la peste

Les multiples aspects de ce problème ont été récemment traités en détail (BEAUCOURNU, 1995). Pour résumer le débat on peut rappeler les faits suivants. Le rôle des Rats, en tant que vecteurs de la peste en France, a été vraisemblablement surestimé. Contrairement à ce que prétendaient certains auteurs, l'insecte vecteur ne peut être la Puce du Rat, *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903), comme en Inde, qui sur le plan écologique est liée aux climats chauds ou tempérés-chauds et ne peut donc s'acclimater chez nous. Un ensemble d'arguments écologiques et épidémiologiques ainsi que la spécificité et l'abondance sur l'Homme de *Pulex irritans* désigne cette espèce comme vecteur potentiel.

Les données archéologiques renforcent les conclusions de BEAUCOURNU, 1995. Elles établissent clairement que tout au long des périodes historiques *Pulex irritans* est extrêmement abondante sur l'Homme. Aucune découverte fossile de *Xenopsylla cheopis* n'a été relevée en Europe, et cette espèce est actuellement absente dans notre pays. À Beauvais au XIII^e siècle, nous avons un état précis de la présence des Siphonaptères en milieu anthropisé, un siècle avant les grandes pandémies, qui montre bien la suprématie de la Puce de l'Homme. Ces résultats accréditent encore plus le rôle de *Pulex irritans* comme vecteur de la peste, et les quelques oppositions (par exemple TWIGG, 1984, 1989) à propos du vecteur et de la nature de l'épidémie ne peuvent résister à des faits bien établis. Les discussions actuelles ne portent plus que sur les rôles respectifs du Rat et de la Puce et leur plus ou moins grande importance dans l'expansion de l'épidémie.

En conclusion, on peut dire que l'obtention de restes de Puces et leur détermination tiennent presque du miracle, tant les obstacles sont nombreux. Seule une approche pluridisciplinaire avec la coopération d'archéologues, d'archéoentomologistes et d'entomologistes a permis d'aboutir aux résultats présentés ci-dessus. Les obstacles sont autant techniques que financiers mais la persuasion, l'obstination et la curiosité se sont avérées de bons moyens de parvenir à nos fins.

AUTEURS CITÉS

- AUDOIN-ROUZEAU F. & VIGNE J.D., 1994. – La colonisation de l'Europe par le rat noir (*Rattus rattus*). *Revue de Paléobiologie*, **13** (1): 125-145.
- 1998. – Le rat noir (*Rattus rattus*) en Europe antique et médiévale: les voies du commerce et de l'expansion de la peste. *Anthropozoologica*, n° 25-26, 1997: 399-404.
- BEAUCOURNU J.-C., 1976. – Contribution à l'étude des Siphonaptères de Mammifères du nord-ouest de la région méditerranéenne (France, Italie, péninsule Ibérique). Thèse de Doctorat d'Etat ès science (Zoologie), Rennes, 284 p, 90 cartes h.-t., tableaux.
- 1990. – Les Puces synanthropes. *Bulletin de la Société française de Parasitologie*, 1990, **8**, 1.
- 1995. – A propos de la peste en Europe occidentale au cours de la deuxième pandémie. *Bulletin de la Société française de Parasitologie*, 1995, **13**, 2,
- BEAUCOURNU J.-C., KOCH D. & MENIER K., 1997. – La souris *Mus musculus* L., 1758, est-elle l'hôte primitif de la puce *Leptopsylla segnis* (Schönherr 1811) (Insecta Syphonaptera)? *Biogeographica* 1997, **73** (1): 1-12
- BEAUCOURNU J.-C. & PASCAL M., 1998. – Origine biogéographique de *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800) (Siphonaptera - Ceratophyllidae) et observations sur son hôte primitif. *Biogeographica*, 1998, **74**: 125-132.
- BUCKLAND P.C. & COOPE G.R., 1991. – *A bibliography and literature review of quaternary entomology*. Sheffield: Collis, 84 p.
- BUCKLAND P.C. & SADLER J., 1989. – A biogeography of the human flea, *Pulex irritans* L. (Siphonaptera: Pulicidae). *Journal of Biogeography*, **16**: 115-120.
- 1997. – Insects. In "Scotland: Environment and archaeology, 8000 BC-AD 1000", John Wiley & sons.
- COOPE G.R., 1986. – Coleoptera analysis. In: Berglund B.E. (ed). *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. p. 703-713. Chichester: Wiley.
- ELIAS S. A., 1994. – *Quaternary insects and their environment*. Washington: Smithsonian. 284 p.
- GIRLING M.A., 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.
- HAKBIJL T., 1989. – Insect remains from site Q, an Early Iron Age farmstead of the Assendelver Polders project. *Helinium*, **29**: 77-102.
- HALL A. R., & KENWARD H. K., 1995. – *Biological evidence from 16-22 Coppergate*, Archaeology of York, 14/7. Council for British Archaeology for York Archaeological Trust.
- HALL A.R., KENWARD H.K., WILLIAMS D. & GREIG J.R.A., 1983. – *Environment and Living Conditions at Two Anglo-Scandinavian Sites*. Archaeology of York, 14/4. Council for British Archaeology for York Archaeological Trust.
- LEPETZ S., 1996. – L'animal dans la société gallo-romaine de la France du Nord. *Revue Archéologique de Picardie*, n° spécial 12, Amiens.
- PEUS F., 1972. – Zur Kenntnis der Flöhe Deutschland (Schluss) (Insecta Siphonaptera). IV Faunistik und Oekologie der Säugetierflöhe. *Zool. jb. Syst.*, **99**: 408-504.
- PONEL P. & YVINEC J.H., 1997. – L'archéontomologie en France. *Les Nouvelles de l'Archéologie*, **68**: 31-37.
- SADLER J., 1990. – Records of ectoparasites on humans and sheep from Viking Age deposits in the former Western Settlement of Greenland. *Journal of medical Entomology*, **27**: 628-631.
- SCHELVIS J., 1994. – Caught between the teeth. A review of dutch finds of archaeological remains of ectoparasites in combs. *Proceeding Experimental & Applied Entomology*, Amsterdam, **5**: 131-132.
- TWIGG G.I., 1984. – *The black death: a biological reappraisal*. Batsford Academie and Educational, London: 254 p.
- 1989. – The black death in England: an epidemiological dilemma. *Maladie et Société*, éd. du CNRS, Paris, p. 75-98.
- YVINEC J.H., 1988. – L'élevage et la chasse (IX), *Un village au temps de Charlemagne, Moines et paysans de l'abbaye de Saint-Denis du VII^e siècle à l'An Mil*. Ed. de la Réunion de Musées nationaux, Paris, 1998: 226-236, 22 fig.