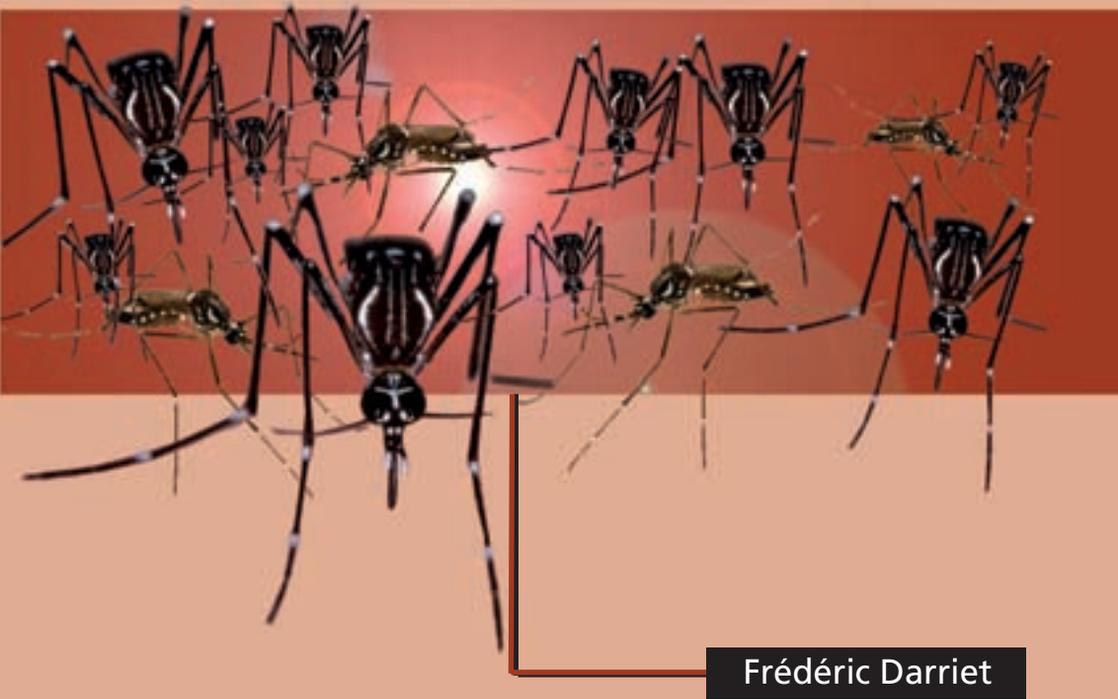


Des moustiques et des hommes

Chronique d'une pullulation annoncée



Frédéric Darriet

Des moustiques
et des hommes

Chronique d'une pullulation
annoncée

La collection « Didactiques » propose des ouvrages pratiques ou pédagogiques. Ouverte à toutes les thématiques, sans frontières disciplinaires, elle offre à un public élargi des outils éducatifs ou des mises au point méthodologiques qui favorisent l'application des résultats de la recherche menée dans les pays du Sud.

Elle s'adresse aux chercheurs, enseignants et étudiants mais aussi aux praticiens, décideurs et acteurs du développement.

JEAN-PHILIPPE CHIPPAUX

Directeur de la collection

chippaux@ird.fr

Parus dans la collection ▷▷▷ACTIQUES

Démarche qualité et norme ISO 9001

Une culture managériale appliquée à la recherche

É. Giesen, 2013 (réédition)

Initiation à la génétique des populations naturelles

Applications aux parasites et à leurs vecteurs

T. De Meeûs, 2012

Protection personnelle antivectorielle

G. Duvallat, L. de Gentile (éd.), 2012

Les champignons ectomycorhiziens des arbres forestiers en Afrique de l'Ouest

A. Bâ, R. Duponnois, M. Diabaté, B. Dreyfus, 2011

La langue arawak de Guyane

Présentation historique et dictionnaires arawak-français et français-arawak

M.-F. Patte, 2011

Les anophèles

Biologie, transmission du Plasmodium et lutte antivectorielle

P. Carnevale, V. Robert (éd.), 2009

Le trachome

Une maladie de la pauvreté

J.-F. Schémann, 2008

Moustiquaires imprégnées et résistance des moustiques aux insecticides

F. Darriet, 2007

Cassava-Mealybug Interactions

P.-A. Calatayud, B. Le Rü, 2006

Des moustiques et des hommes

Chronique d'une pullulation
annoncée



Frédéric

Darriet

IRD Éditions
INSTITUT DE RECHERCHE
POUR LE DÉVELOPPEMENT

Collection  ACTIQUES

Marseille, 2014

Préparation éditoriale, coordination, fabrication
Corinne Lavagne

Correction
Sylvie Hart

Mise en page
Desk

Maquette intérieure
Pierre Lopez

Illustration de couverture
Michelle Saint-Léger

Photos p. 4 de couverture

© IRD/V. Robert – Pulvérisation d'insecticides contre les maladies à vecteur (Mayotte)

© IRD/C. Costantini – Pollution urbaine et gîtes larvaires à Yaoundé au Cameroun

La loi du 1^{er} juillet 1992 (code de la propriété intellectuelle, première partie) n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article L. 122-5, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans le but d'exemple ou d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article L. 122-4).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon passible des peines prévues au titre III de la loi précitée.

© IRD, 2014

ISBN : 978-2-7099-1837-4

ISSN : 1142-2580

Sommaire

INTRODUCTION	7
1- L'HISTOIRE NATURELLE DES MOUSTIQUES ET DES HOMMES.	11
2- LES RAISONS DE LA PULLULATION DES MOUSTIQUES.	45
3- LA LUTTE CONTRE LES MOUSTIQUES	69
4- L'HOMME MENACÉ	109
5- DE L'URGENCE D'UNE POLITIQUE COMMUNE ENTRE SANTÉ PUBLIQUE ET AGRICULTURE	119
BIBLIOGRAPHIE	125

Introduction

L'histoire de l'homme et du moustique est celle d'une guerre très ancienne, où l'une et l'autre des factions ennemies se pourchassent et se battent jusqu'à la mort. Dans l'Antiquité déjà, les hommes avaient remarqué la relation étroite qui existait entre les fièvres et la présence des marais. C'est ainsi qu'en l'an 450 av. J.-C., le médecin grec Hippocrate recommandait d'édifier les villes et les villages loin des contrées marécageuses. Parmi les victimes célèbres, Alexandre le Grand mourut d'une fièvre palustre à Babylone. Les projets de conquête des armées romaines furent souvent annihilés par ce que l'on nommait les « pestilences », nombreuses à cette époque. Plus récemment, sur le continent africain, le paludisme a longtemps dissuadé les militaires et les missionnaires européens de s'aventurer loin des zones littorales, celles-ci étant réputées – à quelques exceptions près – plus salubres que les terres de l'intérieur. De tout temps, les marécages ont été perçus comme des endroits malsains, avec leurs eaux mortes et putrides où prolifèrent les maladies. Le terme « malaria » est issu de l'italien *mala aria*, « mauvais air ». Le paludisme, synonyme de malaria, est composé à partir de la racine latine *paludis*, qui signifie « marais ». Ressort ainsi à travers ces deux termes l'idée que les fièvres sont générées puis véhiculées par cet « air mauvais » qui vient des marécages.

La transmission de maladies par les moustiques ne fut découverte que lorsque les scientifiques furent en mesure d'isoler sur ces vecteurs les agents pathogènes pour l'homme. Ainsi, durant de nombreux millénaires, les sociétés humaines, urbaines et rurales, subirent sans relâche l'agression des moustiques sans même se douter du rôle de ces insectes dans la dissémination des maladies. En 1878, le médecin britannique Patrick Manson, l'un des fondateurs de la médecine tropicale, fut le premier à impliquer un insecte dans la transmission d'un agent pathogène.

On le sait maintenant, les moustiques transmettent à l'homme de nombreux parasites et virus. Des espèces tropicales envahissent les zones tempérées alors que des maladies qui restaient circonscrites à des régions bien délimitées du globe apparaissent dans des lieux où elles étaient jusque-là inconnues. Le risque

de propagation des maladies émergentes et ré-émergentes, certaines étant désormais sous haute surveillance, est un sujet d'actualité ; les journaux et les télévisions nous rappellent régulièrement le rôle meurtrier du moustique. De leur côté, les entomologistes et les médecins mènent des travaux dans le monde entier pour mieux comprendre la bioécologie du moustique et le rôle qu'il joue dans la transmission des pathogènes. Ce long travail de prospection et d'expérimentation doit tenir compte du comportement de chaque espèce dans les milieux naturels et dans ceux, toujours plus nombreux, modifiés par la présence humaine. Car le monde d'aujourd'hui n'est plus celui d'hier ! Les moustiques se sont adaptés à une multitude de nouveaux environnements, qu'ils soient urbains ou ruraux, et les espaces où ils pullulent sont toujours plus nombreux. L'eutrophisation des environnements aquatiques pourrait aussi, sur le long terme, favoriser leur pullulation. L'ironie de l'histoire est que les facteurs qui conditionnent ce processus de prolifération sont les mêmes que ceux qui déciment une bonne partie de la biodiversité. Certains biologistes parlent aujourd'hui d'une « sixième extinction », tant les espèces animales et végétales sont nombreuses à disparaître. À l'inverse, la résurgence et l'émergence des maladies à transmission vectorielle telles que le paludisme, la dengue, le chikungunya, le West Nile ou la fièvre de la Vallée du Rift – la liste est longue et non exhaustive – laisseraient à penser que les moustiques n'ont jamais été aussi présents dans tous les environnements.

Ce travail se veut la synthèse de mes trente années de recherche en entomologie médicale, recherches menées en Afrique, mais aussi en France métropolitaine et outre-mer. Pour rendre cet ouvrage à la fois clair et agréable à lire, j'ai choisi la forme d'une chronique qui montre combien les destinées de l'homme et du moustique ont toujours été étroitement mêlées. L'écriture de ce texte a été une aventure et, tout en exploitant ma propre expérience, j'ai aussi cherché mon chemin à travers de nombreux autres livres et publications.

Le premier chapitre traite de l'évolution des moustiques et des causes de leur rapprochement avec les hommes. Le deuxième chapitre met en lumière l'impact des intrants agricoles sur la biologie des moustiques et les effets inattendus qu'ils génèrent sur le comportement de ponte de ces insectes. Dans le troisième chapitre sont énumérées, de l'Antiquité à nos jours, les nombreuses et différentes stratégies de lutte mises au point par les hommes. Le chapitre quatre tente de dresser le tableau des conséquences d'une pullulation incontrôlée des moustiques.

En conclusion, le chapitre cinq trace les grandes lignes de ce que pourrait être la lutte au XXI^e siècle à travers un système de décisions intégré au niveau de la santé publique et de l'agriculture. Malgré les efforts toujours plus intenses déployés par les hommes pour les éliminer, les moustiques gagnent du terrain. Découvrons sans plus attendre ce petit diptère, qui derrière son masque d'insecte « comme les autres » se révèle l'ennemi public le plus dangereux et le plus pourchassé de la planète.

L'histoire naturelle des moustiques et des hommes

1

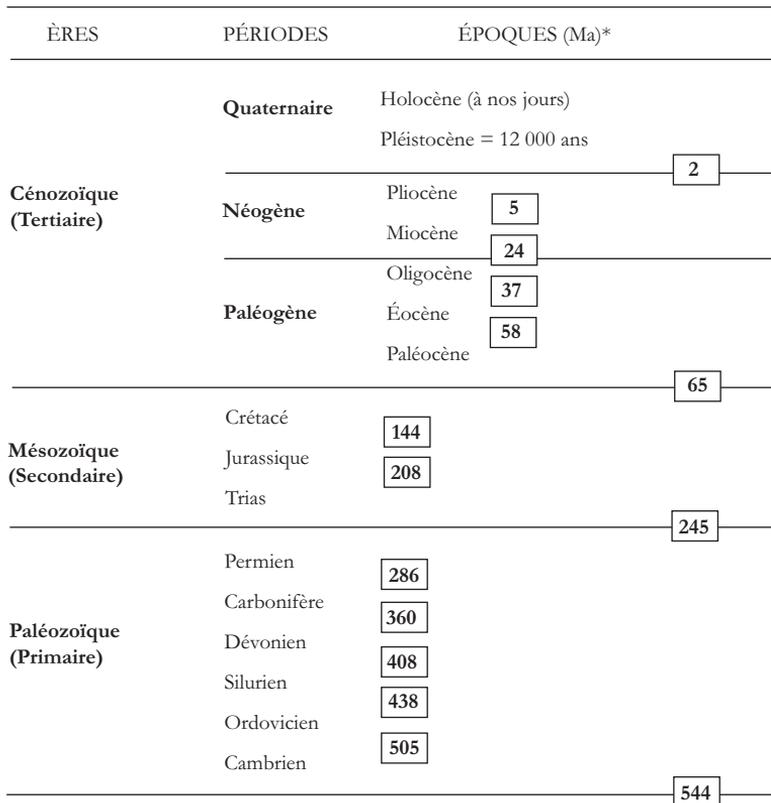
Depuis leur apparition il y a 245 millions d'années, les moustiques ont colonisé tous les milieux, de l'équateur aux cercles polaires. Le fait de pouvoir se déplacer en volant, leur grande capacité de reproduction ainsi que leurs facultés d'adaptation exceptionnelles leur permettent de vivre dans la plupart des environnements naturels ou créés par l'homme. De son côté, l'espèce humaine s'est multipliée et installée partout sur la planète, d'où la nécessité grandissante pour elle de voyager vite et de plus en plus loin. De nos jours, excepté les déserts brûlants, les glaces de l'Arctique et de l'Antarctique, les mers et les océans, les sociétés humaines se sont implantées sur l'ensemble du globe de façon durable. Entre l'homme et le moustique s'est engagée une confrontation de tous les jours que le temps s'est chargé de renforcer, chacune des deux parties se défendant avec les armes qui lui sont propres.

DES INSECTES, DES DIPTÈRES ET DES MOUSTIQUES

L'ancêtre des moustiques

L'origine des insectes reste nimbée d'une aura de mystère. Les paléontologistes ne savent toujours pas si les insectes descendent des crustacés (Deuve, 2000) ou bien du péripate, une créature onychophore au corps mou, voisine des annélides et des arthropodes (Reichholf, 1992). Les premiers insectes sont apparus à la fin du dévonien (408 à 360 Ma) (Garouste *et al.*, 2012) (fig. 1). Leur ascension fulgurante est due à l'enveloppe robuste et élastique qui entoure leur corps : la chitine. Sans chitine, les insectes sont vulnérables et sujets à une trop forte déperdition en eau. Leur corps se divise en trois parties : la tête, qui porte les antennes, les yeux et les appareils buccaux ; le thorax, sur lequel sont fixées les ailes et les

trois paires de pattes ; et l'abdomen, à l'intérieur duquel se trouvent l'estomac, les intestins et les organes reproducteurs ainsi qu'une bonne partie du cœur et du système nerveux.



*Ma = millions d'années

Figure 1
L'échelle des temps géologiques du paléozoïque au quaternaire.

Les hexapodes les plus anciens, grands de quelques millimètres seulement, se nourrissaient de matière végétale en décomposition ou, plus précisément, des bactéries qui dégradent la matière organique. Chez ces insectes primitifs, dont les représentants les plus actifs sont les collemboles actuels, les ailes étaient inexistantes et l'appareil buccal était de type broyeur-masticateur. Les insectes dont les appareils

buccaux ont évolué vers le type piqueur ou suceur ne firent leur apparition que beaucoup plus tard. L'ancêtre des diptères est apparu au permien (286-245 Ma) (Jeannel, 1949). Appelés protodiptères ou tétraptères, ces diptères possédaient deux paires d'ailes semblables, la dégénérescence des ailes postérieures en balanciers équilibrants s'étant opérée au début du trias (245-208 Ma). Les traces fossiles ont révélé que ces diptères au corps grêle et pourvus de longues antennes étaient des nématocères – sous-ordre auquel appartiennent les moustiques – et que ces nématocères étaient apparus sur l'immense territoire de la Gondwanie, qui regroupait jadis l'Afrique, l'Amérique du Sud, l'Australie, l'Inde et l'Antarctique. Le climat de la Gondwanie se caractérisait par une alternance de périodes hivernales et estivales. Cette alternance saisonnière a favorisé la prolifération des insectes qui se protégeaient du froid par un mécanisme de diapause. À chaque printemps, lorsque les températures se faisaient de nouveau plus clémentes, l'insecte reprenait son cycle là où le froid l'avait interrompu. Certains fossiles de moustiques datant du trias, il est donc certain que ces derniers se trouvaient sur la Terre au moment où les dinosaures occupaient la plupart des niches écologiques. Se nourrissaient-ils déjà de sang avant la venue des mammifères ? Le comportement des moustiques actuels, qui pour certains d'entre eux piquent les lézards et les batraciens, laisse à penser que les tendances hématophages de ces insectes remontent au crétacé ou au jurassique (208 à 65 Ma) (Séguy, 1951).

La biologie des moustiques

Le cycle biologique des moustiques (famille des Culicidae) (encadré 1) se caractérise par une phase pré-imaginale qui se déroule dans l'eau (œuf, larve et nymphe) et une phase aérienne (imago, ou adulte ailé). Les moustiques comptent plus de 3 600 espèces, disséminées sous toutes les latitudes et longitudes (Walter Reed Biosystematics Unit, 2001). Les espèces les plus nombreuses se rencontrent sous les tropiques et à l'équateur, car beaucoup d'entre elles supportent mal les écarts thermiques. Les mâles et les femelles se nourrissent de sucs végétaux, mais seules les femelles se gorgent de sang. Ce sont donc les femelles de moustiques qui jouent le rôle de vecteur de pathogènes. Les moustiques des deux sexes s'accouplent d'abord en vol, puis au sol. La femelle maintient en vie les spermatozoïdes du mâle à l'intérieur de sa spermathèque. Elle ne s'accouple donc généralement qu'une fois, et ce sont les repas de sang successifs qui apportent les substances nutritives indispensables

à la maturation des ovaires (Detinova, 1963). Les œufs fécondés sont pondus à la surface de l'eau, où ils poursuivent leur embryogenèse. Arrivés à maturité, ils éclosent en libérant des larves de stade 1 qui vont se développer jusqu'au stade 4 en se nourrissant de matière organique, d'algues et de bactéries. Les larves respirent à la surface de l'eau par l'intermédiaire d'un siphon ou d'un stigmate, les nymphes à l'aide de deux trompettes respiratoires. En fin de croissance, la larve de stade 4 se transforme en une nymphe qui ne s'alimente plus et qui donne, 48 heures plus tard, un adulte ailé apte à prendre son envol (photos 1, 2 et 3).

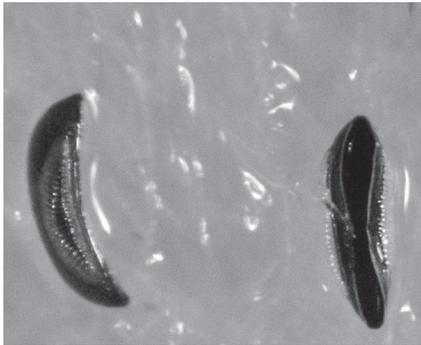


Photo 1
Œufs d'*Anopheles gambiae*.

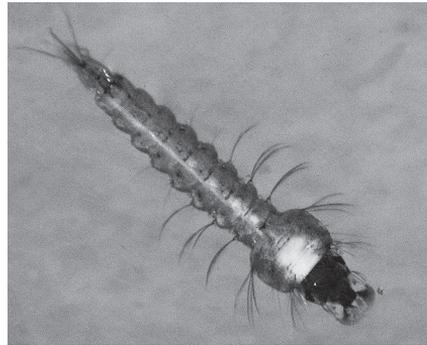


Photo 2
Larve d'*Anopheles gambiae*.



Photo 3
Adulte femelle d'*Anopheles gambiae* prenant un repas de sang sur un homme.

Encadré 1
La famille des Culicidae

Classés en plusieurs sous-familles et genres, les moustiques constituent la famille des Culicidae. Appartenant à l'ordre des diptères et au sous-ordre des nématocères, les moustiques se caractérisent par des antennes longues et fines, des écailles sur les ailes et un appareil buccal de type piqueur-suceur. La famille des Culicidae comprend deux sous-familles : les Anophelinae (3 genres) et les Culicinae (39 genres). La sous-famille des Anophelinae comprend, entre autres, le genre *Anopheles*, et la sous-famille des Culicinae est composée des genres *Aedes* et *Culex*. Presque tous les moustiques adultes femelles appartenant aux genres *Anopheles*, *Aedes* et *Culex* peuvent transmettre à l'homme des agents pathogènes, principalement des parasites et des virus.

LES AGENTS PATHOGÈNES TRANSMIS À L'HOMME PAR LES MOUSTIQUES

À l'origine, les zoonoses (maladies des animaux vertébrés transmissibles à l'homme) qui sont désormais adaptées à la biologie humaine étaient des affections qui affaiblissaient ou décimaient les populations animales (Combes, 1990). Cette adaptation de germes à l'homme a probablement été très longue, car soumise à des pressions de sélection intenses, entre autres liées à des systèmes immunitaires différents entre l'homme et l'animal. Or, une fois le franchissement de la barrière inter-espèces réussi, les pathogènes sont rapidement devenus une menace pour l'humanité. La dissémination des maladies à transmission vectorielle dépend du degré de promiscuité des populations humaines, mais aussi du niveau de prolifération des vecteurs.

Les *Plasmodium*, parasites responsables du paludisme

De toutes les maladies parasitaires transmises par les moustiques, le paludisme est certainement la plus meurtrière. Dans la Haute Antiquité déjà, les Égyptiens avaient remarqué la relation étroite qui existait entre les épidémies de fièvres et la saison pluvieuse propice à la prolifération des moustiques. Ce n'est que

beaucoup plus tard, en novembre 1880, que le médecin français Alphonse Laveran découvrit à Constantine, en Algérie, les parasites du genre *Plasmodium*, qui sont responsables du paludisme. En 1898, le médecin anglais Ronald Ross découvrait qu'ils étaient transmis par les moustiques anophèles (encadré 2). Cinq espèces de plasmodies sont transmises à l'homme par les anophèles : *Plasmodium falciparum* (la forme pernicieuse), *Plasmodium vivax*, *Plasmodium ovale*, *Plasmodium malariae* et *Plasmodium knowlesi*. En ce début du XXI^e siècle, deux milliards de personnes vivent encore dans des zones de forte endémie palustre (OMS, 2009 b). Au cours de l'année 2010, 216 millions de cas de paludisme ont été recensés dans le monde, parmi lesquels 81 % déclarés sur le seul continent africain. Au cours de cette même année, cette parasitose a provoqué le décès de 655 000 personnes, dont plus des trois quarts étaient des enfants de moins de cinq ans (OMS, 2011).

Encadré 2
Le cycle des *Plasmodium* responsables du paludisme chez l'homme

Développement du parasite chez le moustique

Pendant la prise d'un repas de sang sur un individu malade, les femelles d'anophèles ingèrent les globules rouges parasités qui contiennent les stades sexués du parasite. Ces stades se présentent sous les formes de gamétocytes femelles et mâles qui, dans l'estomac du moustique, fusionnent en un œuf mobile (ookinète) qui migre vers les cellules épithéliales de l'estomac. Cet ookinète entame un rapide processus de division cellulaire qui aboutit à la formation d'un oocyste contenant les sporozoïtes qui constituent le dernier stade de transformation du parasite chez le vecteur. Ils se présentent sous la forme de virgules effilées microscopiques qui sortent de l'oocyste par effraction pour gagner les glandes salivaires. Le développement du parasite chez le moustique est appelé cycle sporogonique. Il s'échelonne sur une dizaine de jours selon l'espèce plasmodiale et la température.

Développement chez l'homme

Ainsi présents dans les glandes salivaires du moustique vecteur, les sporozoïtes sont inoculés à l'homme au moment de la prise du repas de sang. Ils circulent dans le sang de l'hôte vertébré durant une très courte période pour gagner finalement les hépatocytes du foie, où le parasite entame un nouveau cycle. L'incubation du parasite chez l'homme dure de 7 jours à plusieurs mois. L'accès palustre, qui correspond à la destruction des globules rouges par le parasite, est marqué par une forte fièvre (39 °- 40 °C) accompagnée de céphalées, de nausées, de diarrhées et de douleurs abdominales. La complication majeure de l'infestation à *Plasmodium falciparum* est son évolution en neuropaludisme entraînant un coma puis le décès du malade si celui-ci n'est pas soigné dans les plus brefs délais.

Les arbovirus transmis par les moustiques

Les arbovirus (virus ayant pour vecteurs les arthropodes hématophages) sont de loin les agents pathogènes les plus inoculés à l'homme par les moustiques. Parmi eux, se distinguent les virus responsables de la fièvre jaune, de la dengue et du chikungunya, qui ont conquis le monde en parallèle de l'élargissement de l'aire de distribution des deux principaux moustiques qui les véhiculent et les transmettent à l'homme : *Aedes aegypti* et *Aedes albopictus*. En 1698 fut signalée pour la première fois à la Guadeloupe et au Yucatan une maladie formellement identifiée comme étant la fièvre jaune (Hobson, 1963). Pendant plus de deux siècles, l'Amérique tropicale fut le siège d'épidémies dévastatrices, tandis que d'autres foyers moins sévères sévissaient plus au nord, comme à Boston, Philadelphie, New York, Baltimore et même de l'autre côté de l'océan Atlantique, en Espagne, en France, en Angleterre et en Italie (Strode *et al.*, 1951). L'Afrique n'a pas non plus été épargnée par la maladie. En 1782, Schotte publia le premier rapport clinique sur l'épidémie de fièvre jaune survenue au Sénégal en 1778 : « [...] les vomissements continuaient. Ils devenaient verts, bruns et enfin noirs, coagulant en petits grumeaux [...] une diarrhée permanente, accompagnée de coliques, apparaissait alors, provoquant l'émission d'abondantes selles noires et putrides [...] » (Carter, 1931). C'était à l'évidence une maladie redoutée, à une époque où personne ne savait que c'étaient les moustiques qui transmettaient le terrible fléau. L'inoculation du virus de la fièvre jaune par le moustique *Ae. aegypti* ne fut en effet découverte qu'en 1881 à Cuba, par les médecins Walter Reed et Juan Carlos Finlay.

Les quatre sérotypes de la dengue (flavivirus) [DENV 1 à 4] constituent l'exemple le plus représentatif des maladies dites émergentes. Deux grandes dates ont marqué l'histoire de cette maladie : la première est 1954, quand furent décrits les premiers cas de dengue hémorragique aux Philippines, et la seconde 1981, date à laquelle a sévi la première et véritable épidémie de dengue à Cuba (Bravo *et al.*, 1987 ; Guzman *et al.*, 1990). La dengue a par la suite progressé dans l'ensemble des îles de la Caraïbe pour finalement atteindre en 1989 le continent sud-américain par le Venezuela. Dans les départements français d'Amérique (Martinique, Guadeloupe et Guyane), la dengue est devenue une préoccupation majeure de santé publique, avec l'apparition d'épidémies récurrentes. Aujourd'hui, tous les pays d'Asie du Sud sont également touchés.

L'analyse génétique des souches de dengue qui circulent actuellement en Amérique du Sud montre que ces dernières sont proches des souches asiatiques. Si l'apparition de la dengue en Amérique du Sud est en partie liée à l'importation des virus asiatiques, l'expansion de la maladie est surtout facilitée par la ré-infestation du continent sud-américain par *Ae. aegypti*. De nos jours, deux milliards et demi de personnes sont désormais exposées au virus de la dengue. On estime entre 50 et 100 millions le nombre d'individus contractant la maladie chaque année, et à 20 000 à 30 000 le nombre de décès (OMS, 2009 c).

Le virus du chikungunya (alphavirus) a été isolé la première fois en 1953 en Tanzanie (Ross, 1956). Il induit un syndrome fébrile proche de la dengue classique avec, en plus, de violentes douleurs articulaires. Le nom de chikungunya est d'origine makonde (peuple bantou d'Afrique australe) et peut être traduit par « qui se recourbe et se recroqueville », ou « maladie qui brise les os » ou bien encore « maladie de l'homme courbé ». Le virus du chikungunya est un arbovirus transmis principalement par les vecteurs *Ae. albopictus* et *Ae. aegypti*. À l'origine, l'aire de distribution du virus s'étendait à l'Afrique subsaharienne mais la maladie s'est vite répandue à l'ensemble des pays du Sud-Est asiatique. En Afrique, le virus est la plupart du temps contenu dans un cycle forestier qui fait intervenir les primates et les moustiques *Aedes* sylvatiques (Diallo *et al.*, 1999). En Asie, où son introduction est plus récente, le virus circule essentiellement dans les villes où prolifèrent *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus* (Rao, 1966). Dans l'océan Indien, aucune activité du chikungunya n'avait été détectée avant 2005. Le virus, probablement importé par des voyageurs en provenance d'Afrique de l'Est, a entraîné une épidémie aux Comores qui par la suite s'est propagée à l'île de la Réunion. Sur cette île au relief accidenté, la transmission du virus est assurée par le moustique *Ae. albopictus*, qui pullule dans les villes et les ravines. Un total de 270 000 personnes auraient été infectées sur une population de 750 000 habitants. Le caractère invasif d'*Ae. albopictus* fait que ce moustique a pu coloniser les autres parties du monde, et notamment les pays de l'Europe du Sud. C'est ainsi qu'en septembre 2007, une flambée épidémique de chikungunya est survenue en Italie dans la région de Ravenne, touchant trois cents personnes. En septembre 2010, deux cas de chikungunya ont été recensés dans le sud-est de la France.

D'autres arbovirus dangereux pour l'homme émergent inopinément, par poussées épidémiques. Tel est le cas du virus West Nile (virus du Nil occidental), qui est transmis principalement par les moustiques *C. modestus* et *C. pipiens pipiens*

(Hannoun *et al.*, 1964). West Nile est un flavivirus originaire du district de West Nile en Ouganda, où il a été isolé pour la première fois en 1937 chez une femme souffrant de fièvre. Il a ensuite été détecté en Égypte au début des années 1950 dans les populations humaines mais aussi chez les oiseaux et les moustiques. Les pluies abondantes, l'irrigation des cultures, le mauvais entretien des réseaux d'assainissement des villes ainsi que des températures élevées favorisent la pullulation des *Culex*, et donc l'incidence de la fièvre dans toutes les régions où le virus circule. Les hôtes principaux du West Nile sont les oiseaux domestiques et sauvages. Les oiseaux migrateurs jouent aussi un rôle crucial dans la dissémination du virus à partir de l'Afrique jusqu'aux zones tempérées de l'Europe, de l'Asie et du continent américain. En Camargue, le virus West Nile véhiculé par les oiseaux migrateurs a été, entre 1962 et 1965, à l'origine d'une épidémie à la fois humaine et équine. Trente-cinq ans plus tard, ce même virus a provoqué la mort de nombreux chevaux (en 2000, 2003 et 2004). Une épidémie meurtrière s'est également déclarée à New York en 1999. L'irruption de cette fièvre à New York et, à partir de là, sur l'ensemble du territoire des États-Unis est consécutive au transfert depuis l'Afrique ou l'Europe méridionale d'une souche de *Culex* ou bien d'un oiseau infecté par le virus (Calisher, 2000). En 2012, le virus du Nil occidental s'est de nouveau manifesté sur l'ensemble du territoire américain, avec des nombres de cas élevés dans treize états du pays (CDC, 2012).

La fièvre de la Vallée du Rift se caractérise par des apparitions en Afrique, difficiles à prévoir en raison de la complexité du cycle viral. Les données recueillies à ce jour montrent que le bétail joue un rôle prépondérant dans la dissémination du virus et que la pérennisation de la zoonose dans certaines contrées est facilitée par la construction de retenues d'eau propices à la prolifération des moustiques. La fièvre de la Vallée du Rift est transmise par plusieurs espèces des genres *Aedes* et *Culex*.

Les filaires transmises par les moustiques

Les filaires lymphatiques sévissent dans les régions du monde où les moustiques des genres *Anopheles*, *Culex*, *Aedes* et *Mansonia* abondent. Les filaires sont des vers parasites nématodes dont le corps non segmenté et rond est entièrement recouvert de chitine. Les filaires les plus pathogènes pour l'homme appartiennent aux genres *Wuchereria* et *Brugia*. *Wuchereria bancrofti*, ou filaire de Bancroft (responsable de 90 % des cas), a une répartition cosmotropicale, alors que *Brugia*

malayi ne sévit qu'en Asie. Dans les régions de fortes endémies parasitaires, les moustiques absorbent les microfilières contenues dans le sang des hommes. La plupart de ces microfilières sont digérées, mais quelques-unes traversent la paroi de l'estomac du moustique pour gagner les muscles alaires thoraciques et y subir trois transformations successives, dont la dernière est le stade infectant. Les formes infectantes mobiles se localisent en dernier lieu dans la gouttière labiale (labium) qui contient les stylets vulnérants, pièces buccales qui perforent l'épiderme au moment de la prise du repas de sang. Les stades infectants massés dans le labium pénètrent alors chez l'homme par le point de la piqûre. Une fois présentes chez l'hôte, les microfilières muent deux fois avant de donner des filaires adultes mâles et femelles. Les filaires adultes sont actives durant 10 à 15 ans. L'*éléphantiasis*, le stade ultime de la maladie, ne peut être traité que par d'importantes interventions chirurgicales.

Qu'elles soient donc parasitaires ou virales, les maladies ont toujours eu des effets néfastes sur les communautés humaines. Un homme ou une femme malade ne peut plus cultiver son champ, ou tout simplement se rendre à son lieu de travail ; une baisse de la scolarisation peut de même apparaître au niveau des écoles et des universités. Ces effets ont des répercussions sur le revenu familial, qui lui-même conditionne la ration alimentaire et l'hygiène de tous les jours.

Ainsi, quel rôle les moustiques ont-ils réellement joué sur les civilisations humaines ? C'est en fait une histoire qui s'est échelonnée sur une longue période, une histoire qui a commencé du temps de nos lointains ancêtres et qui à notre époque n'a toujours pas trouvé de point final.

DU NOMADISME À LA SÉDENTARISATION DES COMMUNAUTÉS HUMAINES

Apparu il y a 150 000 ans, *Homo sapiens* est devenu rapidement un chasseur accompli, ses qualités de stratège s'affinant au cours de son long périple à travers les terres d'Afrique et d'Eurasie. Il s'est même aventuré au-delà du détroit de Behring – il y a 11 500 ans de cela – et a colonisé les vastes étendues du continent américain. En un peu moins de mille années, il a atteint la Terre de Feu située à l'extrémité

australe de l'Amérique du Sud (Leakey, 1995). Pour assurer leur survie, les hommes chassaient les grands animaux tout en récoltant les baies et les tubercules qu'ils trouvaient au gré de leur déplacement. Leur destinée de chasseur-cueilleur les entraînait de par le vaste monde à la rencontre d'horizons toujours différents.

La révolution du néolithique débuta véritablement entre 10 000 et 6 000 ans avant notre ère. Le Proche-Orient fut la première région au monde où les chasseurs/cueilleurs se firent progressivement agriculteurs/éleveurs. L'agriculture est l'une des innovations du néolithique qui a entraîné le plus de changements dans l'organisation des sociétés humaines. Les plaines fertiles devinrent ainsi et assez rapidement les lieux de sédentarisation de nombreux peuples nomades. Les autres grandes avancées qui ont favorisé la sédentarisation des hommes ont été la découverte de la brique et de la chaux (Aurenche, 1992). Ces matériaux de construction ont permis l'édification d'habitations plus grandes, d'abord regroupées en hameaux, puis en villages. L'une des plus anciennes agglomérations connues à ce jour est celle de Jéricho. Les maisons ont été édifiées avec des briques crues, et les peintures murales ornant les murs y ont été datées de 9 000 ans.

L'installation des hommes dans les milieux humides

À la fin de la glaciation de Würm (21 000 ans avant notre ère), le réchauffement du climat ayant entraîné la fonte des glaciers, l'eau s'était accumulée en formant des lacs et des marécages (encadré 3). Les moustiques furent parmi les premiers à coloniser ces innombrables milieux aquatiques. Les anophèles, qui jusque-là piquaient principalement les animaux, pouvaient dès lors se gorger du sang des villageois qui s'installaient dans les plaines humides. Au cours d'une ponte, un anophèle femelle dépose une centaine d'œufs dans les collections d'eau permanentes (rivières, lacs ou fleuves), temporaires (marécages ou flaques) ou saumâtres (lagunes). L'éclosion de l'œuf libère une larve (photo 2) qui, au terme de sa croissance, se nymphose et donne un adulte mâle ou femelle (photo 3). Le paludisme a fait beaucoup de ravages. Même si les communautés paysannes ne pouvaient pas établir de lien entre le moustique et les fièvres meurtrières, elles prirent néanmoins conscience que les eaux des marécages favorisaient l'éclosion de miasmes délétères pour la santé. La pression démographique se faisant de surcroît de plus en plus forte dans les plaines fertiles, les communautés les plus démunies n'eurent pas d'autre choix que de s'installer aux abords des terres

humides infestées de moustiques. S'établit alors une relation plus étroite encore entre l'homme et l'insecte hématophage.

Encadré 3

La fonte des glaciers : de l'eau pour les moustiques

Durant les grandes glaciations du pléistocène, les glaciers ont débordé des massifs montagneux pour noyer les vallées sous plus de 1 000 mètres d'épaisseur de glace. Ils ont modelé le paysage, creusant la roche mère de cuvettes et de surcreusements étalés sur des dizaines, voire des centaines, de kilomètres. Les vallées existaient déjà avant la grande glaciation, mais elles ont été creusées, élargies ; le poids colossal de ces masses de glace sur des espaces aussi restreints a ciselé de grandes marmites. La fonte des glaciers a ensuite libéré des quantités d'eau si importantes que d'immenses lacs se sont créés dans les vallées, en même temps que les eaux de ruissellement ont immergé de vastes bassins. Très vite, ces zones marécageuses sont devenues des lieux propices à la pullulation des moustiques.

Les marais et les tourbières ont donc été colonisés par les communautés pauvres qui n'avaient pas les moyens de s'établir dans les riches plaines alluviales (Pétrequin, 1992). À quelques exceptions près, l'homme évite les milieux humides car ils sont peu propices aux activités agricoles. Les sols sont saturés en eau, souvent acides et pauvres en éléments minéraux (Soltner, 1980). Les tourbières sont des habitats où la biomasse produite s'accumule plus qu'il ne s'en décompose. La matière végétale qui n'est pas dégradée par les micro-organismes aboutit à la formation de strates de tourbe qui peuvent s'accumuler sur 4 à 8 mètres d'épaisseur. Les marais se distinguent des tourbières en ce sens que ces milieux sont dépourvus de véritables sols. Les marais occupent le bord des rivières, des lacs et des estuaires. Contrairement aux tourbières, où la matière organique s'accumule sans se décomposer, celle produite dans les marais est dégradée et même exportée loin de son point d'origine par le mouvement des eaux. Ces deux types de paysages humides sont peuplés de plantes de piètre valeur fourragère. Le bétail qui les consomme est maigre et peu résistant aux maladies. Beaucoup d'insectes pullulent et se nourrissent de plantes, en même temps que les champignons parasitent les racines, les tiges et les feuilles. Bien souvent, les cultures ne donnent pas de grains ni de fruits. L'été, les moustiques émergent des eaux croupissantes pour harceler des hommes déjà taraudés par la faim. Le cycle de la pauvreté, de la famine et de la maladie s'installe durablement dans ces communautés paysannes.

D'autres environnements, d'autres moustiques

L'eau se trouve partout, même dans les milieux les plus arides. Dans les déserts, où l'eau est rare, les hommes se sont de longue date installés dans les oasis, qui concentrent et entretiennent la vie. L'eau permet aux palmiers dattiers de croître et de donner des fruits. Considéré comme « l'anophèle des oasis », *A. sergenti* est présent dans la plupart des pays du Maghreb (Mouchet *et al.*, 2004). Les larves de ce moustique prolifèrent dans les eaux claires et bien oxygénées. Et qui dit « moustiques » dit trop souvent « maladies ». Les oasis, pourtant entourées par des milliers de kilomètres carrés de sable inhospitalier, n'ont pas échappé à la tyrannie du diptère vorace.

En Asie du Sud-Est, c'est la culture du riz qui a rassemblé les premières communautés paysannes. Or, dès le III^e millénaire avant J.-C., les Chinois avaient observé que cette culture favorisait les fièvres récurrentes. Les rizières constituent des surfaces en eau peu profonde, ensoleillées et riches en matière organique. Pour la première fois de leur histoire, les hommes ont permis aux moustiques de proliférer dans des milieux stables créés par eux : des collections d'eau qui n'étaient plus tributaires des saisons ou de la pluviométrie, mais des impératifs liés aux seules exigences de la plante. L'inféodation des moustiques à l'agriculture venait d'être initiée. Somme toute, c'est là le début d'une cohabitation que le temps s'est chargé de renforcer, pour le plus grand malheur de l'humanité.

DÉVELOPPEMENT DES VILLES ET DÉCOUVERTE DE MONDES NOUVEAUX : DE L'ANTIQUITÉ À LA RENAISSANCE

Le monde antique

Durant l'Antiquité, les fièvres rôdent dans les marais, mais les architectes n'eurent souvent pas d'autre choix que d'édifier les villes là où justement l'eau abonde. Les villes devinrent des lieux d'échanges et de passage obligatoires pour

des milliers de femmes et d'hommes originaires des déserts et des deltas. Sous la pression d'une urbanisation pas toujours contrôlée, on assista à la prolifération des puisards, des latrines et des caniveaux propices à l'installation des moustiques. Les citadins se sont vite retrouvés face à deux populations de moustiques : les « moustiques des marais », qui pullulaient dans les milieux naturels situés à l'extérieur de la ville, et les « moustiques urbains », qui vivaient dans les collections d'eau créées par l'homme, à l'intérieur de la cité.

Le médecin grec Hippocrate (460-377 av. J.-C.) a décrit le paludisme comme une fièvre des milieux humides dont les symptômes se manifestaient sous la forme de maux de tête violents, de frissons, par une température corporelle élevée et une rate douloureuse et volumineuse. De nombreuses autres descriptions des fièvres paludiques ont été données par des hommes de science dans des textes anciens. La *malaria* était répandue dans toute la Grèce antique. Homère, Aristote et Hippocrate évoquent ces fièvres comme des maux qui semaient la pauvreté et la désolation. L'urbanisation croissante concentrait toujours plus d'habitants sur des espaces restreints. Dans les cités, la consommation en eau était importante, que ce soit pour la cuisine, la boisson ou les soins corporels ; les rejets finissaient dans la rue pour y stagner dans des trous creusés par l'homme. La ville canalisait le flux et le reflux de populations importantes, l'impact économique de ses marchés attirant les paysans tout en favorisant la sédentarisation des peuples nomades. Dans des endroits aussi densément peuplés, les moustiques purent se nourrir du sang des citadins sans avoir à se déplacer sur de grandes distances. Les moustiques du genre *Culex* affectionnent les collections d'eau sales et riches en matière organique. Les femelles déposent leurs œufs regroupés en nacelles (photo 4) dans les latrines, les puisards et les caniveaux (photo 5). Les larves (photo 6) se nourrissent de la matière organique abondante des gîtes et les moustiques adultes (photo 7) qui en émergent piquent toute la nuit.

Pour *Culex*, il n'existe décidément pas de milieu qui lui soit plus approprié que les villes. Les gîtes larvaires des *Culex* sont aussi nombreux qu'hétéroclites et, partout dans la cité, les eaux polluées grouillent de larves. Ainsi, les égouts de Rome furent construits pour améliorer l'hygiène au quotidien, mais aussi pour assécher les bas-fonds marécageux qui se trouvaient dans l'enceinte même de la cité (Mouchet *et al.*, 2004). La *Cloaca Maxima*, voulue par Tarquin l'Ancien et

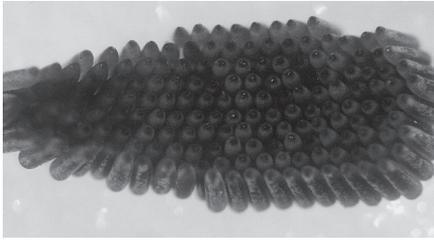


Photo 4
Œufs de *Culex p. quinquefasciatus*
regroupés en nacelle.



Photo 5
Les caniveaux souvent défoncés
par manque d'entretien forment des gîtes
où pullule *Culex p. quinquefasciatus*
(Bobo-Dioulasso, Burkina Faso).

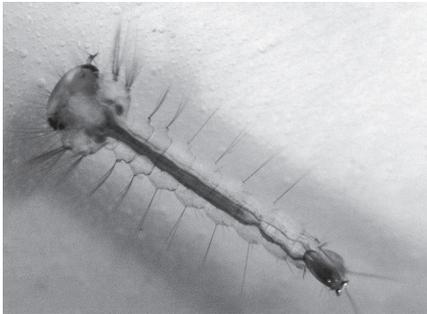


Photo 6
Larve de *Culex p. quinquefasciatus*.



Photo 7
Adultes femelles de *Culex p. quinquefasciatus*.

© IRD/M. Dukhan

édifiée durant les VII^e et VI^e siècles avant J.-C., fut le plus grand égout jamais construit par Rome. L'assèchement des vallons était devenu une priorité, tant la population de Rome augmentait. Au début, l'égout n'était qu'un large canal à ciel ouvert dont la fonction était d'évacuer les eaux dormantes et une partie des eaux usées de la ville. Les travaux successifs qui se sont échelonnés sur plusieurs siècles l'ont transformé en un égout souterrain. Une partie considérable de cet ouvrage exceptionnel subsiste encore de nos jours, après plus de 2 500 ans d'existence.

L'impact des grandes découvertes

C'est dans les cités comme Rome et dans beaucoup d'autres villes disséminées sur la planète que sont nés les grands courants de la pensée humaine. Au fil des siècles, les universités se firent les creusets de pensées nouvelles, surtout dans les domaines des sciences techniques, physiques et biologiques. À l'époque de la Renaissance (1602), le savant italien Ulisse Aldrovandi dans son ouvrage intitulé *De Animalibus Insectis libri septem, cum singulorum iconibus and vivum expressis* représenta dans un chapitre dénommé « *de Culicibus* », une esquisse d'un moustique qu'il baptisa « *Culex communis* ». Ce texte, dont une copie est conservée à la bibliothèque universitaire de Cambridge, est considéré comme le travail de recherche le plus ancien sur les moustiques (Christophers, 1960).

La conquête du Nouveau Monde commence véritablement avec le débarquement de Christophe Colomb sur l'île de San Salvador, le 12 octobre 1492. En Amérique du Sud, la forêt amazonienne, immense et inexplorée, s'est révélée rapidement être un important réservoir de maladies. Les colons espagnols, conscients de l'insalubrité des plaines et des forêts pluviales, construisirent leurs villes en altitude, loin des zones marécageuses infestées de moustiques. Pour traiter les fièvres, la pharmacopée européenne adopta rapidement le quinquina, fébrifuge et seul antipaludéen connu à l'époque (encadré 4). Les bateaux qui transportaient les esclaves depuis l'Afrique sur le sol américain introduisirent aussi, sans le savoir, le moustique vecteur d'une autre maladie mortelle pour l'homme : la fièvre jaune. Le foyer naturel de la fièvre jaune, qui se localise le plus souvent dans les forêts d'Afrique, se maintient dans un perpétuel échange du virus entre les moustiques du genre *Aedes* et les singes.

Le moustique cumule les rôles de vecteur et de réservoir du virus, alors que le singe joue le rôle d'amplificateur du virus (Cordellier *et al.*, 1977). Les œufs des *Aedes* (photo 8) ont la particularité de résister à la dessiccation, ce qui rend possible leur transport durant de longues périodes et sur des grandes distances, même à une époque où les liaisons entre l'Afrique et les Amériques prenaient plusieurs mois en bateau. Les réserves en eau potable stockées dans les cales des navires servaient de refuge aux larves de moustiques (photo 9). Les adultes femelles (photo 10) prenaient leur repas de sang

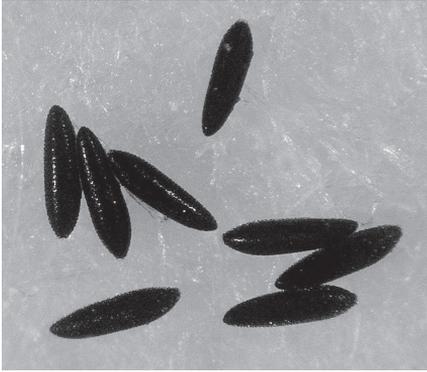


Photo 8
Œufs d'*Aedes aegypti*.

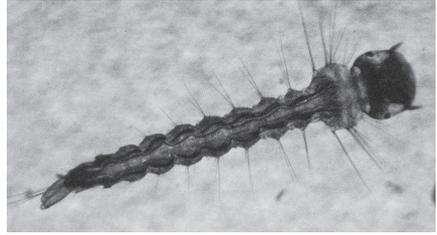


Photo 9
Larve d'*Aedes aegypti*.



© IRD/N. Rahola

© IRD/N. Rahola

Photo 10
Adulte femelle d'*Aedes aegypti*.

sur l'équipage des bateaux, et pouvaient de la sorte entretenir leur cycle biologique durant la longue traversée des océans. Le vecteur et le virus de la fièvre jaune ont ainsi été introduits dans le Nouveau Monde au temps de la marine à voile. Contrairement à l'Afrique, où les singes résistent à la maladie, ceux d'Amérique centrale et du Sud succombent au virus. Les épidémies peuvent de la sorte être dépitées.

Encadré 4 Les premiers antipaludéens

De la famille des Rubiacées, le quinquina (*Cinchona officinalis*) est un arbrisseau tropical qui pousse entre 1 200 et 3 200 m d'altitude dans la cordillère des Andes du Pérou. C'est dans ce pays que les Incas ont découvert les propriétés fébrifuges de la plante. Son écorce, couleur de cannelle, doit sa dénomination à la femme du Vice-Roi du Pérou, la comtesse d'El Chinchon, qui aurait bu la décoction de cette plante et guéri de ses fièvres. Reconnaisante, elle préconisa l'introduction de cette drogue en Espagne, où cette dernière prit le nom de « poudre de la comtesse ». Commercialisée par les Jésuites, elle devint ensuite la « poudre des Jésuites ». Lors d'un voyage en Équateur en 1735, Joseph de Jussieu décrit l'arbre, en ramena des échantillons et c'est Carl von Linné qui lui donnera plus tard le nom de *Cinchona*, en souvenir de la comtesse.

LES POLLUTIONS URBAINES PROFITENT AUX MOUSTIQUES

Trois milliards, c'est le nombre de personnes qui vivent aujourd'hui dans les villes. Cette population est estimée à cinq milliards en 2030, soit près de 62 % de la population mondiale. Le phénomène le plus spectaculaire de la fin du XX^e siècle a été l'émergence des villes géantes abritant plus de dix millions d'habitants. Devant le gigantisme de telles cités, les termes de villes ou de mégapoles ne suffisent plus, on parle alors d'hypervilles ou de métapoles.

En Europe, c'est à partir des années 1950 que les villes ont commencé à absorber un nombre croissant de résidents venus de la campagne. Le même exode rural s'observe aujourd'hui dans les pays émergents. Que ce soit en Afrique, en Asie ou en Amérique du Sud, les migrants espèrent trouver dans les villes du travail, un logement et de la nourriture. Les villes industrielles s'entourent de vastes cités-dortoirs où s'entassent des centaines de milliers, voire des millions, de travailleurs. La majorité des logements qui surgissent dans ces espaces sortent souvent des cadres réglementaires. Même dans les pays industrialisés, où la législation paraît plus stricte dans ce domaine, il n'est pas rare de rencontrer des zones résidentielles situées dans des bas-fonds pouvant à tout moment être immergées par les eaux.

Dans la plupart des pays émergents, la cité se développe sous la forme de banlieues dépourvues de structures sanitaires. Les bidonvilles se créent dans des zones inondables ou sur les pentes raides et glissantes des reliefs, à proximité des axes ferroviaires, des ports et des zones industrielles. Les densités de population sont très élevées, proches de l'asphyxie. L'insalubrité est en partie due à l'accumulation des déchets, au manque d'hygiène, à la pollution des eaux de surface et des nappes phréatiques ainsi qu'à l'absence de traitement des eaux usées. Pour éliminer leurs effluents domestiques, les habitants de ces quartiers pauvres n'ont donc pas d'autre moyen que de creuser des puisards aux abords immédiats des rues et des ruelles.

Si les femelles du complexe *C. pipiens* (*C. pipiens pipiens* et *C. pipiens quinquefasciatus*) (encadré 5) sont attirées par les eaux polluées des puisards, elles pondent également dans les latrines, dans les zones d'affaissement des caniveaux ainsi que dans une multitude d'autres gîtes souillés par les effluents urbains. Emilio August Goeldi fut le premier entomologiste à observer, en 1905, que les eaux putrides attiraient les femelles gravides de *Culex*. Dans les villes africaines, il n'est pas rare de dénombrer dans un seul puisard plusieurs milliers de larves et de nymphes de ce moustique (Darriet *et al.*, 1987). D'ailleurs, plus une zone

Encadré 5 Le complexe *Culex pipiens*

Le complexe *C. pipiens* se départage en *C. pipiens pipiens*, appellation utilisée pour les moustiques de ce complexe qui peuplent les zones tempérées, et *C. pipiens quinquefasciatus*, utilisée pour les moustiques de ce même complexe vivant dans les régions tropicales. Deux noms différents pour deux horizons géographiques distincts, la taxonomie était apparemment simple, il suffisait de savoir où le moustique avait été capturé pour lui apposer un nom précis. Les choses se sont singulièrement compliquées avec l'avènement de la biologie moléculaire et les techniques de biochimie qui ont permis de décortiquer plus finement le génome du moustique. Une étude menée sur deux populations du complexe *C. pipiens*, l'une étant originaire de Californie et l'autre d'Afrique du Sud, a montré que *C. p. pipiens* et *C. p. quinquefasciatus* étaient génétiquement très proches en Californie et appartenaient donc à la même espèce mais que, en Afrique du Sud, ces deux moustiques étaient génétiquement distincts et ne pouvaient donc pas être rattachés à la même espèce (Cornel *et al.*, 2003). Cette étude nous enseigne que le phénomène de spéciation chez le complexe *C. pipiens* est achevé dans certaines régions du monde alors que, dans d'autres endroits, la spéciation est en cours de réalisation.

urbaine est dense, plus elle totalise sur son aire un nombre important de plans d'eau pollués et donc de gîtes potentiels ou productifs à *C. p. quinquefasciatus*. On peut même considérer ce moustique comme un marqueur écologique susceptible de quantifier le degré d'urbanisation d'une localité (Darriet *et al.*, 1986). Lors d'une enquête réalisée en 1985 dans le centre-ville de Bobo Dioulasso (sud-ouest du Burkina Faso), il a été dénombré de 50 à 70 piqûres de *C. p. quinquefasciatus* par homme et par nuit. Dans ces mêmes quartiers du centre-ville, l'agressivité d'*A. gambiae* se chiffrait à moins d'une piqûre par homme et par nuit. Dans les quartiers péri-urbains où l'habitat est plus clairsemé mais aussi plus proche de la savane environnante, le nombre de piqûres par homme et par nuit s'était élevé à 12 pour *C. p. quinquefasciatus* et à 7 pour *A. gambiae* (Robert *et al.*, 1986).

C. p. quinquefasciatus est un moustique qui s'est adapté à l'environnement urbain, alors qu'*A. gambiae* colonise préférentiellement les milieux péri-urbains et ruraux. Or les villes ne sont pas toutes identiques, et il arrive qu'*A. gambiae* se développe à l'intérieur de certaines d'entre elles. La cause en revient, en partie, au mauvais entretien du réseau d'eau urbain dont les conséquences immédiates se traduisent par l'apparition d'une myriade de flaques dans les rues. À Maroua, capitale de l'extrême-nord du Cameroun, nous avons échantillonné ces flaques et nous y avons découvert des densités parfois très élevées en larves d'*A. gambiae*. De plus, comme Maroua se trouve bâtie sur les berges d'une rivière au lit sableux (Mayo Kaliao), la résurgence des eaux à la surface du sol forme partout dans la ville des gîtes larvaires que *C. p. quinquefasciatus* et *A. gambiae* se partagent selon le degré de pollution. Le grand nombre de puisards, latrines et caniveaux qui parsèment la ville, combiné à la multiplicité des flaques plus claires, favorise la pullulation des deux moustiques. Des captures réalisées pendant la saison des pluies de 1991 (de juin à septembre) ont montré qu'un seul homme pouvait accuser, chaque nuit, de 170 à 300 piqûres de *C. p. quinquefasciatus* et de 1 à 18 piqûres d'*A. gambiae* (Darriet, 1998). Depuis une quinzaine d'années, *A. gambiae* colonise les plans d'eau pollués qui, d'habitude, constituent les gîtes de prédilection de *C. p. quinquefasciatus*. À Mayotte (océan Indien), il nous a été donné de voir des larves d'*A. gambiae* vivant dans les eaux sales d'une décharge à ciel ouvert. Les larves d'anophèles sont réputées fragiles et vulnérables à la pollution, ce qui en fait d'ailleurs des moustiques difficiles à élever en insectarium. De voir ainsi une population d'anophèles s'adapter à de tels environnements

pollués a de quoi soulever certaines questions et susciter quelques inquiétudes. *A. gambiae* serait-il en passe de devenir, comme *C. p. quinquefasciatus*, un insecte urbain, inféodé à l'environnement humain ?

Ae. aegypti et *Ae. albopictus* colonisent eux aussi les milieux urbains en se faisant les vecteurs de deux virus : celui de la dengue et celui du chikungunya. La dengue est considérée comme l'arbovirose la plus importante au monde, car elle sévit généralement dans la plupart des pays situés entre les tropiques du Cancer et du Capricorne. Le chikungunya, qui jusqu'à très récemment était présent en Asie et en Afrique seulement, a vu son aire d'endémicité s'étendre à toute la planète. Les *Aedes* urbains pondent leurs œufs dans des collections d'eau de

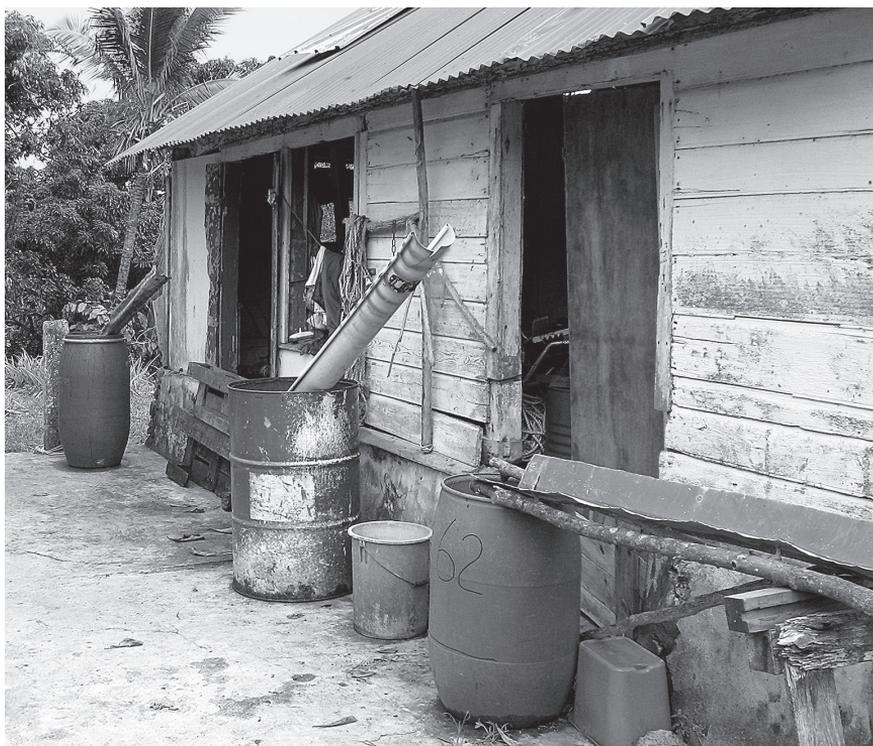


Photo 11

Fûts en plastique de 200 litres placés sous les gouttières des maisons pour récupérer l'eau de pluie (Martinique). Ces gîtes larvaires domestiques sont très productifs en *Aedes aegypti*.

petites et de moyennes tailles disséminées un peu partout dans les villes et les zones résidentielles. Les femelles déposent leurs œufs dans les jarres, les fûts (photo 11), les citernes, les abreuvoirs, les vases, les soucoupes placées sous les pots de fleurs, dans les boîtes de conserve, les pneus, les noix de coco évidées, les épaves de voiture, les carcasses d'appareils électroménagers... Tous ces gîtes larvaires ont une origine identique : ce sont des produits de l'activité humaine.

Alors que ces collections d'eau semblent faciles à détruire, elles persistent pourtant en nombre incalculable dans la plupart des villes et des villages. Rappelons qu'à l'époque coloniale, où les méthodes de lutte contre les moustiques étaient plus coercitives, la présence de telles collections d'eau dans les espaces privés était punie d'une amende assez élevée pour être dissuasive. À ces collections d'eau artificielles s'ajoutent les gîtes naturels constitués par les trous dans les arbres, les bambous cassés et les creux des rochers (photo 12). En plus des villes, *Ae. albopictus*



Photo 12

Trou de rocher localisé dans une ravine de l'île de la Réunion.

Cette petite collection d'eau est propice au développement larvaire d'*Aedes albopictus*.

affectionne les environnements humides et ombragés des ravines. Dans les îles volcaniques aux reliefs abrupts, la poussée démographique, qui part du littoral vers l'intérieur des terres, incite les citadins à construire leur maison à proximité de ces ravines. Forêts et bambouseraies d'un côté, quartiers qui ne cessent de croître de l'autre : le mariage est idéal pour maintenir et même favoriser la pululation d'*Ae. albopictus*. Contrairement à *Ae. aegypti*, qui est devenu avec le temps une espèce strictement urbaine et domestique, *Ae. albopictus* se développe dans les villes mais aussi dans les environnements naturels (ravines, bambouseraies, forêts...), ce qui le protège efficacement des campagnes de démoustication.

LA MODIFICATION DES AIRES DE DISTRIBUTION DES MOUSTIQUES SOUS L'EFFET DU RÉCHAUFFEMENT CLIMATIQUE

Le climat de la Terre a subi bien des modifications au cours des ères géologiques, toutes d'origine naturelle (encadré 6). Depuis quelques décennies cependant, c'est l'homme qui modifie la biosphère. La faute en revient aux gaz à effet de serre qui ne cessent de s'accumuler dans l'air. Depuis 1750, les concentrations atmosphériques en dioxyde de carbone (CO₂), en méthane (CH₄) et en oxyde nitreux (N₂O) n'ont cessé de croître ; elles sont aujourd'hui supérieures aux valeurs historiques enregistrées sur des millénaires. Alors que le CO₂ provient essentiellement de la combustion des énergies fossiles (charbon et pétrole), le CH₄ et le N₂O sont des sous-produits de l'agriculture.

Le réchauffement du climat se traduit à l'échelle du globe par une hausse des températures moyennes de l'atmosphère et des océans, ce qui provoque une fonte massive des glaciers et des banquises polaires. Avec la seule fonte des calottes polaires, le niveau des mers et des océans s'élève de 3,3 mm/an depuis 1993 (Giec, 2007). Le réchauffement global de la biosphère se traduit aussi par un processus d'évaporation plus intense des océans, des mers et des lacs, qui au final entraîne des périodes de sécheresse d'un côté de la planète tandis que de l'autre, des pluies diluviennes accompagnées de phénomènes météorologiques d'une rare intensité balayent tout sur leur passage.

Encadré 6
Deux exemples de bouleversements climatiques majeurs

Il y a 4,5 milliards d'années, les mers et les océans n'existaient pas encore. L'écorce terrestre en cours de solidification était chaude et l'atmosphère se composait essentiellement de méthane et d'ammoniac. Les mers primitives sont apparues dès que le socle terrestre a commencé à se refroidir. La vie a mis un milliard d'années avant d'apparaître, sous la forme d'archéobactéries et de cyanobactéries (algues bleues), ces dernières détenant le pouvoir – de par le processus de la photosynthèse – de consommer le gaz carbonique présent dans l'air et d'en rejeter l'oxygène. Sur le long terme, l'activité des cyanobactéries a modifié l'atmosphère de la Terre. La mer universelle s'est mise à emmagasiner des quantités phénoménales d'oxygène, jusqu'à saturation. Lorsque les eaux ne purent plus retenir le gaz, celui-ci se répandit dans l'atmosphère sous sa forme dioxygène (O_2). Les atomes d'oxygène libres s'allièrent aux molécules de dioxygène pour former un nouveau composé : l'ozone (O_3) qui alla prendre place dans les hautes couches de l'atmosphère. L'ozone possède la propriété d'absorber les radiations ultraviolettes du soleil, ce qui a permis à la vie de s'étendre sur les terres émergées. L'oxygène fut donc à l'origine du premier grand bouleversement qui fit évoluer le climat de notre planète. Grâce à lui, les végétaux ont pu couvrir l'immense Pangée et fabriquer toujours plus de matières carbonées qui, en se fossilisant, ont créé les gisements de houille et de pétrole. Quatre cents millions d'années plus tard, la consommation de ces dépôts fossiles par l'homme a libéré brutalement dans l'atmosphère ce que la nature avait stocké durant des centaines de millions d'années. Un relâchement massif et brutal de CO_2 dans l'air provoque le réchauffement climatique que nous connaissons tous aujourd'hui.

Il y a 65 millions d'années, un autre changement de climat fut à l'origine d'une des plus spectaculaires extinctions du règne vivant. Au large des côtes du Mexique, la chute d'une météorite de dix kilomètres de diamètre a creusé un cratère immense, le choc de l'explosion projetant dans l'air des milliards de tonnes de roche pulvérisée. La poussière dégagee par l'écrasement du corps céleste a assombri le ciel durant une longue période, ce qui a provoqué une baisse brutale des températures qui a décimé une grande partie de la végétation. Les dinosaures se sont éteints, mais les mammifères, jusqu'alors restés dans l'ombre des grands sauriens, ont pris un essor fulgurant.

Modification des aires de répartition des moustiques

La zone boréale est certainement l'une des régions du globe qui accusera le plus de changements aux cours des prochaines décennies. Nos enfants connaîtront un paysage très différent de celui qui existe aujourd'hui. Ils seront confrontés à des

pathologies nouvelles qui, par le passé, ne se localisaient que dans les régions tropicales. Le réchauffement climatique modifie en effet les aires de répartition des moustiques. L'accroissement de la température et de la pluviométrie augmente leur fécondité, leur taux de survie ainsi que la fréquence des repas sanguins, donc, sub-séquentement, l'intensité avec laquelle ils transmettent les pathogènes. Dans certaines zones tempérées, les conditions de températures et d'humidité peuvent pendant l'été se faire aussi favorables pour les moustiques que sous les tropiques (De La Rocque et Rioux, 2008). Nombreux sont les entomologistes et les épidémiologistes qui craignent que le paludisme ne réapparaisse dans les pays riverains de la mer Méditerranée. Il persiste en Corse un risque majeur de réintroduction de *Plasmodium falciparum*, du fait de l'adaptation sur l'île d'*Anopheles labranchiae*, originaire du nord de l'Afrique et vecteur de la forme la plus grave du paludisme (Mouchet *et al.*, 2004). Il en est de même pour le moustique *Aedes albopictus*, vecteur du virus du chikungunya et dont la distribution s'est étendue à d'autres régions que celles où il proliférait initialement. Originaire des forêts humides du Sud-Est asiatique (Smith, 1956), *Ae. albopictus* a été découvert en Amérique du Nord en 1972 puis en Europe, d'abord en Albanie en 1979 puis en Italie en 1990, en France en 1999, en Belgique en 2000, en Espagne et en Suisse en 2003, en Croatie et en Grèce en 2004 et aux Pays-Bas et en Slovénie en 2005. Cette colonisation rapide des espaces tempérés par *Ae. albopictus* s'explique par le fait que les femelles pondent des œufs qui résistent au froid et entrent en diapause durant l'hiver (Thomas *et al.*, 2012). La diapause est une période de vie ralentie, génétiquement déterminée, qui permet à un organisme vivant de ne pas subir les éléments défavorables à sa survie. L'éclosion des œufs ne s'opère ainsi qu'au printemps suivant, lorsque les températures se font de nouveau plus clémentes.

Les effets des transports et des voyages

Notre monde vit désormais de plus en plus vite tout en consommant toujours plus d'énergie. La rapidité des voyages aériens permet à une épidémie de se répandre dans le monde entier en quelques semaines seulement. Bien que traités avec des insecticides, les avions transportent encore trop souvent des moustiques vecteurs d'arboviroses ou de paludisme dans des régions qui en sont totalement exemptes (Gratz *et al.*, 2000). Les œufs des *Aedes* résistent pendant des mois à l'absence d'eau, mais il suffit qu'une collection d'eau se forme à l'intérieur d'un

réceptif où ils se trouvent pour que celui-ci devienne un site de développement du moustique. La colonisation des Amériques par *Ae. aegypti* à partir de ses forêts natales d'Afrique s'est faite par l'intermédiaire des navires à voiles qui sillonnaient l'océan Atlantique. L'avènement des bateaux à vapeur a considérablement raccourci la durée des voyages. *A. gambiae*, vecteur du paludisme en Afrique, a pu de la sorte survivre aux traversées et débarquer sur les îles de l'océan Indien et, plus loin encore, sur les rivages lointains d'Amérique du Sud. Le voyage doit être rapide, moins d'une semaine, car contrairement aux œufs des *Aedes*, ceux des anophèles ne résistent pas à l'absence d'eau. De plus, les collections d'eau présentes à l'intérieur des bateaux ne représentent pas un milieu adéquat au développement de leurs larves. Ce doit être les mêmes anophèles adultes qui embarquent, qui voyagent et qui débarquent une fois le bateau arrivé à destination (Mouchet *et al.*, 1995). *A. gambiae* s.l. a envahi par cette voie le nord-est du Brésil en 1930 et a été à l'origine d'une épidémie meurtrière de paludisme (Soper et Wilson, 1943). *Ae. albopictus* a quant à lui colonisé tous les continents. Il semble que ce moustique ait été disséminé par les Indonésiens depuis le Sud-Est asiatique jusqu'à Madagascar et aux îles voisines (Julvez et Mouchet, 1994). Plus récemment, le commerce international des pneus entre l'Asie, les États-Unis et l'Europe a joué un rôle prépondérant dans sa dissémination. L'autre moyen efficace de sa dispersion est le transport des adultes ailés par les voies terrestres. Dans les régions où le moustique pullule, les adultes femelles à la recherche d'un repas sanguin entrent dans les véhicules pour en ressortir lorsque ces derniers sont de nouveau à l'arrêt. Si les moustiques trouvent des gîtes larvaires favorables à leur survie dans de nouvelles zones, ils les colonisent et s'installent dans des régions qui, jusque-là, en étaient indemnes. *Ae. albopictus* est désormais présent en Europe, sur le continent américain (des États-Unis jusqu'en Argentine), en Afrique, et sur de nombreuses îles de l'océan Indien et de l'océan Pacifique (Hawaï, Salomon, Fidji, Australie...).

LA DÉFORESTATION FAVORISE LA PROLIFÉRATION DES MOUSTIQUES

Partout sur la planète, les forêts denses couvrent les sols où le régime pluvial et les températures demeurent constants toute l'année. L'exploitation des forêts tropicales

n'a véritablement débuté qu'à la fin du XIX^e siècle avec l'intensification des transports maritimes. Aujourd'hui, près des deux tiers des forêts primaires ont disparu d'Afrique de l'Ouest. Si les massifs forestiers du Gabon et du Cameroun ont à ce jour été relativement épargnés, la Côte d'Ivoire et le Nigeria accusent à eux seuls 45 % de la déforestation de cette partie de l'Afrique (Martin-Ferrari, 1991). Les forêts tropicales ont été conquises aussi pour des raisons agricoles. La pression démographique chassant les plus pauvres des villes et des campagnes, des familles entières sont venues défricher les abords des forêts pour y planter de quoi se nourrir. Or, une fois les arbres abattus, les pluies tropicales ravinent le sol et mettent à nu la roche mère dure et inculte (encadré 7). Les parcelles défrichées sont cultivées jusqu'à épuisement des sols, puis abandonnées après quelques années d'exploitation. Une végétation nouvelle s'y installe alors, une forêt secondaire beaucoup moins dense et plus pauvre que les forêts originelles.

Encadré 7
De la forêt dense à la savane

La disparition des forêts tropicales humides, hauts lieux de la biodiversité terrestre, laisse la place à des espaces souvent vides et stériles. Une fois les arbres abattus, le sol devient vulnérable au ruissellement des pluies, la forêt ne jouant plus le rôle vital de barrière/éponge nécessaire au maintien de la couche arable. Après une forte pluie, un mètre carré de mousse contient cinq litres d'eau : dans une forêt d'une superficie de 10 000 hectares, la mousse peut ainsi retenir jusqu'à 500 000 m³ d'eau (Dorst, 1965). Les eaux dévalent les sols des forêts dégradées en emportant dans leurs flots l'argile, l'humus ainsi que les matières minérales indispensables à la croissance des plantes. Année après année de lessivage répété, la roche mère se retrouve mise à nue en formant un bouclier impropre à l'agriculture et à la régénération des forêts. La cuirasse qui surgit sous le manteau forestier entraîne la formation de structures végétales xérophiles, plus sensibles au feu de brousse et qui, à la longue, aboutissent à la formation d'une savane sèche.

Dans les pays tempérés, les espaces agricoles étant depuis longtemps délimités, on a délibérément choisi de mettre en place une agriculture intensive. Sous les tropiques, les paysans disposaient d'espaces immenses, souvent inhabités, ce qui a permis aux communautés villageoises de mener dès le départ une agriculture extensive. Le cours des choses a quelque peu changé aujourd'hui, en ce sens que ce sont les intérêts économiques qui dominent le monde. Les forêts denses ne sont plus défrichées à coups de machette, elles succombent sous l'assaut de

machines puissantes qui labourent, déchiquettent les arbres et lacèrent le sol. Un exemple parmi les plus scandaleux est celui de la destruction massive des forêts denses de Bornéo pour y planter des milliers d'hectares de palmiers à huile. Un drame similaire se joue dans l'immensité amazonienne. L'Amazonie représente à elle seule 60 % de la surface totale des forêts. Sa faune et sa flore jouent un rôle écologique important, les arbres surtout qui transforment le gaz carbonique en oxygène. Leur rôle est vital à l'échelle planétaire, or, depuis trois à quatre décennies, l'état de santé du « poumon de la planète » est très préoccupant.

La déforestation favorise la pullulation de nombreuses espèces de moustiques. Au Brésil, le maintien du virus de la fièvre jaune a toujours été associé à l'abattage des arbres. Le déboisement facilite en effet le développement de nombreux insectes héliophiles, dont certains sont de redoutables vecteurs de pathogènes. En forêt, il est maintenant admis que l'activité des hommes favorise l'installation d'*A. gambiae*, vecteur majeur du paludisme en Afrique. Ainsi, dans la région forestière du Cameroun, *A. gambiae* se trouve désormais partout où des hommes sont installés, alors que plus loin, dans la forêt restée vierge, ce moustique n'arrive pas à s'implanter (Mouchet et Gariou, 1961). Qui dit villages dit aussi stockage des eaux de boisson et élimination des eaux usées. *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus* colonisent les eaux claires des jarres et des citernes, alors que *C. p. quinquefasciatus* préfère s'installer dans les eaux chargées en matière organique. À l'intérieur des habitations bâties dans les clairières, la température est toujours supérieure à celle des maisons qui sont construites en forêt, ce qui a pour effet de raccourcir la durée des cycles gonotrophiques des femelles de moustiques et d'augmenter leur fécondité (Afrane *et al.*, 2005 ; 2006). Ces répercussions jouent directement sur les densités agressives mais aussi sur les taux de survie des moustiques. Un coup du sort ironique, quand on sait que l'humanité a toujours tout mis en œuvre pour mettre le plus d'espace possible entre elle et son vieil ennemi.

L'IMPACT DE L'AGRICULTURE URBAINE EN SANTÉ PUBLIQUE

Nombreux sont les pays du Sud à l'intérieur desquels l'agriculture urbaine s'est développée. Les villes qui exploitent leurs vallons pour y installer des rizières et des cultures maraîchères sont de plus en plus nombreuses, crise économique et

besoins alimentaires obligent. Le citoyen n'hésite plus à retrousser ses manches pour se convertir en agriculteur occasionnel et cultiver du riz et des légumes pour nourrir sa femme et ses enfants ! Lorsque les cultures s'installent sur des terrains pauvres en eau de surface, les petits exploitants puisent l'eau d'arrosage dans les canaux à ciel ouvert qui drainent les eaux de pluie et/ou les eaux usées de la ville. Les rejets urbains constituent une source d'approvisionnement inépuisable et gratuite en eau d'arrosage. Si la récupération de ces eaux claires ou polluées apporte une fumure organique et minérale évidente à la plante, il existe en revanche sur le plan sanitaire un danger de contamination des fruits et des légumes par des parasites pathogènes comme les amibes, les anguillules, les némathelminthes, les virus et les bactéries.

Le riz constitue l'aliment de base de milliards de personnes, mais le cours de cette céréale ne cesse de grimper sur les marchés internationaux. L'intérêt est grand pour ceux qui possèdent un lopin de terre de cultiver du riz pluvial ou irrigué à l'intérieur ou à la périphérie de la ville. L'environnement urbain, on l'a vu, est propice à la pullulation de *C. p. quinquefasciatus* mais reste, la plupart du temps, défavorable au développement d'*A. gambiae*. C'est durant la saison sèche que les densités agressives de *C. p. quinquefasciatus* sont les plus élevées. Le vecteur *A. gambiae* quant à lui apparaît dès les premières pluies, ses larves se développant dans une multitude de collections d'eau allant des flaques d'eau boueuse aux casiers rizicoles. Dans les systèmes agraires où l'eau n'est ni captée, ni régulée par un système d'irrigation, elle se fait rare en saison sèche ; la plupart des cours d'eau et des mares sont par ailleurs complètement asséchés durant cette période. À l'inverse, dans les vallons qui bénéficient d'un système d'irrigation, l'eau coule toute l'année et crée des situations écologiques nouvelles qui permettent cette fois, une prolifération des anophèles. À Bouaké, ville du centre de la Côte d'Ivoire où sévit un paludisme holoendémique (avec transmission intense toute l'année), chaque habitant reçoit entre 40 et 150 piqûres d'anophèles infectés par an, principalement en raison de la transformation des nombreux bas-fonds de la ville en rizières (Dossou-Yovo *et al.*, 1998).

Il va de soi que cette mutation des espaces urbains favorise l'installation des anophèles à l'intérieur des villes et qu'il est à craindre, à plus ou moins long terme, que ce vecteur jusque-là cantonné à la « brousse » et aux zones rurales ne devienne, tout comme le sont déjà *C. p. quinquefasciatus*, *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus*, un moustique inféodé aux villes et à leurs milliards d'habitants.

LES TRANSFORMATIONS ENVIRONNEMENTALES ENGENDRÉES PAR L'AGRICULTURE INTENSIVE

Les effets du remembrement sur la biodiversité

Jusque dans les années 1950, les fermes exploitaient des champs et des prairies délimités par des murs en pierre ou des haies composées d'arbres et d'arbustes divers. Le bocage qui résulte de ce parcellement des surfaces agricoles par un maillage complexe de haies a dominé durant des siècles de nombreux paysages en Europe. Le bocage est apparu en Europe principalement durant le Moyen Âge, les haies ayant été plantées pour séparer les espaces d'élevage des espaces cultivés. Les effets bénéfiques des haies et des talus sur la biodiversité des paysages agricoles ne sont plus à discuter. Situées en travers des pentes des reliefs, les haies limitent l'érosion des sols tout en régulant la déperdition des éléments chimiques du sol. Dans les années 1960, les ingénieurs décidèrent de détruire les haies, les talus et les murets pour rassembler les parcelles en des champs beaucoup plus vastes. Cette uniformisation des terres agricoles, appelée remembrement, fut présentée comme une opération d'aménagement du foncier rural visant, outre l'augmentation de la taille des parcelles, à mieux configurer ces dernières par rapport aux bâtiments de ferme. Les premières régions de France à être ainsi remembrées furent celles dont le relief était le moins accentué, comme le nord et l'ouest de la France. Avec le regroupement des parcelles, les talus et les haies ont été supprimés, et les mares et les étangs comblés. La destruction systématique de tous ces environnements naturels a engendré une chute drastique de la biodiversité. Afin d'accroître le rendement des cultures, la consommation d'engrais chimiques (NPK) et de pesticides s'est fortement accrue. Après plusieurs décennies d'un tel régime, les terres se sont appauvries, en même temps que les eaux de pluie, ne trouvant plus les obstacles naturels que constituaient les haies et les talus, ont emporté dans leur ruissellement les couches de terre arable indispensables à la croissance des plantes. Conséquence directe de ce profond déséquilibre, la faune prédatrice des insectes a été la première à en pâtir. Les insectes nuisibles n'ont donc plus été régulés et les agriculteurs ont dû consommer encore plus d'insecticides pour éviter les pullulations.

Ces insecticides et ces engrais – nous allons le découvrir dans le chapitre suivant – jouent un rôle extrêmement important dans la fonction de pullulation des moustiques.

Impact de l'extension des surfaces rizicoles

Sous les climats chauds et humides, la culture du riz pluvial a de même pratiquement disparu au profit de rizières s'étendant sur de vastes surfaces (photo 13). La rizière est un milieu favorable à la pullulation des anophèles. En Afrique de l'Est, le repiquage du riz conditionne l'apparition d'*A. gambiae* puis d'*A. funestus* aux stades montaison et épiaison de la culture. En Afrique de l'Ouest, seul *A. gambiae* est présent dans les rizières. En Chine, c'est *Anopheles siniensis* qui est associé aux rizières, en Malaisie l'espèce *Anopheles aconitus*, en France et en Turquie *Anopheles hyrcanus*, et en Espagne et au Portugal, *Anopheles artroparvus*.



Photo 13
Rizières dans la vallée du Kou, au Burkina Faso. Les femmes repiquent les jeunes plants de riz, à la main, dans les parcelles inondées.

Pour évaluer l'impact d'une surface rizicole sur le seul plan de la productivité anophélienne, nous avons mené dans la vallée du M'bé en Côte d'Ivoire des séances de captures visant à mesurer les densités d'*A. gambiae* et d'*A. funestus* en fonction des cycles de la culture. L'eau qui alimentait la rizière provenait d'une retenue collinaire construite en amont de la vallée et dont le débit était régulé afin de pouvoir effectuer deux récoltes par an. Les captures ont montré que les densités en *A. gambiae* chutaient durant les mois de janvier et de juillet, chutes de densité consécutives à l'assèchement des casiers en décembre et en juin pour la récolte du riz (fig. 2). Après la moisson, les parcelles étant de nouveau immergées, les populations d'*A. gambiae* se réinstallaient rapidement, ce qui explique les deux pics de forte densité observés entre les deux récoltes. Dans un tel contexte de gestion de l'eau, *A. gambiae* se trouve inféodé à la culture du riz, et ses densités larvaires et imaginales demeurent étroitement associées à la mise en eau et à l'assèchement des casiers rizicoles. Pour *A. funestus*, le premier pic de densité apparaît d'octobre à décembre, et le deuxième, bien que moindre, de mars à mai ; ce qui correspond à la montaison et à l'épiaison de la graminée. Durant ces stades de la culture, les plants de riz sont porteurs de feuilles qui projettent beaucoup d'ombre sur les gîtes. En Afrique de l'Ouest, les casiers rizicoles ne permettent pas le développement d'*A. funestus*, les larves de ce moustique préférant les canaux d'irrigation envahis par les herbes ainsi que les mares et les étangs qui parsèment la savane environnante.

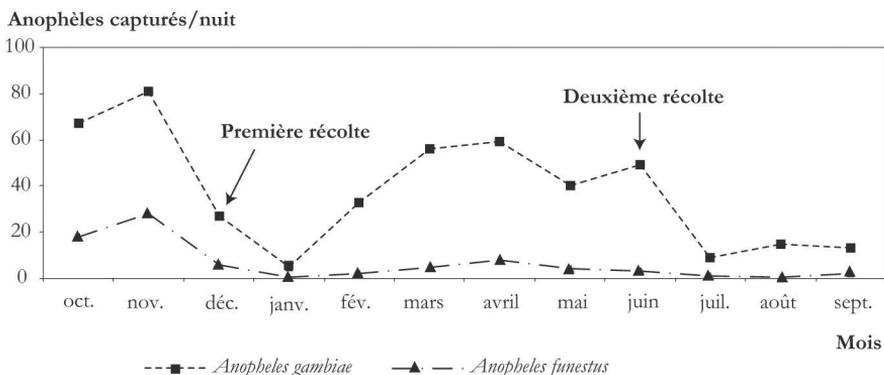


Figure 2
Densités en *Anopheles gambiae* et en *Anopheles funestus* capturés d'octobre 1998 à septembre 1999 dans une case-piège non traitée de la station expérimentale de la Vallée du M'bé (milieu rizicole) en Côte d'Ivoire.

L'implantation d'un périmètre rizicole entraîne toujours une hausse des densités anophéliennes. L'intensité de la transmission du paludisme dans les rizières dépend toutefois du niveau d'endémicité de la maladie dans la région. En zone de paludisme instable, la riziculture peut entraîner des flambées épidémiques mortelles touchant toutes les classes d'âges de la population (Coosemans, 1985 ; Fondjo *et al.*, 1999). En zone de paludisme stable, la culture du riz n'entraîne pas forcément une aggravation de la situation palustre (Robert *et al.*, 1985 ; Robert *et al.*, 1991). Ce paradoxe – plus d'anophèles et pas plus de paludisme – a été en partie expliqué par un phénomène de régulation naturelle des populations de moustiques et par une baisse des taux de survie des femelles vectrices. L'eau nécessaire à la culture du riz provient la plupart du temps des petits barrages disséminés dans les régions de savane africaine. Autour de ces plans d'eaux artificiels, nombreuses sont les exploitations agricoles qui s'installent pour produire du riz dans les vallées et du coton sur les bassins versants. Sur les Hautes Terres de Madagascar, les populations vivent essentiellement de la monoculture du riz, même si l'élevage apporte quelques compléments de ressource. Les rizières, qui occupent le fond des vallées ou qui s'étagent en terrasses le long des plateaux, offrent des conditions de vie optimales pour *A. arabiensis* et *A. funestus* (Laventure *et al.*, 1996). Jusqu'au XIX^e siècle, les voyageurs vantaient la salubrité des hauts plateaux malgaches, or, avec l'implantation des rizières se sont installés les anophèles et, avec eux, les parasites responsables du paludisme. Ce constat inquiétant relance l'éternel débat de l'impact réel de l'agriculture sur la bioécologie et la prolifération des moustiques. Ces questions ne sont pas toujours faciles à cerner, tant les interactions entre agriculture et santé publique sont nombreuses, mais nous allons tenter d'y répondre tout au long des chapitres qui suivent.

2 Les raisons de la pullulation des moustiques

Il est désormais clairement établi que les hommes sont responsables dans les villes et les campagnes de l'apparition d'une grande quantité de gîtes propices à la pullulation des moustiques. La multiplication des collections d'eau n'est toutefois pas une raison suffisante pour expliquer le succès des moustiques. Après maintenant plus d'un demi-siècle d'utilisation des intrants en agriculture, force est de constater que les engrais et les pesticides se sont accumulés dans une multitude d'environnements naturels et agricoles. Chez de nombreux arthropodes – insectes et acariens essentiellement –, l'usage intensif des insecticides a entraîné l'apparition d'une multitude de mécanismes de résistance. Voyons maintenant comment ces substances, qui ont été conçues par l'homme pour supprimer les insectes, ont pu à l'inverse favoriser leur pullulation.

HISTOIRE ET MODES D'ACTION DES INSECTICIDES

Petite histoire des insecticides

Par définition, insecticide signifie « qui tue des insectes ». La découverte des premiers composés possédant une action insecticide remonte à l'Antiquité. Pline l'Ancien (23-79 apr. J.-C.) recommandait l'emploi de l'arsenic pour lutter contre les insectes. Sur le pourtour du bassin Méditerranéen, les Égyptiens de la Haute Antiquité ont découvert les propriétés insecticides des capitules de fleurs de pyrèthre (*Chrysanthemum cinerariaefolium*) et leur utilité en hygiène domestique. De nos jours encore, de vastes champs de fleurs de pyrèthre sont cultivés en Tanzanie et au Kenya pour en extraire l'insecticide naturel (pyréthrine). L'agronome français Jean de la Quintinie découvrit en 1690 les propriétés insecticides du tabac et de son principe actif, la nicotine.

Pendant des siècles, l'homme n'a eu recours qu'aux substances naturelles issues de broyats de minéraux et de décoctions de plantes. Les choses ont beaucoup changé au milieu du XX^e siècle avec l'avènement de la chimie organique. Ce que la nature était la seule à produire dans les cellules de quelques plantes et animaux, l'homme pouvait désormais le reproduire en mieux, en créant des molécules de synthèse, totalement étrangères à la chimie du vivant. Le Dichloro-Diphényl-Trichloéthane, plus connu sous le sigle de DDT, fut ainsi synthétisé en 1873 par Othmar Zeidler qui, sur le moment, ne trouva aucune utilité à sa molécule : un produit cent pour cent de synthèse, né de l'expérimentation scientifique et de cette soif toujours plus grande d'associer des atomes pour voir apparaître des molécules inédites. Ce n'est que soixante-cinq ans plus tard, en 1939 précisément, que le chimiste suisse Paul Hermann Müller découvrit les propriétés insecticides de la substance synthétisée par Zeidler. Tout s'accéléra très vite par la suite. Dès 1942, le DDT entra dans une phase de production industrielle. En raison des cinq atomes de chlore qui caractérisent sa structure moléculaire, les chimistes donnèrent le nom d'organochlorés aux produits appartenant à la même famille chimique. Sont apparus par la suite dans cette même famille l'aldrine, la dieldrine, l'heptachlore et le lindane, des insecticides puissants qui présentaient toutefois la fâcheuse tendance de s'accumuler dans les sols et les organismes vivants. En 1942, le chimiste allemand Gerard Schrader synthétisa avec le tétraéthylpyrophosphate, ou TEPP, une nouvelle famille d'insecticide : les organophosphorés. Tout comme le DDT était l'ancêtre des organochlorés, le TEPP devint le premier maillon d'une grande famille chimique dont les composés les plus connus sont le diméthoate, le parathion, le malathion, le fénitrothion et le pyrimiphos-méthyl. La course aux insecticides de synthèse venait d'être lancée dans un système économique où il était demandé à l'agriculture d'augmenter toujours plus ses rendements. En 1960 apparurent les carbamates puis, dix ans plus tard, les premiers pyréthrinoïdes. Élaborés à partir de la structure des « ancestrales » pyréthrines naturelles, les pyréthrinoïdes sont actuellement les insecticides les plus utilisés en agriculture et en santé publique. Les premiers pyréthrinoïdes se dégradent facilement à la lumière, ce qui limitait leur utilisation à l'hygiène domestique. Avec l'apparition sur le marché des pyréthrinoïdes photostables, cette famille regroupe désormais des insecticides actifs sur de nombreux insectes, tout en ne présentant aucun effet de bioaccumulation dans les milieux ni d'action toxique sur les mammifères.

Mécanismes et modes d'action des insecticides

Les insecticides employés pour lutter contre les moustiques ne sont pas différents de ceux utilisés tous les jours pour la protection des cultures. Les insectes qui vivent sur un végétal ne peuvent survivre qu'en dévorant les feuilles, les tiges et les racines ou en piquant les tissus pour en extraire la sève. Pour combattre efficacement un ravageur des cultures, l'insecticide doit entrer en contact avec l'insecte, être inhalé ou bien consommé. Les moustiques adultes ne mangent ni ne piquent les substrats traités, ce qui fait que les insecticides les plus efficaces sont ceux qui possèdent des actions de contact et d'inhalation puissantes. Plus de 95 % des insecticides fabriqués dans le monde sont des neurotoxiques. Ces molécules agissent sur les mécanismes permettant la propagation de l'influx nerveux dans le neurone (encadré 8) et, pour 80 % d'entre eux, au sein même de la fente synaptique. À l'inverse des vertébrés, chez qui le système nerveux compte des milliards de neurones, celui des insectes n'en compte qu'une centaine de milliers. Leurs fonctions nerveuses sont réparties sur de nombreux ganglions disséminés le long du corps. Le système nerveux d'un insecte s'apparente donc à une longue chaîne qui part de la tête pour se terminer à la pointe de l'abdomen.

Encadré 8 Anatomie d'un neurone

Les neurones constitutifs du système nerveux se composent d'un corps cellulaire contenant le noyau et de deux types de prolongement : les dendrites et l'axone au bout duquel se localisent les synapses.

Le noyau ou *soma* se localise dans le corps cellulaire et contient le matériel génétique. Les dendrites situées sur le corps cellulaire se présentent sous la forme d'arborescences courtes et ramifiées qui reçoivent et conduisent l'influx nerveux provenant des autres cellules nerveuses.

L'axone, encore appelé fibre nerveuse, est la passerelle qui véhicule les informations venues du corps cellulaire vers les synapses.

Les synapses situées à l'extrémité de l'axone transmettent l'information nerveuse aux autres neurones mais aussi aux jonctions neuromusculaires et neuroglandulaires.

L'effet neurotoxique des organochlorés et des pyréthriinoïdes est lié essentiellement à leur action rapide (effet Knock-down = KD) sur les canaux sodium/potassium (Na^+/K^+) situés le long de l'axone (Lund et Narashi, 1983). La

dieldrine, qui est aussi un organochloré, génère quant à elle un mode d'action particulier qui affecte le bon fonctionnement des récepteurs de l'acide gamma-aminobutyrique (GABA) (Matsumura et Clark, 1985). Les organophosphorés et les carbamates prennent la place de l'acétylcholine en se fixant sur son site d'interaction avec l'acétylcholinestérase. Il en résulte un blocage des sites d'action suivi d'un accroissement rapide de l'acétylcholine, qui peut s'accumuler jusqu'à 260 % de la normale (Champ, 1985). La propagation de l'influx nerveux est bloquée et l'insecte meurt de paralysie.

Des familles d'insecticides plus récentes, agissant sur des cibles différentes, sont aujourd'hui utilisées partout dans le monde. Nous pouvons citer parmi les plus efficaces les inhibiteurs de croissance des insectes, qui bloquent le développement des larves ou inhibent la nymphose, les phénylpyrazoles, qui agissent au niveau des récepteurs GABA, les néonicotinoïdes, qui se fixent sur les récepteurs nicotiniques (Tomizawa et Yamamoto, 1993), les oxadiazines, qui bloquent le transport des ions sodium en affectant toutefois une autre cible que celle visée par les pyréthrinoïdes. Ces insecticides de dernière génération sont pour la plupart largement utilisés en agriculture, mais pas encore en santé publique. Il faut dire que le mode de fonctionnement d'un moustique est très différent de celui d'un ravageur des cultures. Pour tuer un moustique adulte, il faut que celui-ci entre en contact avec un insecticide qui agit rapidement par contact tarsal. Aucune molécule regroupant ces caractéristiques n'est apparue ces vingt dernières années. Pour lutter contre les larves de moustiques, il existe des composés synthétisés par divers micro-organismes, les plus efficaces étant ceux fabriqués par des bactéries. Les toxines bactériennes de *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* (*Bt*) et de *Bacillus sphaericus* (*Bs*) sont largement utilisées pour lutter contre les larves de moustiques et de simulies (encadré 9). Ces deux bactéries produisent des protoxines sous la forme de cristaux qui, une fois ingérés par la larve, se transforment en toxines actives qui détruisent les cellules de l'intestin moyen (Charles et De Barjac, 1983). Les larves meurent d'empoisonnement 24 à 48 heures après l'absorption des cristaux. Des métabolites bactériens comme le spinosad sont aussi utilisés en agriculture et en santé publique. Le spinosad est une combinaison de deux métabolites (les spinosynes A et D fabriqués par la bactérie *Saccharopolyspora spinosa*) qui agit à la fois sur les récepteurs GABA et nicotiniques des neurones (Salgado, 1998). Le spinosad a fait l'objet de nombreuses recherches en laboratoire, notamment sur les larves des moustiques résistantes aux insecticides conventionnels (Darriet *et al.*, 2005 a).

Encadré 9
Le *Bti*, fer de lance de l'Onchocerciasis
Control Programme (OCP)

L'utilisation la plus intensive du *Bti* a pris place en Afrique de l'Ouest, où s'est déroulée la lutte contre l'onchocercose. L'onchocercose, ou cécité des rivières, est une filariose cutanée transmise par des mouches, les simulies. La lutte a été ciblée sur la destruction des gîtes à simulies présents dans les fleuves et les rivières. Lancé en 1975, le programme OCP couvrait sur sa fin, en 2002, 1,2 million de kilomètres carrés répartis dans 11 pays. En 1980, l'OCP a ajouté à son arsenal d'insecticides chimiques le bio-larvicide *Bti*, mais ce n'est qu'en 1985 que son utilisation s'est faite véritablement prédominante. Pendant les huit mois de la saison sèche, lorsque les débits en eau sont le plus faibles, le *Bti* représentait 40 à 60 % des quantités d'insecticides utilisées. Le rôle qu'a joué le *Bti* dans la stratégie de rotation des insecticides a été primordial, dans la mesure où il interrompait la pression de sélection exercée par les insecticides chimiques (perméthrine, étofenprox, téméphos, phoxime, pyraclofos et carbosulfan). Les avantages liés au *Bti* sont aussi nombreux qu'appréciables car, en plus de sa totale sécurité d'emploi pour l'homme, ce larvicide ne tue pas la faune non cible, abondante dans ce type d'environnement. L'autre qualité du *Bti* se situe au niveau de ses quatre toxines, qui agissent en synergie, ce qui fait qu'à l'heure actuelle il n'existe encore pas d'insectes résistants à ce bio-larvicide.

Il existe désormais de par le monde des moustiques résistants sur lesquels il ne fait aucun doute que les insecticides restent sans effet. Cet état de fait puise ses racines dans les abus d'une agriculture intensive, dont la consommation en insecticides est excessive. Les moustiques ne sont pas devenus résistants en un jour ! Explorons maintenant le comment et le pourquoi de cette réalité qui ressemble fort à une brève histoire de l'évolution.

LA RÉSISTANCE DES MOUSTIQUES AUX INSECTICIDES

Contrairement aux régions tempérées, où les insectes diapausent durant la saison hivernale, sous les tropiques et l'équateur les générations de ravageurs se succèdent sans que le froid de l'hiver ne freine leur développement. Dans ces conditions de vie optimales, les insectes peuvent provoquer des dégâts

considérables et les agriculteurs n'ont pas d'autre choix que de traiter le végétal durant toute la durée du cycle cultural. Le cas du coton est particulièrement emblématique : de 1965 à 1970, sa culture a pris un essor considérable en Afrique. Le coton est une plante fragile que de nombreux ravageurs attaquent à tous les stades de sa croissance. À l'échelle du monde, il est consommé plus d'insecticides sur la seule culture du coton que sur toutes les autres espèces végétales réunies. Épanchés de façon régulière à des doses souvent très élevées, les insecticides tuent les insectes prédateurs et pollinisateurs, ils déciment les petits mammifères, les oiseaux, les poissons, les reptiles et les batraciens, tout en sélectionnant des générations de ravageurs toujours plus résistantes aux molécules toxiques. Les insecticides se retrouvent aussi dans les sols, où ils sont adsorbés par les micelles d'argile. Un gros orage, et les eaux qui ruissellent arrachent à la terre l'argile contaminée. L'eau s'écoule le long des bassins versants pour arriver dans les petits lacs de retenue créés pour irriguer les cultures maraîchères et les rizières. Les larves de moustiques qui vivent dans de tels environnements se retrouvent confrontées à des pressions de sélection intenses et soutenues qui, à la longue, favorisent l'apparition des mécanismes de résistance aux insecticides (Darriet *et al.*, 1997).

La sélection des mécanismes de résistance

Les mutations qui confèrent les résistances aux insecticides sont héréditaires, donc transmises par les cellules reproductrices de la lignée fondatrice. Les insecticides agissent comme une force de sélection qui concentre progressivement les facteurs génétiques favorables à la survie de l'espèce. Lorsque les applications insecticides se font constantes dans le temps, les individus sensibles (SS) se raréfient, laissant la place à une population au sein de laquelle la fréquence des gènes de résistance (RS et RR) est proportionnelle à l'intensité de la pression de sélection. Les mécanismes de résistance aux insecticides sont contrôlés par un ou plusieurs gènes qui permettent à l'insecte d'éviter le composé toxique, d'augmenter son excrétion, de modifier la structure des cibles ou bien encore de provoquer sa détoxification (résistance métabolique). Quelle que soit la résistance rencontrée, celle-ci est générée par des mutations ponctuelles au niveau des gènes codants qui fabriquent les protéines, les protéines mutantes étant alors caractérisées par une séquence en acides aminés différente de celle des protéines fabriquées par un individu sensible.

Les mutations de cible et les résistances métaboliques

Les mutations de cible les plus fréquemment rencontrées sont celles induites par le gène Knock-down résistance (*Kdr*) pour la résistance croisée pyréthrinoïdes/DDT et par la mutation acétylcholinestérase insensible (*Ace.1^R*) pour la résistance croisée organophosphorés/carbamates. Alors que la mutation *Kdr* se caractérise par une moindre affinité des protéines membranaires des neurones aux insecticides (Martinez-Torres *et al.*, 1998 ; Brengues *et al.*, 2003), la mutation *Ace.1^R* affecte la structure de l'enzyme acétylcholinestérase, de telle sorte que son site catalytique est moins accessible aux composés toxiques (Weill *et al.*, 2003). Une troisième mutation de cible affecte les récepteurs GABA (Résistance dieldrine = *Rdl*), provoquant un manque d'affinité de ces sites avec la dieldrine (organochlorés) et le fipronil (phénylpyrazoles) (Wilkins *et al.*, 2006).

Les résistances métaboliques résultent de la dégradation des insecticides par des enzymes. Trois classes d'enzymes altèrent plus ou moins profondément la structure moléculaire des biocides. Les enzymes de type glutathion-S-transférase (GST) induisent une conjugaison enzyme-insecticide moins toxique pour l'insecte. L'enzyme la plus connue du groupe, la DDT-ase, intervient spécifiquement dans la dégradation du DDT (Brown et Perry, 1958). Les estérases dégradent les groupements esters en alcools et en acides. Les pyréthrinoïdes, les carbamates et les organophosphorés possédant dans leurs molécules des esters, ces enzymes jouent un rôle prépondérant dans leur dégradation. Lorsque les estérases sont surproduites, elles peuvent représenter jusqu'à 12 % des protéines totales de l'insecte (Fournier *et al.*, 1987). Leur surproduction est associée soit à une augmentation du nombre de copies du gène (amplification génique), soit à un mécanisme de régulation de l'expression du gène (Mouches *et al.*, 1986). Les oxydases induisent, comme leur nom l'indique, des réactions d'oxydation. Bien que possédant une affinité toute particulière à l'égard des pyréthrinoïdes, ces enzymes dégradent pratiquement toutes les familles chimiques. Leur activité accrue résulte d'une surproduction ou bien d'une augmentation de leurs propriétés oxydatives (Feyereisen *et al.*, 1995).

Que les protéines soient situées dans la membrane, le cytoplasme ou le noyau des cellules, elles s'activent sur tous les fronts pour assurer le bon fonctionnement de l'organisme. Chaque protéine s'identifie par une séquence d'acides aminés qui lui est propre et qui lui confère ses caractéristiques physico-chimiques. Après

assemblage de la longue chaîne d'acides aminés, la protéine se replie sur elle-même en une construction 3-D stable et spécifique. C'est au niveau des sites actifs des protéines que se jouent la plupart des opérations cellulaires. Ainsi, dans le cas des enzymes, il s'établit une jonction enzyme/substrat qui conduit à la dégradation de ce dernier. Dans le cas des protéines transmembranaires des neurones, elles canalisent le flux et le reflux des ions qui génèrent l'activité électrochimique du système nerveux. Les protéines se font donc les réceptacles d'une infinité de réactions, sans lesquelles la vie ne serait pas possible. Les insecticides neurotoxiques ont été conçus par l'homme pour bloquer l'activité catalytique de certaines de ces protéines/enzymes. Chez un insecte sensible, la conjugaison protéine/insecticide conduit à la mort. Chez un insecte résistant, le remplacement d'un seul acide aminé par un autre au sein de la longue chaîne protéique suffit à rendre l'insecticide inopérant. La molécule toxique, ne pouvant plus se fixer sur la cible, est alors excrétée par l'insecte.

Le coût génétique

La résistance aux insecticides s'accompagne toutefois d'un effet inverse appelé « coût génétique ». Les moustiques résistants sont les seuls à survivre dans un environnement traité, or ils se développent moins bien que leurs homologues sensibles dans les milieux qui ne le sont pas. La mutation *Ace.1^R* a un coût génétique élevé, la mutation *Kdr* beaucoup moins. Il existe des moustiques qui possèdent les deux mutations (*Ace.1^R + Kdr*), des moustiques « double mutants » qui résistent à l'action toxique des organophosphorés/carbamates et des pyréthri-noïdes/DDT. Ces moustiques « double mutants » ne sont malheureusement pas doublement « handicapés », car ils résistent à la plupart des insecticides conventionnels et montrent de surcroît, dans les environnements non traités, une aptitude à la survie supérieure à leurs homologues sensibles (Berticat *et al.*, 2008). Des « super-moustiques » en quelque sorte, qui pullulent aussi bien dans les milieux traités que dans ceux qui ne le sont pas. Cela montre combien la génétique favorise ceux qui se reproduisent vite et en grand nombre. Les moustiques sont assurément des champions de la prolifération et d'avoir voulu les éradiquer avec toute une panoplie d'insecticides chimiques n'a, en définitive, que renforcé leur aptitude à proliférer. Un constat d'échec auquel il est difficile d'échapper, d'autant plus que les familles nouvelles d'insecticides se font de plus en plus rares sur le marché.

Des résistances multiples sur tous les moustiques

De nos jours, nombreuses sont les régions en Afrique où *A. gambiae* est résistant aux organophosphorés et aux carbamates (N'guessan *et al.*, 2003), au fipronil et à la dieldrine, ainsi qu'au DDT et aux pyréthrinoïdes (Darriet, 2007). Les pressions de sélection ne s'exercent pas seulement dans les zones rurales, mais aussi dans les villes. En 1986, une collecte de larves de *C. p. quinquefasciatus* dans la ville de Bouaké en Côte d'Ivoire a montré que ce moustique était résistant à tous les insecticides conventionnels (Magnin *et al.*, 1988). Des études plus récentes ont confirmé les forts niveaux de résistance de *C. p. quinquefasciatus* dans vingt-cinq villes de Côte d'Ivoire et du Burkina Faso (Chandre *et al.*, 1997 ; 1998). Les insecticides biologiques ne sont pas non plus épargnés par les résistances. En Chine, une population sauvage de *C. p. quinquefasciatus* s'est avérée 22 000 fois plus résistante à *Bacillus sphaericus* (Bs) qu'un moustique sensible de la même espèce (Yuan *et al.*, 2000). Pour ce qui est du vecteur *Ae. aegypti*, il a été retrouvé résistant au DDT dans onze régions des Caraïbes, dans le sud du Vietnam et en Floride ; résistant également aux pyréthrinoïdes en Asie, en Afrique, en Amérique du Sud et en Polynésie française. À la Martinique, des études récentes ont montré que ce moustique était résistant aux organophosphorés, et en particulier au téméphos (Marcombe *et al.*, 2009 a).

QUAND LES MOUSTIQUES S'ATTIRENT ENTRE EUX

Les moustiques déposent leurs œufs n'importe où, à condition que l'eau du gîte de ponte ne soit pas trop agitée. Les moustiques urbains *C. p. quinquefasciatus* et *C. p. pipiens* affectionnent les eaux polluées des puisards, des latrines et des caniveaux. *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus*, urbains eux aussi, se développent plutôt dans des gîtes de petite à moyenne taille contenant des eaux claires. Bien que proliférant depuis peu à l'intérieur des villes, les anophèles demeurent plus ruraux, avec des aires de répartition qui s'étendent des casiers rizicoles aux petites flaques ensoleillées (photo 14).



Photo 14
Petite flaque ensoleillée dans laquelle vivent différents stades larvaires d'*Anopheles gambiae* (Mayotte).

Même si les moustiques déposent leurs œufs un peu partout, il existe des facteurs liés à la qualité de l'eau qui font que certains gîtes sont plus attractifs que d'autres. De longue date, les infusions de feuilles, de foin et d'herbe fraîche sont connues pour leurs propriétés attractives vis-à-vis des moustiques (Chadee *et al.*, 1993 ; Scott *et al.*, 2001). Les algues et les bactéries exercent aussi une attraction considérable (Hazard *et al.*, 1967 ; Trexler *et al.*, 2003). D'après certaines observations, les collections d'eaux les plus attractives pour les femelles gravides sont celles qui, justement, abritent déjà des larves et des nymphes de la même espèce (Soman et Reuben, 1970). La quasi-absence de littérature sur cette dernière observation nous a incités à chercher une réponse à cette énigme (Darriet et Corbel, 2008 a).

Des gîtes larvaires reconstitués en laboratoire

Pour mener à bien notre étude, nous avons utilisé deux aquariums d'une contenance de soixante litres chacun. Les deux aquariums ont reçu la même quantité de nutriments, selon une périodicité identique. Le premier aquarium, désigné comme gîte « positif », a reçu sept cohortes de trente femelles gravides d'*Ae. aegypti*. Les sept cohortes – comprenant œufs, larves, nymphes et adultes – se sont succédé durant une période de vingt et une semaines avec, pour chaque cycle, un apport de trois grammes de nourriture pour nourrir les larves. Dans le second aquarium, dénommé gîte « négatif », il n'y a eu aucun développement de moustique. Au terme de ces vingt et une semaines, l'attractivité des eaux « positives » et « négatives » a été comparée lors d'essais en tunnels de verre. Dans chacun ont été introduites dix femelles gravides d'*Ae. aegypti*. Parallèlement, l'analyse des deux types d'eau a permis de doser différents composés organiques et minéraux ; la finalité de cette recherche était de corrélérer aux mieux l'attractivité des deux substrats de ponte avec leurs caractéristiques physico-chimiques.

Les essais en tunnel ont montré que les femelles gravides d'*Ae. aegypti* ont pondu deux fois plus d'œufs dans les eaux du gîte « positif » que dans celles du gîte « négatif ». L'analyse physico-chimique a, quant à elle, révélé des compositions différentes de ces eaux (fig. 3).

La matière organique, le phosphore et le potassium que l'on y retrouve ont pour origine la nourriture apportée dans les deux gîtes. Dans le gîte « négatif », la matière organique sédimente et s'accumule au fond de l'aquarium alors que, dans le gîte « positif », elle est en partie consommée – et transformée – par les larves. Les analyses chimiques montrent des quantités d'azote global identiques dans les deux types de gîte ; or, la transformation de cet azote a été différente selon que les eaux ont contenu ou non des larves de moustiques. Les eaux du gîte « positif » révèlent des concentrations deux fois et demie plus importantes en azote ammoniacal (NH_4^+), quatre fois plus élevées en azote nitreux (NO_2^-) et vingt fois plus importantes en azote nitrique (NO_3^-) que les eaux du gîte « négatif ». L'azote Kjeldahl, qui totalise l'azote organique et ammoniacal, montre que ce composé est demeuré essentiellement sous sa forme organique dans le gîte « négatif ». En revanche, dans le gîte « positif », l'azote se répartit à 63 % sous sa

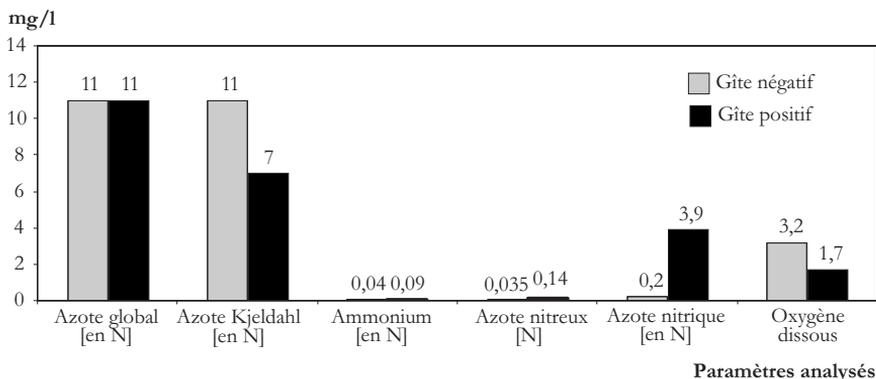
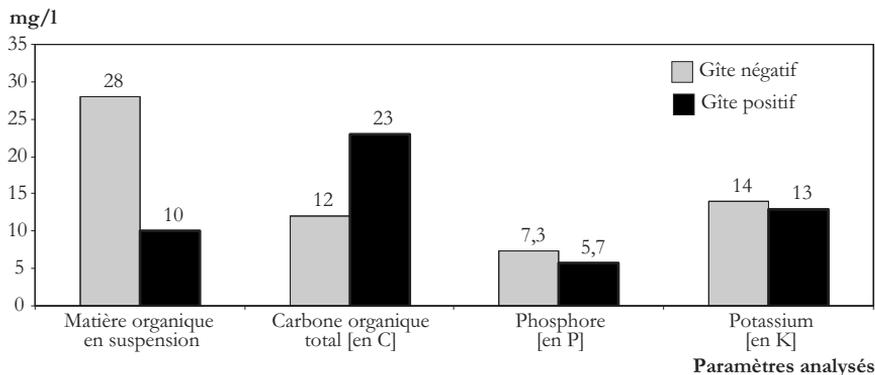


Figure 3
Caractéristiques physico-chimiques des eaux de gîtes selon qu'elles ont été colonisées (gîte positif) ou pas (gîte négatif) en larves d'*Aedes aegypti*.

forme organique et à 37 % sous ses différentes formes minérales ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$). Les nitrates ne s'accumulent pas indéfiniment dans les milieux car, parallèlement à l'action de nitrification, il se produit la réaction inverse de dénitrification par laquelle les ions nitrates sont réduits en nitrites puis en azote gazeux (N_2). Ce processus intervient lorsque l'oxygène fait défaut et que les micro-organismes – principalement des bactéries du genre *Pseudomonas* – utilisent l'oxygène contenu dans les nitrates pour satisfaire leurs besoins respiratoires (Féray, 2000). D'autre part, dans les collections d'eau où les larves de

moustiques sont nombreuses sur de longues périodes, les mues (exuvies) larvaires et nymphales constituées de chitine s'accumulent au fond des gîtes. L'hydrolyse de la chitine est conduite par des enzymes (Saguez, 2002) synthétisées par des bactéries et des champignons, mais aussi par les insectes au moment de leur mue larvaire (Jeuniaux et Amanien, 1955). La production de ces deux enzymes par les larves de moustiques laisserait à penser que les gîtes qui en abritent de fortes densités pourraient plus ou moins activement dégrader la chitine présente dans l'eau. Les produits de cette dégradation sont utilisés par de nombreux micro-organismes pour en extraire le glucose et l'azote. Le glucose fournit l'énergie indispensable au bon fonctionnement des cellules, alors que l'azote organique réduit sous sa forme NH_4^+ est consommé par les bactéries.

La transformation de l'ammonium (NH_4^+) en nitrates (NO_3^-) est réalisée soit par des bactéries nitrifiantes autotrophes, soit par des bactéries nitrifiantes hétérotrophes. L'autotrophie désigne la capacité de certains organismes à produire de la matière organique à partir de composés inorganiques comme le gaz carbonique, l'azote gazeux, les nitrates, le phosphore, le potassium... présents dans l'air, le sol et l'eau. Les organismes hétérotrophes ne peuvent au contraire se développer qu'en dégradant la matière organique synthétisée par les êtres vivants. Dans le cadre d'une nitrification autotrophe, l'ion NH_4^+ est oxydé en nitrites (NO_2^-) par les bactéries nitrifiantes du genre *Nitrosomonas* ; les nitrites étant par la suite oxydés en nitrates (NO_3^-) par les bactéries nitrifiantes du genre *Nitrobacter* (Bock *et al.*, 1989). Les bactéries autotrophes *Nitrosomonas* et *Nitrobacter* se caractérisent par des rendements de nitrification élevés, ce qui n'est pas le cas des bactéries hétérotrophes. Même si les autotrophes se développent plutôt bien dans les milieux riches en matière organique, dans de tels environnements, ils entrent en compétition avec les bactéries hétérotrophes nettement plus prolifiques (Bock *et al.*, 1991). Dans les eaux turbides, la compétition pour le NH_4^+ entre autotrophes et hétérotrophes favorise donc largement ces derniers (Verhagen et Laanbroek, 1991). Le gîte « négatif » révèle une concentration en matière organique élevée, avec un azote qui est resté essentiellement sous sa forme organique. Dans cette eau riche en composés organiques, la prolifération des bactéries hétérotrophes a vraisemblablement été privilégiée au détriment des bactéries autotrophes. En revanche, dans l'eau du gîte « positif », trois fois moins chargée en matière organique, le milieu a été plus favorable au développement des bactéries nitrifiantes *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*.

Au final, cette expérience a montré que l'ingestion de la matière organique par les larves de moustiques réduisait la turbidité des eaux, permettant à l'azote organique de s'acheminer vers la voie de la minéralisation *via* les bactéries nitrifiantes *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*. La dégradation de la chitine enrichit également le milieu de substances organiques et minérales nécessaires à la croissance des bactéries, champignons et algues unicellulaires. C'est d'ailleurs très probablement cette cascade d'événements physico-chimiques et biologiques qui détermine l'attractivité toute particulière du gîte « positif » à l'encontre des femelles d'*Ae. aegypti*. La figure 3 montre que si le phosphore (P) et le potassium (K) sont présents dans l'eau du gîte « négatif », on n'y trouve pas (ou peu) d'azote sous ses formes NH_4^+ et NO_3^- . Dans le gîte « positif », on trouve P et K mais aussi NH_4^+ et NO_3^- ; en fait, on retrouve la formule NPK, « label biologique » de tous les engrais utilisés en agriculture. Examinons maintenant cette étrange similitude de composition chimique et, plus précisément, les possibles interactions que peuvent provoquer l'azote, le phosphore et le potassium sur la biologie des moustiques.

ENGRAIS (NPK)
+ MATIÈRE VÉGÉTALE
= PLUS DE MOUSTIQUES

L'accumulation biologique de NH_4^+ , NO_3^- , P et K dans l'eau attire donc les moustiques à la recherche d'un lieu de ponte. La question que nous allons développer cette fois est de savoir si les engrais chimiques fabriqués par l'homme, beaucoup plus concentrés en ces quatre éléments minéraux, ne généreraient pas un effet d'attraction plus puissant ? Pour y répondre, deux nouvelles expériences ont été menées en laboratoire, la première ayant eu pour objectif de chiffrer les niveaux d'attraction des engrais de type NPK sur les femelles gravides de *Ae. aegypti* (Darriet et Corbel, 2008 b) et la deuxième, de découvrir la puissance de ces mêmes niveaux d'attraction lorsque l'engrais se trouve combiné à de la matière végétale (Darriet *et al.*, 2010 a). Les engrais sont des associations de minéraux destinées à apporter aux plantes les compléments nutritifs nécessaires à leur croissance. Pour déceler l'effet d'attraction d'un engrais NPK sur les

femelles de moustiques, des essais ont été à nouveau réalisés dans des tunnels en verre. L'engrais liquide utilisé pour l'étude contenait 5 % d'azote (N) total dont 3 % d'azote nitrique (NO_3^-) et 2 % d'azote ammoniacal (NH_4^+), 7 % de phosphore (P) sous la forme d'anhydride phosphorique (P_2O_5) et 5 % de potassium (K) sous la forme d'oxyde de potassium (K_2O). Quatre solutions en NPK – dont les concentrations sont exprimées ci-après en mg/l – ont été évaluées sur des femelles gravides d'*Ae. aegypti*.

Tableau 1 – Concentrations (en mg/l) d'azote (N) nitrique (NO_3^-), d'azote (N) ammoniacal (NH_4^+), de phosphore (P) sous la forme d'anhydride phosphorique (P_2O_5) et de potassium (K) sous la forme d'oxyde de potassium (K_2O), pour chacune des solutions NPK testées sur *Aedes aegypti*.

	NPK 1	NPK 2	NPK 3	NPK 4
N nitrique	5	10	20	30
N ammoniacal	3	7	13	20
P	12	23	47	70
K	8	17	33	50
NPK	8-12-8	17-23-17	33-47-33	50-70-50

La figure 4 montre que les concentrations en NPK titrant 17-23-17 mg/l et 33-47-33 mg/l sont celles qui ont généré les plus fortes propriétés attractives ($P < 0,05$). En revanche, une concentration trop faible (8-12-8 mg/l) ou au contraire trop élevée (50-70-50 mg/l) n'engendre pas d'attraction ($P > 0,05$). Il semblerait que le pouvoir attractif de NPK repose donc sur une proportion bien précise de ses éléments constitutifs. Les eaux contenant 17 à 33 mg/l de N et de K et 23 à 47 mg/l de P sont perçues par le moustique comme étant des milieux riches en nourriture, donc propices à la croissance des larves. Il est probable aussi qu'une concentration « seuil » soit nécessaire pour attirer les femelles gravides, et qu'une concentration trop importante indiquerait, au contraire, un niveau de pollution trop élevé des eaux.

À la concentration en NPK de 17-23-17 mg/l qui s'est avérée la plus attractive sur *Ae. aegypti*, nous avons ajouté une quantité de matière végétale égale à 5 g/l. Le comportement de ponte des femelles d'*Ae. aegypti* a été à nouveau suivi ainsi

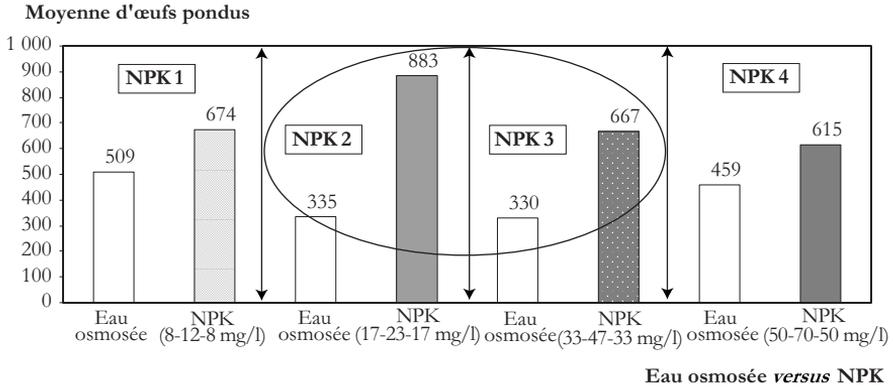


Figure 4
Moyennes d'œufs pondus par dix femelles d'*Aedes aegypti* dans des gîtes de ponte contenant de l'eau osmosée versus les solutions NPK1, NPK2, NPK3 ou NPK4. Dans le cercle noir figurent les moyennes d'œufs significativement différentes entre les solutions NPK et l'eau osmosée.

que le temps de développement des larves selon que les milieux contenaient de la matière végétale (MV), de l'engrais NPK ou un mélange des deux composés (MV+NPK). Les analyses physico-chimiques des eaux ont permis d'identifier puis de doser les principaux composés contenus dans les trois types d'environnement. L'étude s'est échelonnée sur une durée de vingt-trois jours, avec des essais en tunnels et des prélèvements d'eaux effectués tous les sept à neuf jours. Par le biais des tunnels en verre, les relevés de pontes ont montré une moyenne de 601 œufs pondus dans NPK contre 267 dans MV. Avec une moyenne de 789 œufs pondus dans MV+NPK, le mélange s'est montré plus attractif que MV, mais pas significativement différent de NPK. Les analyses physico-chimiques ont révélé une composition différente des eaux (fig. 5).

Dans la solution NPK, les éléments les plus abondants ont été ceux apportés par l'engrais. Dans l'eau où a infusé la matière végétale, les concentrations en carbone et en potassium se sont révélées importantes, alors que les teneurs en azote et en phosphore sont restées faibles. Le mélange MV+NPK a cumulé les apports amenés par l'engrais et la matière végétale, à savoir l'établissement d'un complexe organo-minéral riche en substances nutritives. Pour ce qui est de la croissance des larves, aucune n'a survécu dans la solution NPK alors que, dans les deux autres milieux, les émergences imaginales se sont chiffrées à 92-93 %.

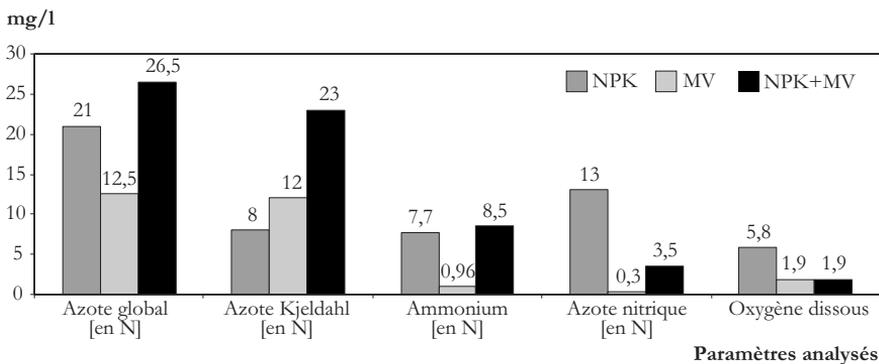
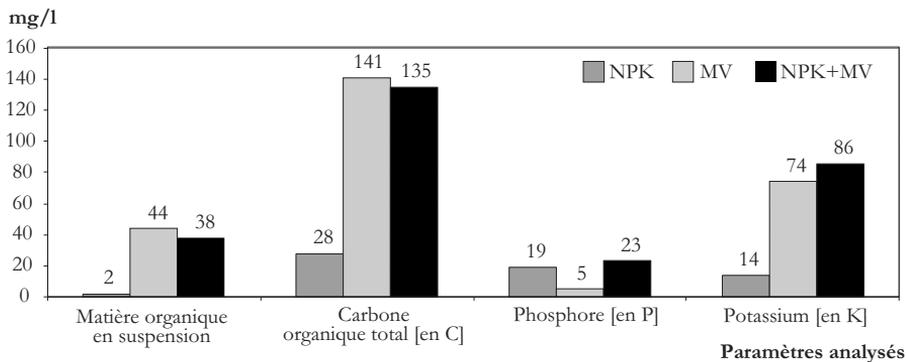


Figure 5
Analyses physico-chimiques des eaux contenant de la matière végétale (MV), de l'engrais NPK et le mélange MV+NPK. Les dosages affichés pour chacun des paramètres analysés représentent les moyennes faites sur l'ensemble des prélèvements (J₀, J₂, J₉, J₁₆ et J₂₃).

Quand les expériences de laboratoire apportent des réponses aux observations de terrain

Ainsi, la solution NPK montre une attraction à la ponte aussi importante que le mélange MV+NPK, mais NPK seul ne peut assurer le développement des larves. L'infusion MV a montré une attractivité moins importante à la ponte, mais elle a apporté aux larves de moustiques les nutriments organiques qui manquent à la solution NPK. Le mélange MV+NPK attire les femelles pour leur ponte tout en assurant pleinement le développement des larves.

Ces observations de laboratoire sont fondamentales, dans la mesure où de telles associations abondent dans les milieux naturels. Ainsi, sur l'île de la Réunion, *Ae. albopictus* colonise en milieu urbain préférentiellement les soucoupes placées sous les plantes en pot (Delatte *et al.*, 2008), où les eaux d'arrosage et de pluie percolent à travers des terreaux riches en sels minéraux et en matière organique. Dans les rizières, où ce qui reste de la paille de riz après la récolte est généralement incorporé dans le sol avant la mise en eau des casiers (photo 15), les densités les plus élevées en larves d'anophèle sont observées peu après l'épandage des engrais au moment du repiquage (Mwangangi *et al.*, 2006).



Photo 15

Labour d'un casier rizicole avant sa mise en eau (Vallée du Kou, Burkina Faso). L'enfouissement des pailles de riz dans le sol au moment du labour associé à l'introduction d'engrais au cours du repiquage favorise la pullulation d'*Anopheles gambiae*.

Ces phénomènes d'attraction à la ponte observés aussi bien dans les petits gîtes domestiques que dans les plus grandes surfaces en eau naturelles ou d'origine agricole dépendent essentiellement, de la composition biologique et physico-chimique de leurs eaux. La dégradation de la cellulose dans les sols et les eaux est

conduite par de très nombreux champignons et bactéries (Dommergues, 1968). L'azote, le phosphore et le potassium (NPK) favorisent la croissance de ces micro-organismes. L'azote sous sa forme NH_4^+ alimente les bactéries du genre *Nitrosomonas* qui oxydent l'ammonium en azote nitreux ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$), ce dernier étant utilisé à son tour par les bactéries *Nitrobacter* qui le transforment en nitrates ($\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$). L'azote est l'atome le plus abondant dans la chimie du vivant après le carbone. Ce composé est indispensable à la synthèse des acides aminés, des protéines et des acides nucléiques. Le phosphore est assimilé par les cellules pour la synthèse des acides nucléiques et des phospholipides, alors que le potassium est plus spécifiquement impliqué dans la synthèse des protéines (Madigan et Martinko, 2007). Le potassium intervient aussi dans le processus de croissance des végétaux, sa teneur dans les tissus jeunes des graminées pouvant atteindre 2 à 3 % du poids de la matière sèche (Soltner, 1980). Cette teneur forte en potassium dans les graminées explique d'ailleurs la concentration élevée de cet élément dans les eaux MV et MV+NPK. L'association MV+NPK attire non seulement les femelles de moustiques à la ponte mais elle assure aussi la survie des larves qui s'y développent. Les fractions minérale et organique du milieu fournissent le « gîte et le couvert » au moustique *Ae. aegypti*. Il ne serait d'ailleurs pas surprenant de découvrir que la plupart des moustiques nuisants et vecteurs de pathogènes obéissent aux mêmes exigences physico-chimiques de leurs eaux de ponte. Les engrais attirent les moustiques à l'endroit précis où ils sont appliqués, alors que les insecticides sélectionnent les mécanismes de résistance. Ces actions combinées d'attraction à la ponte et de pression de sélection montrent combien les milieux créés par l'homme sont favorables à l'émergence des moustiques.

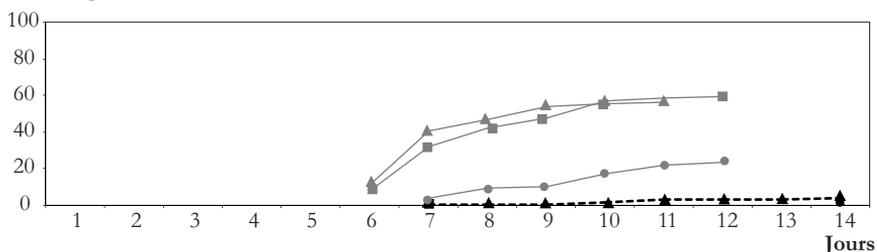
LES SITUATIONS ÉCOLOGIQUES FAVORABLES À LA PULLULATION DES MOUSTIQUES

À la lumière des recherches exposées précédemment, il est désormais établi que les caractéristiques physico-chimiques et biologiques des gîtes larvaires sont déterminantes dans la fonction de pullulation des moustiques. Premièrement,

une collection d'eau qui abrite des larves et des nymphes d'une espèce déterminée de moustique se montre plus attractive à l'encontre des femelles gravides de la même espèce qu'un autre gîte similaire mais dépourvu de larves. Deuxièmement, la présence dans l'eau d'un engrais NPK et plus encore d'une combinaison matière végétale + NPK attire les femelles à la ponte tout en favorisant le développement des larves et donc, au final, les chances de survie du moustique.

Dans l'étude que nous nous proposons de commenter à présent, nous avons pris comme modèle les rizières et le moustique *A. gambiae* qui y prolifère. Notre objectif est d'étudier le cycle biologique d'une population d'*A. gambiae* résistante aux pyréthriinoïdes (homozygote *Kdr*), selon que cette dernière se développe dans des environnements plus ou moins riches en matière végétale et en engrais et que, à un moment donné de son cycle larvaire, le moustique se trouve confronté à la pression de sélection de l'insecticide (deltaméthrine) (Darriet *et al.*, 2012). Les essais ont été réalisés avec deux concentrations de matière végétale (MV : 2,5 et 5 g/l) testées seules et en association avec 8-12-8 et 17-23-17 mg/l de NPK. La moitié des milieux n'a subi aucune pression de sélection (gîtes témoins) alors que l'autre moitié a fait l'objet d'un traitement à 2,5 g/ha (= 0,25 mg/m²) de delta-

% émergences cumulées



--●-- MV1 --▲-- MV1+NPK1 --■-- MV1+NPK2
 ●-- MV1+Δ ▲-- (MV1+NPK1)+Δ ■-- (MV1+NPK2)+Δ

MV1: 2,5 g/l – NPK1: 8-12-8 mg/l – NPK2: 17-23-17 mg/l – Δ : 0,25 mg/m²

Figure 6
 Pourcentages cumulés d'adultes mâles et femelles d'*Anopheles gambiae* résistant aux pyréthriinoïdes (souche VKPR) dont les larves ont évolué dans des milieux composés de matière végétale (MV1) seule, ou en mélange avec un engrais de type NPK, traités ou non par l'insecticide deltaméthrine (Δ).

méthrine. Cette dose est préconisée dans les rizières pour lutter contre la galle du riz *Orseolia oryzivora* (Diptera : Cecidomyiidae) (Dakotto et Nacro, 1987).

Les essais ont montré que 2,5 g de matière végétale par litre d'eau ne suffisent pas à nourrir la centaine de larves présentes dans chaque gîte (fig. 6). Le fait de traiter ces gîtes avec la deltaméthrine inverse la situation, en donnant aux larves qui survivent à l'action neurotoxique de l'insecticide l'occasion de se partager le peu de nourriture disponible et de poursuivre ainsi leur développement jusqu'au stade de l'adulte. Si les deux concentrations en NPK n'ont pas amélioré les qualités nutritives des milieux non traités, elles ont en revanche joué un rôle prépondérant dans les milieux traités à la deltaméthrine, en multipliant par 2,5 le nombre des moustiques émergents.

Les milieux composés de 5 g de matière végétale par litre d'eau ont quant à eux libéré assez de nourriture (protéines, glucides et lipides) pour alimenter les larves et permettre l'émergence d'un nombre important d'adultes (fig. 7). Les deux concentrations en NPK ont de surcroît apporté un complément nutritionnel aux larves, puisque par rapport à la matière végétale seule, la combinaison des deux parties a permis l'émergence d'un nombre d'adultes plus important encore (en fait l'azote, le phosphore et le potassium ne sont pas directement assimilés par les larves de moustiques, mais ces trois minéraux favorisent le développement des bactéries, des algues et des champignons qui accroissent la biomasse des gîtes). Dans la mesure où ces milieux déjà riches en nutriments ne génèrent pas de stress alimentaire, l'impact du traitement insecticide a suivi un schéma de sélection plus traditionnel, qui s'est exprimé par une réduction du nombre des adultes émergents.

Dans les milieux pauvres en matière organique, donc incapables d'assurer l'alimentation d'un grand nombre de larves d'*A. gambiae*, c'est paradoxalement l'action de les traiter avec la deltaméthrine qui – en éliminant les larves les plus vulnérables à l'action toxique de l'insecticide – permet aux larves plus résistantes de consommer le peu de nourriture disponible et de poursuivre leur évolution jusqu'au stade de l'adulte. Dans le cadre de cette expérience réalisée avec une souche d'*A. gambiae* homozygotes *Kdr* (RR), toutes les larves sont résistantes à la deltaméthrine ; mais, à de fortes doses de cet insecticide, certaines larves meurent intoxiquées, alors que d'autres survivent jusqu'à l'émergence de l'adulte. Cette pression de sélection induite par l'insecticide, et qui aboutit au final à transformer un gîte impropre à la survie des moustiques en un gîte productif, ne

% émergences cumulées

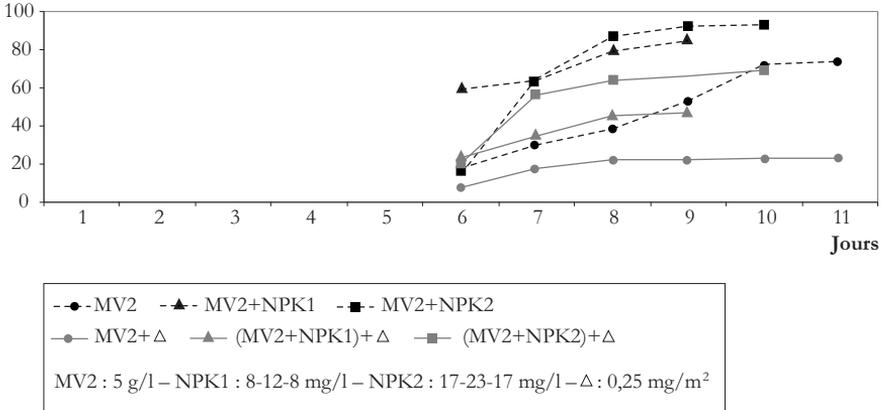


Figure 7

Pourcentages cumulés d'adultes mâles et femelles d'*Anopheles gambiae* résistant aux pyréthrinoïdes (souche VKPR) dont les larves ont évolué dans des milieux composés de matière végétale (MV2) seule, ou en mélange avec un engrais de type NPK, traités ou non par l'insecticide deltaméthrine (Δ).

peut être observée que dans les endroits où *A. gambiae* est résistant aux pyréthri-noïdes. Dans les régions du monde où les vecteurs du paludisme ne montrent plus qu'une sensibilité limitée aux insecticides conventionnels, il est désormais indispensable d'utiliser, au moins dans les rizières, les lagunes, les lacs et les étangs, des molécules actives sur des cibles nouvelles, ou bien des combinaisons d'insecticides possédant des modes d'action différents (Darriet *et al.*, 2010 b ; Darriet et Chandre, 2011).

CONCLUSION

À la lumière de toutes ces observations, il ne fait aucun doute que l'utilisation pas toujours raisonnée des pesticides et des engrais en agriculture crée des situations écologiques nouvelles, favorables à la pullulation des moustiques. Les milieux naturels humides, à travers la composition biologique et physico-chimique de leurs eaux, émettent des messages que les moustiques interprètent

sous la forme d'un signal attractif ou répulsif. La transformation des environnements par l'homme modifie profondément la composition des eaux, qui dès lors se font souvent plus attractives à la ponte, plus riches en nutriments et donc plus favorables au développement des moustiques. Que ce soit dans les villes ou les campagnes, le monde bouge et change perpétuellement. Désormais, un peu partout, le poids de la pression démographique amène les populations humaines à s'installer dans les endroits marécageux où nombre d'insectes nuisibles prolifèrent. Limiter la pullulation des moustiques dans de tels environnements nécessite l'élaboration de méthodes de lutte complexes à mettre en œuvre. En fait, la lutte contre les moustiques a été émaillée, tout au long de son histoire, d'échecs et de succès qui permettent de mesurer pleinement les enjeux et l'ampleur du défi.

La lutte contre les moustiques

3

Les insecticides d'origine végétale comme le pyrèthre, la roténone ou la nicotine ont été pendant longtemps les seules substances utilisées par les hommes pour se défendre contre les insectes nuisibles. Il fallut attendre le milieu du XX^e siècle pour qu'apparaissent sur le marché mondial les premiers insecticides de synthèse. Si, de nos jours encore, la lutte contre les moustiques demeure l'une des principales méthodes de prévention collective, les stratégies modernes de lutte antivectorielle doivent désormais prévenir les risques de résistances aux insecticides, faire face à la diversité toujours plus grande des situations écologiques et anticiper les conséquences possibles du changement climatique sur une nouvelle et plus large distribution des espèces culicidiennes. Nous avons vu que l'homme offre aux moustiques toutes les chances de proliférer. Voyons maintenant quelles sont les stratégies de lutte capables de limiter efficacement ces pullulations, désormais fréquentes dans les villes et les campagnes.

LES GRANDES CAMPAGNES DU PASSÉ

Les actions de lutte centrées sur l'assèchement des zones humides

La lutte contre les moustiques est devenue un concept trop général, et de ce fait difficile à cerner. Au cours des siècles d'âpres combats contre cet ennemi, les hommes ont inventé mille manières de le détruire. Aujourd'hui, quand les entomologistes parlent de lutte contre les moustiques, ce sont les termes « insecticides », « lutte biologique » et « protection de l'environnement » qui viennent à l'esprit. Les insecticides sont assurément les molécules de synthèse les plus utilisées au monde et, même s'ils ne représentent pas une solution miracle au problème que posent les insectes en général, ils ont été et demeurent une arme de choix. Mais,

avant l'avènement des insecticides de synthèse, les hommes avaient compris que, puisque les stades larvaires des moustiques prennent place dans l'eau, il était alors possible de réduire les densités agressives de ces derniers en détruisant physiquement les gîtes de ponte et de vie des larves. En témoigne l'histoire de l'assèchement des marais Pontins. Situés au sud de Rome, les marais Pontins ont de tout temps été victimes du paludisme. Dans la Rome antique, Jules César avait voulu détourner le cours du Tibre pour noyer le marais sous ses eaux, mais il mourut avant de réaliser son projet. Par la suite, certains empereurs envisagèrent au contraire l'assèchement de la zone marécageuse. Bien des siècles plus tard, Napoléon Bonaparte eut à son tour la même ambition, mais les études menées de 1805 à 1812 restèrent lettre morte, les guerres menées par l'Empereur ayant littéralement absorbé toutes les ressources financières. En 1899, les autorités italiennes rassemblèrent des fonds pour assainir la région, mais ce fut finalement sous l'administration de Benito Mussolini que les 20 000 hectares de marais furent asséchés et mis en culture. Le drainage des eaux sur une région aussi vaste que les marais Pontins fut à l'origine de la construction des villes de Latina et de Terracina.

En France, l'endémie palustre a longtemps sévi dans la région parisienne, à Strasbourg et ses alentours, en Sologne, dans le Marais poitevin, dans les Landes, dans le Morbihan, en Camargue et en Corse. En 1810, un savant naturaliste issu d'une vieille famille agenaise, Jean Florimond Boudon de Saint-Amans, entreprit la traversée des Landes comme s'il s'en était allé en expédition dans un pays lointain (Saint-Amans, 1818). Les Landes de Gascogne souffraient d'une bien mauvaise réputation. Elles renvoyaient l'image d'un pays inculte, recouvert de sable, de bruyère et de marécages qui s'étendaient à perte de vue. Les géographes s'obstinaient à imaginer en son centre une chaîne de montagnes. Le premier travail de Saint-Amans fut d'aller vérifier la topographie des lieux. Il y trouva des étendues sableuses et desséchées, des marécages et des tourbières gorgées d'eau, mais point de massif montagneux. La région était certes réputée insalubre, mais ce que vit Saint-Amans dépassait ce qu'il pouvait attendre. « Les hommes sont petits et maigres, les femmes noires et laides, les enfants pâles et bouffis. Ce peuple, au premier coup d'œil, paraît bon, mais triste », écrivait l'explorateur. Pour Saint-Amans, les eaux des marécages, où pullulaient les moustiques, étaient à l'origine de tous ces maux. Il écrit : « Le moyen de remédier à ces inconvénients d'une manière aussi prompte qu'efficace [...] d'y ouvrir beaucoup de ces larges fossés, nommés "crastes" en langage du pays. Ces crastes, dirigées dans un

système général, bien entretenues, conduites avec intelligence, sur les pentes et les lits des ruisseaux, serviraient de dégorgeoirs aux eaux, et délivreraient la contrée de tous les maux qu'elles produisent. » Avec ses seules facultés d'observation et de déduction, Saint-Amans avait ébauché en quelques lignes le plan des actions d'assainissement qui allaient, plus tard, délivrer le territoire des Landes du fardeau du paludisme. En juin 1788, Nicolas Brémontier, ingénieur des Ponts et Chaussées, eut l'idée d'arrêter l'avancée des dunes à l'intérieur des terres en y ensemençant des plantations de pins maritimes. De 1834 à 1857, François Jules Hilaire Chambrelent, lui aussi ingénieur des Ponts et Chaussées, s'attaqua plus spécifiquement au problème des marécages en creusant des fossés destinés à drainer les eaux de pluie vers une myriade de petits lacs. Les surfaces ainsi drainées profitèrent aux pins maritimes qui devinrent très vite plus vigoureux. Enthousiasmé par la transformation de la lande rendue salubre par ces actions d'assainissement des sols, Napoléon III décida du boisement de toute la région. En 1867, 90 000 hectares d'espaces sableux étaient plantés de pins maritimes, tandis que 3 000 hectares de dunes littorales étaient couverts d'oyats et de genêts. Ainsi au fil des années, la lande s'est transformée en une immense forêt. Tout un réseau de routes et de voies ferrées fut construit, ce qui favorisa les échanges et le travail. La vie rurale, jusque-là tournée vers l'élevage des moutons, s'orienta naturellement vers l'exploitation de la forêt. La forêt des Landes de Gascogne est aujourd'hui le plus grand massif de résineux d'Europe, avec une superficie de plus d'un million d'hectares.

Les grandes campagnes d'éradication du paludisme

Au début du XX^e siècle, le paludisme était encore présent dans presque tous les pays, y compris en Europe et en Amérique du Nord. De nos jours encore, cette endémie provoque de un à trois millions de décès dans le monde, dont les trois quarts d'enfants de moins de cinq ans. Avant la découverte des cinq espèces de *Plasmodium* responsables de la maladie, les mesures de prophylaxie se limitaient au traitement des fièvres par la quinine. À la fin du XIX^e siècle, les découvertes d'Alphonse Laveran et de Ronald Ross permirent de lutter simultanément contre le parasite et son vecteur, l'anophèle. Les mesures de lutte antivectorielle ont longtemps reposé sur l'assèchement des régions marécageuses où pondent les anophèles. Ainsi, durant le premier quart du XX^e siècle, les premiers grands

travaux de drainage et d'assèchement des zones humides furent entrepris dans les pays économiquement développés tels que l'URSS, les États-Unis, l'Italie, la France et la Hollande. En 1911, le traitement des locaux d'habitation et des baraquements militaires avec le pyrèthre fut mené en Éthiopie pour éliminer les moustiques adultes, mais le coût prohibitif de l'insecticide freina son utilisation sur une grande échelle. Dans les pays tropicaux, dont la plupart étaient placés sous domination coloniale, la lutte contre les moustiques se limitait aux centres urbains ayant une importance à la fois politique, économique et militaire. En 1930, les expériences ponctuelles qui avaient été menées jusque-là au niveau mondial amenèrent les entomologistes et les médecins à réfléchir sur la faisabilité de campagnes de démoustication réalisées sur de plus grandes échelles. La Seconde Guerre mondiale mit malheureusement un terme à la réflexion. Peu de temps après la guerre, l'apparition du DDT pour détruire les moustiques et celle de la chloroquine pour lutter contre les plasmodies enrichirent l'arsenal de la lutte contre le paludisme. Un insecticide puissant appuyé par un antipaludique efficace : deux armes essentielles qui furent à l'origine du Programme mondial d'éradication du paludisme décidé par l'Organisation mondiale de la santé (OMS) en 1948. En 1955, les paludologues proposèrent un programme en trois phases. La première, dite d'attaque, consistait en des traitements de masse au DDT pour interrompre la transmission. Au cours de la deuxième phase, dite de surveillance, les malades étaient soignés et les derniers foyers résiduels traités avec du DDT. Enfin la troisième phase, dite de consolidation, prévenait la réintroduction des vecteurs et des parasites.

En 1959, la campagne d'éradication du paludisme réunissait 70 pays. L'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie furent de ceux qui déployèrent les plus grands moyens financiers et techniques. Par manque d'informations scientifiques sur la bioécologie des anophèles, d'une part, et sur l'action des insecticides disponibles, d'autre part, l'Afrique ne put s'intégrer au programme. Après quinze années de lutte acharnée, l'OMS fut en mesure d'annoncer que le paludisme était éradiqué en Australie, en Europe et en Amérique du Nord, sur certaines îles d'Amérique du Sud, au Japon, en Corée, à Taïwan et dans la partie orientale de l'URSS. Dans les autres pays concernés par le programme, les résultats furent plus mitigés et dépendants de la situation politique, socio-économique et épidémiologique. Sur le continent africain, où la lutte contre les vecteurs était restée limitée à des zones pilotes géographiquement déterminées (encadré 10), la situation de la maladie

Encadré 10
Les zones pilotes en Afrique

Encouragés par le succès du Programme mondial d'éradication du paludisme dans les pays économiquement développés, les paludologues ont pensé qu'il était possible d'éradiquer cette maladie partout sur la planète, exception faite des pays situés au sud du Sahara où les programmes se déroulèrent, par mesure de prudence, au sein de zones pilotes rigoureusement délimitées situées au Libéria, en Haute-Volta (aujourd'hui Burkina Faso), au Cameroun et à Madagascar. Les zones pilotes ont été créées au début des années 1950 pour évaluer dans les zones rurales de savane et de forêt les méthodes de lutte contre le paludisme les plus efficaces et les moins coûteuses. Au niveau du contrôle des vecteurs, les villages ont été traités avec du DDT et de la dieldrine (organochlorés). Les enquêtes parasito-cliniques eurent pour objectif de chiffrer à l'intérieur des périmètres traités et non traités les indices plasmodiques (IP) et spléniques (IS) des populations urbaines et villageoises. Ces indices représentent respectivement les pourcentages des sujets examinés qui présentent des hématozoaires dans le sang (IP) et ceux qui sont porteurs de grosses rates (IS). Les enquêtes entomologiques ont de leur côté cherché à établir les indices sporozoïtiques (s) des anophèles (qui représentent le pourcentage d'anophèles chez lesquels il est retrouvé des sporozoïtes dans les glandes salivaires), tout en chiffrant au mieux leurs densités agressives à l'intérieur et à l'extérieur des habitations. Les enquêtes ont porté également sur les comportements endophiles, exophiles, les préférences trophiques et le suivi de la sensibilité des vecteurs au DDT et à la dieldrine. Dans la zone pilote de Bobo-Dioulasso (sud-ouest de la Haute-Volta), il a été établi que la transmission des paludismes était en grande partie causée par *A. gambiae* et *A. funestus*, et secondairement par *A. nili*. Le DDT modifiant le comportement du moustique en l'éloignant des supports traités, celui-ci se mit à piquer à l'extérieur des habitations. Ce phénomène d'irritabilité de l'insecticide à l'encontre du moustique est appelé « exophilie induite ». La dieldrine a donné des résultats plus encourageants que le DDT, mais des souches d'*A. gambiae* résistantes à cet insecticide sont rapidement apparues. Au final, et après plusieurs années de traitements intradomiciliaires, l'éradication tant espérée des vecteurs du paludisme dans les zones pilotes est restée un vœu pieux, totalement irréalisable.

n'évolua presque pas (Hamon *et al.*, 1959). Cette tentative d'éradication du paludisme en Afrique, pourtant mise en œuvre sur des zones restreintes, a souffert d'être trop généraliste et de ne pas prendre en compte les caractéristiques spécifiques des vecteurs, des parasites et des populations humaines mises à contribution. À l'issue de ces campagnes, un catalogue des erreurs à ne plus commettre fut établi, mais surtout, les entomologistes médicaux et les médecins comprirent que la lutte antivectorielle ne pouvait plus être envisagée de manière

généraliste, mais qu'elle devait s'adapter à la région, à la spécificité de ses populations urbaines et villageoises et à la bioécologie locale des moustiques. Forts de ces enseignements, les programmes de lutte antivectorielle bannirent de leur vocabulaire le terme « éradication » pour le remplacer par celui de « contrôle » des moustiques.

Vers l'élaboration de nouvelles stratégies de lutte

La lutte contre les moustiques est aujourd'hui plus active que jamais, d'autant que des épidémies de dengue et de chikungunya sévissent dans de nombreux endroits de la planète. Les services de santé estiment à deux milliards le nombre de personnes vivant dans la centaine de pays où existe un risque potentiel de transmission de la dengue. En 2005, l'île de la Réunion a été confrontée à une épidémie de chikungunya d'une ampleur exceptionnelle. La persistance d'*Ae. albopictus* – vecteur de la maladie – et des foyers viraux à la fin de l'hiver austral a fait prendre conscience aux pouvoirs publics que les efforts déployés par les services de démoustication de l'île n'avaient réussi à éliminer efficacement ni le moustique vecteur, ni le virus. Comme l'ont démontré à maintes reprises les expériences du passé, il ne suffit pas de traiter de vastes milieux pour éliminer les moustiques. Il est temps désormais que les scientifiques dirigent efficacement leurs recherches vers l'élaboration de nouvelles stratégies de lutte. Mal utilisés, les insecticides font plus de mal que de bien : ils déciment les abeilles et les prédateurs, tuent un grand nombre de poissons, de reptiles et de petits mammifères. Afin de contrer la résistance des moustiques aux insecticides, il est à la fois normal et logique de penser que si l'on augmente les doses, les insectes finiront par succomber au pouvoir toxique du biocide. Cette logique est singulièrement dangereuse pour l'homme et son environnement, et parfaitement inefficace ! Les doses ne peuvent pas être augmentées indéfiniment, et il est de loin préférable d'utiliser des insecticides nouveaux qui agissent sur des cibles différentes et ne présentent pas de résistance croisée avec les insecticides conventionnels. Ces insecticides de nouvelle génération peuvent-ils être utilisés efficacement en santé publique ? Nous allons maintenant nous pencher sur la nature de ces nouvelles substances et tenter de comprendre pourquoi telle ou telle molécule est plus adaptée pour détruire les larves de moustiques et telle autre, plus apte à éliminer les moustiques adultes.

LA DESTRUCTION OU LE TRAITEMENT DES GÎTES LARVAIRES

Les premières actions entreprises par l'homme pour limiter la pullulation des moustiques ont consisté, nous l'avons vu à travers les exemples des marais Pontins et des Landes de Gascogne, à assécher les marécages. Certes, l'aménagement des zones humides réduit les densités en moustiques, mais il modifie aussi les habitudes de vie de nombreux animaux. Les premiers à pâtir de ces changements sont les oiseaux migrateurs, qui ne trouvent plus dans ces milieux auparavant riches en nutriments un endroit où nidifier. Une fois les sols drainés et asséchés, les marécages deviennent des terres agricoles ou constructibles, où les moustiques se font plus rares, c'est vrai, mais, en retour, la biodiversité est affectée dans son ensemble. Les ingénieurs ne peuvent de toute façon pas assécher toutes les terres marécageuses, le labeur serait par trop colossal avec des coûts extrêmement élevés. Ne reste donc plus comme alternative que de traiter les milieux où les moustiques prolifèrent avec des insecticides chimiques ou biologiques. Dans les années 1950, le Programme mondial d'éradication du paludisme avait orienté sa campagne de lutte contre les anophèles en traitant toutes les zones humides avec du DDT. Les résultats ne se firent pas attendre, les densités en moustiques chutèrent mais, en même temps, les écotoxicologues eurent la mauvaise surprise de constater que le DDT s'accumulait dans les graisses animales. Le DDT possède une demi-vie de 10 à 20 ans, ce qui signifie qu'un traitement effectué avec cet insecticide ne disparaît des sols et des eaux qu'après de très nombreuses années.

Des traitements désormais plus ciblés

Le traitement des gîtes larvaires est de nos jours plus spécifique, les opérateurs prenant désormais en compte la nature du milieu et l'espèce de moustique à combattre. On a aujourd'hui intégré l'idée que la lutte contre les larves d'anophèles ne peut être menée que dans certains milieux précis. En savane et en forêt, l'étendue même des territoires ajoutée à la multiplicité des gîtes larvaires (empreintes d'hommes et d'animaux, trous d'eau, mares, flaques...) rend toute opération de lutte larvicide totalement inenvisageable. Seuls certains biotopes bien déterminés comme les milieux insulaires, les marécages, les rizières, les

étangs et les abords des lacs peuvent faire l'objet de traitements. À Mayotte et à la Réunion par exemple, les gîtes larvaires à *A. gambiae* et *A. arabiensis* ont pendant longtemps été traités avec du téméphos. En milieu urbain, où les gîtes larvaires à *C. p. quinquefasciatus* sont pour beaucoup localisés dans les caniveaux, les latrines et les puisards, il est plus aisé de les repérer et de les traiter régulièrement. Le problème est plus délicat avec *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus*, dont les femelles peuvent pondre un peu partout pourvu que les gîtes abritent des eaux calmes et pas trop polluées. La première chose à faire pour limiter la pullulation de ces moustiques serait d'éliminer les petits gîtes qui, bien souvent, résultent uniquement de la négligence humaine. Le service de démoustication de Fort-de-France à la Martinique a initié en 1998 un procédé à la fois simple et efficace capable de limiter les densités agressives d'*Ae. aegypti* (photo 16). Lors de la fête de la Toussaint, les tombes fleuries par milliers dans les cimetières – et qui dit fleurs, dit vases remplis d'eau – forment un nombre incalculable de gîtes



Photo 16
À la Martinique, pancarte à l'entrée d'un cimetière préconisant l'utilisation du sable plutôt que d'eau dans les vases contenant les fleurs coupées.

potentiellement colonisables par le moustique. Désormais, les fleurs qui ornent les tombes sont disposées à l'intérieur de vases qui ne sont plus remplis d'eau mais de sable humide. Cette opération est renouvelée chaque année. Les femelles d'*Ae. aegypti* ne peuvent donc plus pondre dans ces contenants qui, il y a quelques années encore, constituaient autant de collections d'eau propices au bon développement du vecteur de la dengue.

Une lutte chimique qui évolue

L'éviction des larvicides chimiques conventionnels au profit des bio-larvicides

En ce qui concerne la lutte chimique, le téméphos (organophosphoré) a été ces trente dernières années l'insecticide le plus utilisé pour lutter contre les larves d'*Ae. aegypti*. À la concentration de 1 mg/l, le téméphos peut être incorporé sans danger pour l'homme dans les jarres et les citernes de stockage des eaux de boisson (OMS, 2009 a). Si *Ae. albopictus* est resté relativement sensible au téméphos, nombreuses sont les populations d'*Ae. aegypti* qui lui sont devenues résistantes (Rawlins, 1998 ; Paeporn *et al.*, 2003 ; Marcombe *et al.*, 2009 a). Au cours d'une étude réalisée à la Martinique en 2008, *Ae. aegypti* a montré des niveaux de résistance particulièrement élevés au téméphos (fig 8). À ce problème de résistance s'est ajoutée, récemment, une contrainte liée à l'homologation de

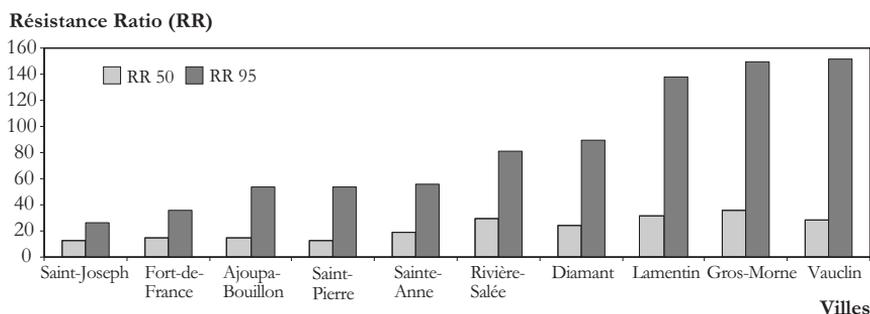


Figure 8
Bio-essais larvaires consistant à exposer des larves de stade 3 d'*Aedes aegypti* originaires de dix localités de la Martinique à des doses croissantes de téméphos. L'analyse Log-Probite des réponses dose-mortalité permet de définir les CL_{50} et CL_{95} de chaque population et de calculer les ratios de résistance (RR) 50 % et 95 % correspondant au rapport des CL_{50} et CL_{95} entre les souches sauvages et la souche de référence sensible (Bora) élevée à l'insectarium.

l'insecticide. L'industriel qui fabrique le téméphos n'ayant pas réitéré sa notification dans le cadre des directives européennes, le larvicide ne peut plus être utilisé par les services de démoustication en Europe.

Ne sont donc plus présentes sur le marché européen que des substances actives en accord avec les directives biocides. Le *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* (*Bti*) est devenu en quelques années le « fer de lance » des opérations de lutte contre les moustiques. Le *Bti* fabrique des toxines dont l'ingestion est fatale pour les larves – surtout pour celles du genre *Aedes* – tout en restant inoffensive pour l'homme et la faune non cible. Il est utilisé pour traiter les eaux de boisson à des concentrations comprises entre 1 et 5 mg/l (OMS, 2006 a). Avec l'éviction des organophosphorés du domaine de la santé publique, les services de démoustication en Europe n'ont pas d'autres solutions que d'utiliser prioritairement le *Bti*. Or, pour agir, le *Bti* doit être consommé par les larves de moustiques, *a contrario* du téméphos qui, lui, agit par contact. L'efficacité du *Bti* dépend aussi de la profondeur des gîtes larvaires, de la nature et de la densité du couvert végétal, de la température et de l'ensoleillement des eaux, de la teneur en matière organique et, enfin, de la sédimentation plus ou moins rapide de ses principes actifs au fond des gîtes. De surcroît, il est efficace sur les jeunes stades larvaires, moins sur les larves de quatrième stade, et pas du tout sur les nymphes. Cette action limitée aux larves impose une vigilance opérationnelle permanente, qui complique singulièrement les opérations de traitement. L'impact financier est énorme, dans la mesure où les traitements doivent être rapprochés dans le temps et les volumes de bouillies épandus plus importants que la plupart des autres préparations élaborées avec des insecticides chimiques. Un autre larvicide d'origine biologique, le *Bacillus sphaericus* (*Bs*), se caractérise par la stabilité de ses spores dans les eaux polluées, d'où son utilisation occasionnelle pour limiter les densités agressives de *C. p. quinquefasciatus*. Le spinosad également a été très étudié ces dix dernières années en laboratoire (Darriet *et al.*, 2005 a ; Romi *et al.*, 2006) et sur le terrain (Darriet *et al.*, 2010 b ; Marcombe *et al.*, 2011 a). Depuis 2007, l'OMS recommande son utilisation pour lutter contre les larves de moustique à des doses comprises entre 0,1 et 0,5 mg/l (OMS, 2007).

Les inhibiteurs de développement des insectes

Si la plupart des larvicides agissent sur les larves rapidement, il n'en est pas de même des inhibiteurs de développement des insectes, dont les effets létaux se

font sentir plusieurs jours après le traitement. Le succès d'une campagne de démoustication s'apprécie par le niveau de destruction des larves et des nymphes 24 à 48 heures après le traitement. Pour les inhibiteurs comme le diflubenzuron, le triflumuron, le novaluron ou le teflubenzuron, qui bloquent la synthèse de la chitine après les mues larvaires, il n'est possible de déceler leur action que trois à cinq jours après leur épandage. Pour les mimétiques de l'hormone juvénile qui agissent sur les nymphes (méthoprène, fenoxycarb et pyriproxyfen), il est même impossible d'évaluer leur action sur le terrain sans recourir à des bio-essais en laboratoire. La cyromazine, qui appartient à la famille chimique des aminotriazines, possède une action sur la sclérification de la cuticule après les mues larvaires et une autre, pas totalement élucidée, sur l'ADN contenu dans le noyau des cellules. Cette double action, centrée à la fois sur la cuticule et sur le matériel génétique de l'insecte, fait de la cyromazine un larvicide singulier qui mériterait d'être davantage étudié ; de surcroît, cette molécule ne montre pas de résistance croisée avec les insecticides organophosphorés, carbamates et pyréthrinoïdes (Darriet *et al.*, 2008). Efficaces dans l'absolu, les inhibiteurs de croissance des insectes ne sont que peu ou pas utilisés par les services de démoustication, car les échecs éventuels des traitements ne se font sentir que trop tardivement et rendent de ce fait tout effort de lutte onéreux et aléatoire. De plus, dans des milieux aussi complexes biologiquement que le sont les marécages, les rizières, les étangs et les lagunes, beaucoup de ces larvicides se révèlent trop toxiques vis-à-vis de la faune non cible, et en particulier des crustacés (daphnies, crevettes) et des insectes prédateurs (nèpes, ranatres, notonectes...).

*Un arsenal qui doit être respectueux
de l'environnement*

Il faut se rendre à l'évidence, l'arsenal des larvicides utilisables selon la législation européenne ne regroupe plus aujourd'hui que quelques composés, tous de toxicités différentes et dotés de mécanismes d'actions très spécifiques. Ainsi, il est inutile de vouloir diriger une lutte contre les larves d'anophèles – dont chacun sait maintenant qu'elles cherchent leur nourriture à la surface des eaux – avec des épandages de *Bti*, dont les principes actifs (du moins avec les formulations conventionnelles) sédimentent au fond des gîtes. Il est dangereux également d'utiliser des inhibiteurs de croissance qui agissent sur la synthèse de la chitine dans des environnements riches en crevettes et en crabes. Les crustacés comme les insectes sont des arthropodes qui passent par une succession de mues larvaires

avant d'arriver au stade de l'adulte. L'efficacité d'un larvicide n'est donc plus un critère suffisant pour décider de la réussite ou non d'une campagne de lutte. Il faut dorénavant que le composé épandu ne soit toxique ni pour l'homme, ni pour l'environnement. Contraintes écologiques *versus* destruction des moustiques, ce bras de fer ne cesse de se durcir avec le temps et complique la tâche de ceux qui ont pour mission de limiter la pullulation.

LA LUTTE CONTRE LES ADULTES AILÉS

L'utilisation des insecticides chimiques en aspersions intradomiciliaires

Le Programme mondial d'éradication du paludisme a entamé ses campagnes de démoustication par le traitement au DDT de toutes les collections d'eau susceptibles d'abriter des larves d'anophèles. Quelques années plus tard, quand il fut constaté que cette méthode n'apportait pas de baisse notable de la transmission, les paludologues en arrivèrent à la conclusion qu'il fallait, cette fois, appliquer le DDT à l'intérieur des habitations.

Dans une maison qui ne reçoit pas de traitement insecticide, les moustiques piquent les hommes durant la nuit, à l'intérieur ou à l'extérieur des habitations. Les moustiques qui piquent les hommes sont dits « anthropophiles », et ceux qui piquent les animaux, « zoophiles ». Si le repas de sang est pris à l'intérieur de la maison, le moustique est endophage. Si au contraire il pique à l'extérieur des habitations, il est exophage. Aussitôt après le repas de sang, certains moustiques restent à l'intérieur des maisons pour y assurer la maturité de leurs œufs, ils sont endophiles. D'autres au contraire préfèrent quitter les habitations et se réfugier dans les abris disséminés un peu partout dans la nature, dans ce cas ils sont dits exophiles. *A. gambiae* et *A. funestus*, les deux vecteurs majeurs du paludisme en Afrique, sont des anophèles anthropophiles, endophages et endophiles qui, 48 à 72 heures après leur repas de sang, quittent les habitations pour pondre leurs œufs dans diverses collections d'eau.

Dans une maison traitée avec un insecticide rémanent (photo 17), la plupart des anophèles meurent s'ils sont sensibles au composé toxique. Si les traitements sont



Photo 17

Opérateur du service de lutte antivectorielle de Mayotte sur le point de réaliser le traitement des murs et du plafond d'une maison (aspersion intradomiciliaire), afin de lutter contre les anophèles vecteurs de paludisme.

appliqués à l'échelle d'une ville ou d'un village, la transmission du parasite est fortement diminuée (effet communautaire). En zone d'endémie palustre, le DDT a été l'insecticide le plus utilisé au monde. Son temps d'activité à l'intérieur des habitations s'échelonnant sur six mois, le DDT était appliqué à raison d'une à deux fois par an, selon que le mode de transmission était pérenne ou saisonnier.

Or, le DDT est un insecticide doté de propriétés excito-répulsives qui éloignent les moustiques des supports traités. Les anophèles, naturellement endophiles, ont commencé à piquer à l'extérieur des maisons, ne reprenant leur comportement endophile habituel que lorsque l'activité du DDT baissait. Il devint vite évident que la lutte antivectorielle devait s'appuyer sur l'utilisation d'insecticides aussi actifs que le DDT, mais dotés de propriétés moins irritantes pour les moustiques. La zone pilote de Bobo-Dioulasso au Burkina Faso a joué un rôle décisif dans le choix des nouveaux insecticides. La station expérimentale de Soumouso (photo 18), située à une quarantaine de kilomètres au sud-est de Bobo-Dioulasso,



Photo 18

Station expérimentale de Soumouso (Burkina Faso).

À droite de la photo se trouvent les cases de type mossi, et à gauche, les cases de type bobo.

a été construite en 1968 à la demande de l'Organisation mondiale de la santé. La station comprenait vingt cases-pièges de type bobo et mossi équipées de vérandas et constituées chacune d'une pièce d'habitation. Les matériaux utilisés pour la construction des maisons étaient principalement issus de la savane environnante : des briques en terre compactée (banco), ainsi que du bois et de la paille. Durant sa période d'activité (1968-1993), la station a tenu le rôle de Centre collaborateur de l'OMS avec mission d'évaluer de nombreux insecticides. En 1979, Hervy *et al.* ont présenté une synthèse qui référençait l'efficacité d'une trentaine d'insecticides. Les auteurs concluaient leur étude en sélectionnant les meilleurs composés, à savoir cinq organophosphorés – le malathion, le fénitrothion, le chlorphoxim, le pirimiphos-méthyl et le bromophos – ainsi que trois carbamates – le landrin, le propoxur et le moban.

Pour lutter contre les vecteurs du paludisme, le malathion était utilisé à 2 g/m², or, à quantité égale avec le DDT, son efficacité ne dépassait pas trois mois. D'autres organophosphorés ont été appliqués à l'intérieur des maisons, comme le fénitrothion et le fenthion, tous deux employés à la dose de 2 g/m². Dans le groupe des carbamates, le propoxur et le bendiocarb ont été utilisés dans de nombreux pays, mais leur toxicité sur les mammifères exigeait – et demande encore aujourd'hui – des précautions d'emploi très rigoureuses. C'est à la fin des années 1970, avec l'apparition sur le marché des premiers pyréthrinoïdes, que la lutte contre les moustiques a pris un nouvel essor. Cette famille de composés peu toxiques sur les animaux à sang chaud se caractérise par des produits qui agissent pendant six mois à des doses de traitement plus faibles que pour la plupart des autres insecticides. Les pyréthrinoïdes génèrent un effet de *Knock-down* (KD) qui assomme puis tue les moustiques après seulement quelques minutes de contact avec les matériaux traités. L'effet excito-répulsif de ces composés entraîne de concert une limitation importante du contact entre l'homme et le moustique. Mortalité rapide des moustiques combinée à un effet excito-répulsif qui les éloigne, ces deux actions font baisser à l'intérieur des habitations le taux de gorgement des moustiques, et donc le risque de piqûre infectante. La perméthrine et la deltaméthrine ont été les deux premiers pyréthrinoïdes évalués en cases-pièges. Beaucoup d'autres sont arrivés par la suite ; en fait, des années de travail leur ont été consacrées, les recherches ayant été menées essentiellement sur *A. gambiae* et *A. funestus* (Hervy *et al.*, 1982 ; Darriet, 1991). Lorsque les pyréthrinoïdes sont appliqués sur les murs et le plafond des maisons, ils tuent une

partie des moustiques tout en éloignant l'autre partie. En raison de cette action d'évitement des supports traités, beaucoup d'anophèles ne franchissent plus le seuil des habitations, et il s'ensuit une recrudescence du nombre de piqûres à l'extérieur des maisons.

Les limites de la lutte contre les moustiques adultes

Les pyréthrinoïdes dans leur ensemble n'ont pas été épargnés par ce fléau mondial qu'est devenue la résistance aux insecticides. Au cours d'un programme de recherche conduit de 1995 à 2000 en Côte d'Ivoire sur la résistance d'*A. gambiae*, nous avons montré que la quasi-totalité des populations de savane et de forêt de ce pays étaient résistantes à la perméthrine et à la deltaméthrine (Chandre *et al.*, 1999) (fig. 9). La figure 9 fait apparaître que les niveaux de résistance du vecteur *A. gambiae* sont d'autant plus élevés que la ville ou le village se trouvent situés plus au nord du pays. La raison de cette plus forte résistance des anophèles au nord plutôt qu'au sud de la Côte d'Ivoire est directement liée à la culture du coton – grosse consommatrice d'insecticides –, intensive dans le nord du pays alors qu'elle est rare dans le sud.

À la Martinique, *Ae. aegypti* s'est également révélé résistant à la deltaméthrine (Marcombe *et al.*, 2009 a ; 2009 b). Dans les départements français d'Amérique (Martinique, Guadeloupe et Guyane), la dengue transmise par *Ae. aegypti* est devenue une préoccupation majeure de santé publique, avec l'apparition d'épidémies récurrentes de tous les sérotypes, y compris celui de la dengue hémorragique. En remplacement du DDT, jugé trop toxique pour l'environnement, les services de démoustication ont utilisé pendant plus de vingt ans le malathion et le fénitrothion. En 2006, soit peu de temps après l'épidémie de chikungunya sur l'île de la Réunion, les organophosphorés ont à leur tour été bannis du panel des insecticides utilisables en santé publique. La raison de ce retrait tient principalement à leur manque de sélectivité vis-à-vis de la faune non cible et à leur toxicité pour l'homme. Ne restent donc plus actuellement que les pyréthrinoïdes pour traiter l'intérieur et l'extérieur des habitations. Or, si la deltaméthrine est reconnue comme l'un des meilleurs insecticides pour traiter l'intérieur des habitations, elle montre en revanche certaines limites quand les traitements sont effectués à l'extérieur des maisons. La dose de deltaméthrine recommandée par l'OMS pour le traitement

% de mortalité à 24 heures

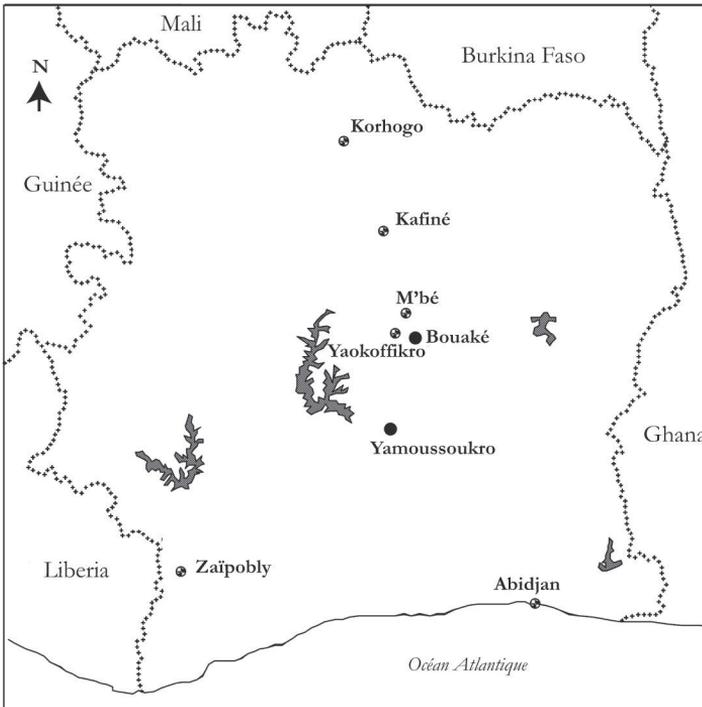
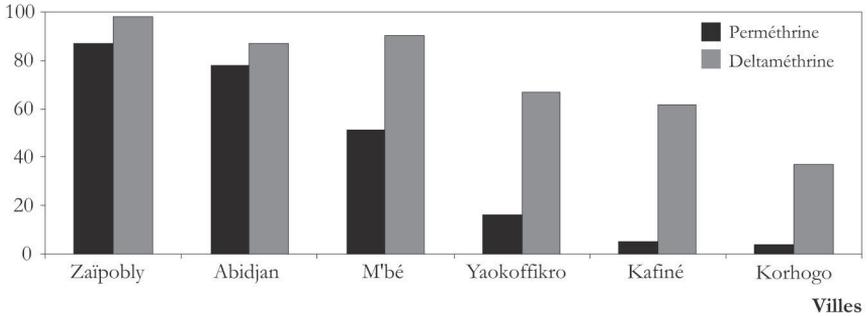


Figure 9

Bio-essais consistant à exposer des adultes femelles d'*Anopheles gambiae* originaires de six régions de Côte d'Ivoire à la dose diagnostique de 91 mg/m² (0,25 %) de perméthrine et de 9,1 mg/m² (0,025 %) de deltaméthrine.

spatial des espaces publics est de 1 g/ha (OMS, 2006 a). À cette dose de produit actif, il a été montré à la Martinique, à Fort-de-France, qu'une succession de trois traitements réalisés à trois jours d'intervalle ne présentait plus la moindre efficacité sur les adultes d'*Ae. aegypti* résistants aux pyréthrinoïdes (Marcombe *et al.*, 2011 b). Cette résistance généralisée sur toute l'île, vieil héritage de l'emploi du DDT et peut-être même de l'usage abusif de la chlordécone dans les bananeraies, a sans doute été aggravée par l'utilisation plus récente des pyréthrinoïdes en hygiène domestique (aérosols, serpentins, plaquettes diffusantes...).

La lutte contre les adultes de moustiques par le biais des aspersions intradomestiques et/ou spatiales nécessite une planification rigoureuse des traitements, génère des coûts de personnel importants, implique des déplacements de véhicules incessants, une forte consommation en insecticides et en équipements divers. Il est évident qu'aucune communauté urbaine ou villageoise ne peut entreprendre de telles opérations sans recourir à des services agréés et financés par l'État. Avec la distribution toujours plus importante de moustiquaires imprégnées de pyréthrinoïdes s'est développée une alternative durable aux aspersions intradomestiques, à la fois plus simple à mettre en œuvre, plus économique et moins astreignante, aussi bien pour les services de santé que pour les populations. Les moustiquaires imprégnées d'insecticide ne sont toutefois pas apparues en un jour ! Quelle est la raison d'un aussi fulgurant succès planétaire ?

LES MOUSTIQUAIRES IMPRÉGNÉES D'INSECTICIDES

Un usage très ancien des moustiquaires

L'usage des moustiquaires de lit remonte à des temps très anciens. Il en est fait mention dans la Bible et les écrits de la Rome antique. Hérode (73 - 4 av. J.-C.) rapporte que les pêcheurs en Égypte s'enveloppaient dans des filets de pêche, l'odeur de poisson empêchant les mouches et les moustiques de venir les piquer. La reine Cléopâtre dormait sous une moustiquaire cousue de fil d'or. Des récits chinois datant du III^e siècle après J.-C. attestent de l'utilisation des moustiquaires de lit par les riches familles du royaume. Au XIX^e siècle, époque des grandes

expéditions scientifiques et militaires, les explorateurs firent de la moustiquaire leur arme de prédilection contre les insectes piqueurs. Si les moustiquaires de lit sont utilisées depuis des temps immémoriaux, ce n'est que depuis un quart de siècle qu'elles font partie intégrante des programmes mondiaux de lutte contre le paludisme. Les premières moustiquaires imprégnées d'insecticide (le DDT) furent utilisées par l'armée américaine pendant la Seconde Guerre mondiale. En 1960, les Chinois procédèrent à de nouveaux essais d'imprégnation avec du DDT, mais ceux-ci ne furent pas concluants, et les recherches furent abandonnées.

L'avantage des moustiquaires imprégnées d'insecticides

Une moustiquaire en parfait état est en elle-même une protection mécanique simple, qui limite efficacement le contact entre l'homme et le vecteur (Darriet *et al.*, 2000 a). Cependant, une moustiquaire intacte ne confère pas une protection totale, dans la mesure où, pendant son sommeil, l'utilisateur peut malencontreusement garder une partie du corps contre la moustiquaire et permettre aux moustiques de piquer à travers le tulle. Une moustiquaire intacte constitue donc une barrière physique efficace mais pas infaillible, d'où l'idée toute simple de l'imprégner avec un insecticide rémanent appartenant à la famille chimique des pyréthrinoides. Quand les résultats des deux premières études (Darriet *et al.*, 1984 ; Ranque *et al.*, 1984) parvinrent dans les rangs de la communauté scientifique internationale, la première réaction fut circonspecte. En effet, ces études révélaient que les moustiquaires imprégnées avec 80 mg de perméthrine/m² avaient réduit de 70 % le taux d'entrée des anophèles à l'intérieur des habitations. De surcroît, l'exophilie induite par l'insecticide s'était élevée à 97 %, alors qu'elle ne dépassait pas 30 % avec les moustiquaires non traitées (Darriet *et al.*, 1984). De même, les premières moustiquaires imprégnées de deltaméthrine à la dose de 8 mg/m² ont montré que cette méthode de prévention contre les piqûres d'anophèles assurait un rôle protecteur vis-à-vis de la maladie (Ranque *et al.*, 1984). La question que se posèrent alors bon nombre d'entomologistes, de médecins, d'épidémiologistes et de parasitologues était de savoir comment un outil aussi rudimentaire et ancestral qu'une moustiquaire – même imprégnée d'insecticide – pouvait conférer un tel niveau de protection contre les vecteurs du paludisme. Ces deux études pionnières firent couler beaucoup d'encre, elles furent discutées dans de nombreux congrès, des dizaines d'évaluations similaires furent réalisées

dans le monde pour vérifier la validité des données initiales. Et c'est alors que le verdict tomba, catégorique et définitif : les moustiquaires imprégnées de perméthrine ou de deltaméthrine protègent l'homme des piqûres de moustiques comme aucun autre moyen de lutte ne l'avait fait auparavant. Une moustiquaire imprégnée de pyréthriinoïdes protège l'utilisateur par une barrière chimique qui renforce la barrière physique, bien souvent altérée par des trous et des déchirures. Or, et c'est là que l'outil devient intéressant, les pyréthriinoïdes qui servent à traiter les moustiquaires induisent une dynamique nouvelle des populations de moustiques au pourtour et à l'intérieur des habitations. La mortalité importante des moustiques, combinée à la diminution du contact entre l'homme et le vecteur, fait que les moustiquaires imprégnées demeurent actuellement le meilleur moyen de protection personnelle. Une moustiquaire imprégnée confère une protection individuelle lorsque son effet se fait sentir au niveau de la personne ou de la cellule familiale. Quand les moustiquaires traitées sont distribuées dans un ou plusieurs villages avec un taux de couverture proche ou supérieur à 80 %, les effets de l'insecticide sont constatés à l'intérieur de toutes les habitations. En fait, la réduction du contact homme/vecteur, combinée à la mortalité élevée des anophèles, aboutit à une protection communautaire dont les bénéfices s'expriment par une baisse de la transmission du paludisme. La distribution de moustiquaires imprégnées de perméthrine dans plusieurs villages de Gambie a, de la sorte, entraîné une réduction de 90 % des taux de gorgement d'*A. gambiae*, ce qui, sur des enfants âgés de 1 à 9 ans, aurait réduit de 63 % les épisodes fébriles liés au paludisme (Snow *et al.*, 1988). Au Burkina Faso, la mise en place de moustiquaires imprégnées de deltaméthrine dans des villages proches de Bobo-Dioulasso a entraîné des réductions de 80 à 90 % de la transmission du paludisme (Carnevale *et al.*, 1988 ; Robert et Carnevale, 1991). L'exemple le plus spectaculaire reste néanmoins l'impact des moustiquaires imprégnées en Chine. Dans le district de Bujji, situé au sud du pays, leur utilisation a permis une réduction de 93 % des densités d'*A. sinensis* et d'*A. anthropophagous*. Après trois années d'étude seulement, l'incidence palustre avait diminué de 98 % (Li *et al.*, 1989).

Des efforts à mener pour une meilleure distribution

Encouragée par des résultats aussi spectaculaires, l'OMS décida en 1992 de multiplier les projets susceptibles d'améliorer le contrôle du paludisme partout dans

le monde, et en particulier en Afrique. Parmi les mesures proposées figurait la lutte antivectorielle, et en particulier l'usage des moustiquaires imprégnées de pyréthrinoïdes. Les moustiquaires imprégnées ont généré un important courant de recherche dans beaucoup de domaines de la santé publique. Ces recherches ont porté avec objectivité sur les aspects liés à la moustiquaire elle-même, aux insecticides et sur les déterminants ethnologiques, sociologiques et économiques qui décident de l'acceptabilité ou du rejet de cette méthode de lutte par les populations. Même si la moustiquaire imprégnée représente à l'heure actuelle le meilleur moyen de protection contre les vecteurs du paludisme, cet outil demeure encore, pour beaucoup de personnes vivant dans les zones rurales, inaccessible et trop onéreux. Nombreux sont encore de nos jours les villages isolés, éloignés des voies de communication et des commodités de la ville. Dans les centres urbains en revanche, où les moyens de communication sont plus rapides et les revenus des ménages supérieurs, l'usage de la moustiquaire imprégnée pourrait être généralisé.

Mais distribuer dans les villes et les campagnes des millions de moustiquaires n'est pas chose facile. Au niveau opérationnel, l'imprégnation d'une moustiquaire peut se faire chez l'habitant mais, le plus souvent, cette opération se déroule de façon collective dans les villages et/ou dans des centres d'imprégnation. Pour conserver une efficacité optimale, une moustiquaire doit être imprégnée par la méthode de trempage tous les six mois. Or le manque de financement et l'indisponibilité récurrente de l'insecticide ont toujours constitué un frein à l'essor des moustiquaires. C'est donc pour résoudre les problèmes liés à l'insecticide et à l'acte même de l'imprégnation que sont apparues les moustiquaires pré-imprégnées. Ces moustiquaires, dites de « longue durée », sont fabriquées en usine et possèdent une durée d'action de trois ans au moins. Avec du matériel ainsi prêt à l'emploi et ne nécessitant aucune ré-imprégnation, toutes les conditions sont enfin réunies pour que les moustiquaires puissent prendre un nouvel essor (photo 19).

L'avènement des moustiquaires durablement imprégnées a ouvert des opportunités nouvelles au sein des programmes nationaux de lutte contre le paludisme : on a mis à profit par exemple des campagnes de vaccination pour les vendre à des prix abordables ou simplement les donner. Cette politique de distribution très large possède aussi l'avantage de protéger les femmes enceintes et les enfants de moins de cinq ans, principales victimes du paludisme dans le monde. Il est



Photo 19
À Mayotte, nombreuses sont les maisons qui sont désormais équipées de moustiquaires imprégnées d'insecticide « longue durée d'action ».

temps que *TOUS* les enfants des villes et des villages puissent enfin dormir sous une moustiquaire imprégnée. En ce début de XXI^e siècle où la technologie pousse l'espèce humaine vers les étoiles et où l'information circule jusque dans les endroits les plus reculés de la planète, il est inacceptable que des enfants meurent encore de paludisme, faute de pouvoir dormir sous une *simple* moustiquaire imprégnée. La distribution de masse peut être résolue sans grande difficulté : pour cela, il faudrait que les pays du Sud et du Nord s'entendent sur les moyens à mettre en œuvre. La distribution des moustiquaires sur de vastes échelles n'est qu'une question de volonté et de logistique ! Le seul véritable problème que rencontrent les moustiquaires imprégnées réside dans l'expansion mondiale des résistances aux insecticides. Il viendra d'ailleurs un jour où même les pyréthrinoïdes deviendront totalement inefficaces. La recherche scientifique s'emploie à trouver de nouveaux insecticides, d'associer les meilleurs d'entre eux afin de générer des mécanismes

de synergie, de trouver des stratégies de lutte sans cesse plus innovantes. De quoi sera faite la lutte antivectorielle de demain ? Personne ne le sait vraiment, pour la raison toute simple que le moustique s'adapte aux environnements humains beaucoup plus vite que l'homme n'est capable de le faire lui-même !

DES STRATÉGIES DE LUTTE SANS CESSER RENOUVELÉES

Désormais, l'utilisation d'un insecticide en santé publique dépend plus de ses caractéristiques toxicologiques et écotoxicologiques que de son efficacité réelle sur le moustique. Il est en effet inenvisageable d'épandre une substance toxique dans les milieux naturels, surtout si la molécule en question s'accumule dans les sols et dans les êtres vivants. Les directives européennes qui encadrent les produits biocides sont très strictes à ce sujet. S'agissant des produits adulticides, seuls les pyréthriinoïdes sont encore utilisables en Europe. Cette situation quelque peu déséquilibrée ne permet pas une gestion raisonnée des actions de lutte. De ce fait, inévitablement, l'usage répété dans le temps et à grande échelle du même insecticide génère d'intenses pressions de sélection qui aboutissent à l'émergence de mécanismes de résistance. Lorsqu'une résistance est déclarée, il est inutile d'augmenter les doses, cela ne fait que sélectionner davantage de résistance et polluer plus l'environnement. L'accumulation des xénobiotiques dans les nappes phréatiques contamine l'eau potable consommée par les hommes et les animaux. La présence d'insecticides dans les eaux de surface entraîne, en plus de leur propre contamination, une véritable hécatombe chez les animaux prédateurs tout en générant des dynamiques de sélection soutenues chez les moustiques. Cette situation est d'autant plus préoccupante que les engrais NPK polluent les eaux souterraines et de surface, et que ce type de pollution attire les moustiques à la recherche d'un lieu de ponte. Des eaux riches en engrais, en matière organique et en pesticides : les conditions sont réunies pour attirer les moustiques, sélectionner ceux qui sont porteurs des gènes de résistances et favoriser leur prolifération.

Pour développer et mettre sur le marché un nouvel insecticide, les industriels doivent investir beaucoup d'argent. Or, le marché de la lutte antivectorielle ne

présente que peu d'intérêt financier, à tel point que lorsqu'une molécule nouvelle est découverte, les laboratoires ne cherchent même pas à savoir si elle est active sur les moustiques. Il n'y a que peu d'espoir de voir apparaître dans les années à venir des insecticides nouveaux, efficaces sur les larves ou les adultes de moustiques. Face à ce constat, il ne reste donc plus pour combattre les résistances que l'élaboration de stratégies innovantes, dont l'une des plus prometteuses consiste à associer plusieurs composés possédant des modes d'action différents.

Les mélanges d'insecticides et de synergistes avec des modes d'action différents

Pour *A. gambiae* sensible aux insecticides, une action de synergie (phénomène par lequel plusieurs substances mises ensemble créent un effet plus important que la somme des effets attendus) a été observée sur moustiquaire avec un mélange composé de carbosulfan (carbamate) et de bifenthrine (pyréthrianoïde) (Corbel *et al.*, 2002). Avec le temps, le carbosulfan se transforme en carbofuran, un insecticide beaucoup plus toxique que la molécule initiale et qui ne peut être toléré sur un support aussi proche de l'homme que le sont les moustiquaires imprégnées. Les recherches se sont alors orientées vers les organophosphorés, en particulier vers le chlorpyrifos-méthyl qui se caractérise par une structure thiophosphate (P=S). Durant le processus de désulfuration des thiophosphates par les oxydases de l'insecte, l'atome de soufre est remplacé par un atome d'oxygène (P=S → P=O), rendant la forme oxon ainsi générée 3 000 fois plus toxique que le composé originel. Le chlorpyrifos-méthyl mélangé à de la bifenthrine a de nouveau induit une interaction synergique sur les adultes d'*A. gambiae* sensibles aux insecticides, mais pas sur ceux résistants aux pyréthrianoïdes (Darriet *et al.*, 2003). L'explication en est que les effets excito-répulsifs des insecticides s'additionnent et se renforcent, ce qui au niveau du moustique se traduit par un fort évitement des matériaux traités (Darriet *et al.*, 2005 b). Les recherches effectuées sur les combinaisons d'insecticides sont restées rares ces dernières années. C'est la raison pour laquelle nous avons cherché à combiner à la deltaméthrine – l'un des insecticides les plus utilisés en santé publique –, un représentant de la famille des néonicotinoïdes – le dinotéfuran – et le pypéronyl butoxide (PBO), un inhibiteur des oxydases d'insectes. Le mélange ainsi composé a été évalué en laboratoire sur une souche d'*A. gambiae* résistante aux pyréthrianoïdes (Darriet et Chandre, 2013).

La deltaméthrine est un pyréthri-noïde qui modifie la cinétique d'inactivation des canaux sodium (Na^+) situés le long de l'axone, tout en provoquant une libération plus importante du neurotransmetteur acétylcholine dans les terminaisons synaptiques (Salgado *et al.*, 1983). L'action neurotoxique résultant de ces deux effets provoque une transmission continue de l'influx nerveux, qui aboutit à des convulsions puis à la tétanie de l'insecte. Les moustiques résistants aux pyréthri-noïdes se caractérisent par des canaux sodium mutés, qui limitent l'affinité de certaines de leurs protéines membranaires avec la molécule toxique. Le pipéronyl butoxide (PBO) quant à lui bloque l'activité des oxydases du moustique. La synergie induite par la combinaison deltaméthrine + PBO est forte, mais elle ne suffit pas à restaurer l'efficacité du pyréthri-noïde. C'est alors que le dinotéfuran entre en action en se fixant en lieu et place du neurotransmetteur acétylcholine sur les récepteurs nicotini-ques situés dans les synapses (Tomizawa et Yamamoto, 1993). La synergie globale du mélange peut s'expliquer par le blocage des oxydases par le PBO, puis par les actions combinées de la deltaméthrine et du dinotéfuran au niveau des fentes synaptiques, l'effet résultant de cette double action étant une concentration anormalement élevée d'acétylcholine dans les neurones. D'autres combinaisons « deltaméthrine + PBO » associées cette fois avec les néonicotinoïdes thiamethoxam, nitenpyram et thiacloprid ont aussi généré des mécanismes de synergie puissants qui mériteraient d'être davantage étudiés sur le terrain (Darriet et Chandre, 2013).

Les applications de telles associations sont sans conteste nombreuses, en particulier dans la lutte contre les vecteurs du paludisme résistants aux pyréthri-noïdes. Lorsque cette résistance se limitait à la seule mutation *Kdr*, il n'y avait pas vraiment à s'inquiéter pour l'avenir des moustiquaires imprégnées. Les études de laboratoire et de terrain avaient montré en effet qu'un moustique résistant était moins irrité par les pyréthri-noïdes que son homologue sensible et restait, de ce fait, plus longtemps en contact avec les supports traités (Chandre *et al.*, 2000 ; Darriet *et al.*, 1998 b ; Darriet *et al.*, 2000 b). Bien que les moustiques résistants soient capables de tolérer des quantités plus élevées d'insecticides, ils absorbent en fin de compte plus de toxique par contact tarsal et finissent par mourir. Les choses se sont hélas compliquées ces dernières années avec l'expansion géographique des résistances métaboliques. Il est urgent désormais de trouver des mélanges d'insecticides originaux, capables de générer des mécanismes de synergie nouveaux. Ce n'est plus seulement l'avenir des moustiquaires imprégnées qui

est en jeu, mais la vie de centaines de millions de personnes qui vivent dans les régions de forte endémie palustre.

Pour les mêmes raisons que dans le cas des adulticides, la lutte contre les larves a elle aussi besoin de mélanges originaux. Lutter contre les larves de moustique demeure un exercice difficile, dans la mesure où, outre le fait qu'ils ne peuvent traiter la totalité des gîtes larvaires, les services de démoustication ne peuvent s'appuyer que sur un nombre très limité de composés larvicides. Fabriquer un mélange avec deux molécules différentes revient à créer un composé nouveau doté de propriétés nouvelles. Cette définition colle à la perfection au mélange que nous avons élaboré avec le spinosad (naturalites d'origine bactérienne) et le pyriproxyfen (inhibiteur de développement des insectes) : combinaison de deux larvicides alliant, à travers un fort effet de synergie, l'efficacité du premier sur les larves avec celle du deuxième, plus spécifiquement actif sur les nymphes (Darriet *et al.*, 2006) (fig. 10).

Ce mélange doté de propriétés larvicides et nymphicides a d'ailleurs fait l'objet d'une étude approfondie dans les gîtes naturels à *A. aegypti* de la Martinique (Darriet *et al.*, 2010 b). L'évaluation a été menée dans la commune du Vauclin, située sur le littoral atlantique, au sud-est de l'île. Cette région montagneuse se caractérise par un climat tropical humide, avec des précipitations (2 000 mm) qui s'échelonnent de mai à novembre. Les gîtes « hors sol » traités ont été ceux trouvés chez l'habitant, des fûts en plastique de 200 litres exempts de faune associée placés le plus souvent sous les gouttières des maisons pour récupérer les eaux de pluie (photo 11). Le pyriproxyfen est décrit dans la littérature comme un composé relativement stable dans l'eau ; pourtant, dans les fûts utilisés lors de notre étude, ce larvicide n'a montré qu'une efficacité de trois semaines. Selon les mêmes critères d'évaluation, le spinosad est resté actif durant trois mois et demi, et le mélange pyriproxyfen + spinosad pendant plus de quatre mois.

Utilisés seuls et pendant longtemps, les insecticides génèrent de fortes pressions de sélection. Les mécanismes de résistances qui en résultent ne sont souvent pas sélectifs envers un seul insecticide, ils affectent bien souvent l'efficacité de toute une famille chimique, de plusieurs familles même si le mode d'action de ces dernières est similaire. En témoignent les résistances croisées qui sont apparues entre le DDT et les pyréthrinoïdes, et entre les organophosphorés et les carbamates. Il existe aussi une résistance de type *Rdl* (résistance dieldrine) qui affecte l'efficacité du fipronil (phénylpyrazoles). La résistance croisée dieldrine/fipronil

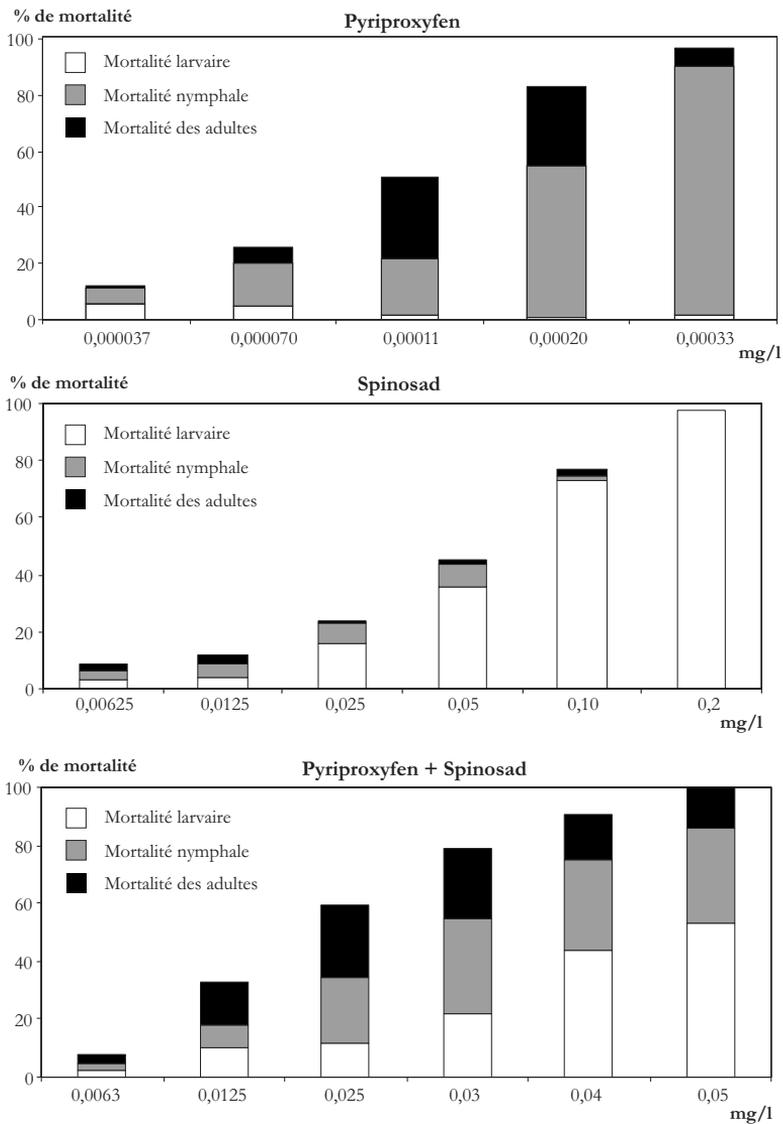


Figure 10
Mortalité induite par le pyriproxyfen et le spinosad utilisés seuls et en mélange sur les larves, les nymphes et les adultes d'*Aedes aegypti*.

est associée au site GABA qui régule la circulation des ions chlore (Cl⁻) dans le neurone. Presque tous les moustiques sont aujourd'hui résistants à la dieldrine, et c'est cette résistance croisée qui a signé l'arrêt de mort du fipronil avant même qu'il ne soit utilisé en santé publique. La mutation *Rdl* inquiète aussi les spécialistes de la lutte antivectorielle, dans la mesure où le spinosad, dont nous avons découvert les extraordinaires capacités larvicides, agit lui aussi en partie sur cette cible, son autre action étant focalisée sur les récepteurs nicotinniques. Ainsi, face à de telles menaces de résistances programmées, les mélanges pourraient avoir dans les années à venir la délicate mission de sauvegarder l'intégrité opérationnelle des insecticides. Il est en effet préférable de ne pas attendre que la résistance à un insecticide soit établie pour l'associer à un autre composé ; le fait d'associer d'emblée plusieurs molécules à mode d'action différent protège l'efficacité insecticide de chacune d'entre elles, tout en créant un mélange qui agit sur plusieurs cibles à la fois. Les voies de recherche dans ce domaine restent encore nombreuses, mais il faut garder à l'esprit que, du laboratoire où germent les idées jusqu'au terrain où elles sont appliquées, de nombreuses années d'expérimentation sont nécessaires sur tous les moustiques, à la fois sur ceux qui vivent dans les gîtes « hors sol » créés par l'homme et sur les espèces qui se développent dans les milieux naturels.

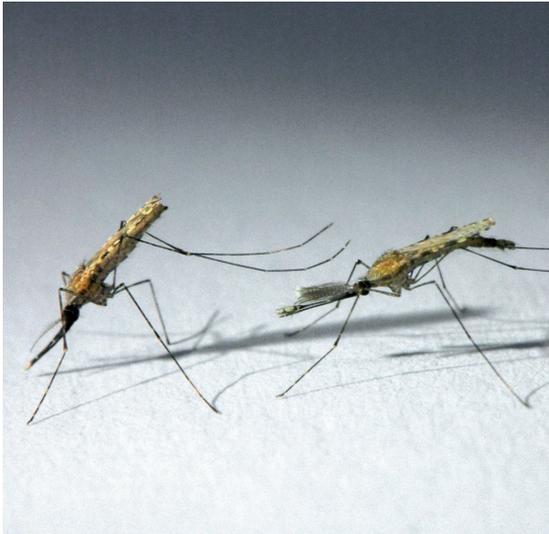
Des méthodes de lutte centrées sur les manipulations physiques ou biologiques des moustiques adultes

Les entomologistes médicaux s'intéressent aussi à des méthodes de lutte qui modifient ou manipulent les capacités reproductives des moustiques. Ainsi, la technique de l'insecte stérile (TIS) imaginée par l'Américain E. F. Knipling en 1937 consiste à contrôler les populations de moustiques vecteurs de pathogènes par des lâchers de mâles stériles. Cette technique, utilisée en agriculture depuis plus de cinquante ans pour lutter contre certaines mouches (lucilie bouchère, mouche du melon, mouche tsé-tsé et mouche du fruit), consiste à disséminer dans les milieux naturels des insectes élevés en laboratoire, rendus stériles par irradiation. Les femelles sauvages qui s'accouplent avec les mâles stériles engendrent une descendance non viable, ce qui entraîne à la longue un déclin des populations naturelles. Cette stratégie alternative à l'utilisation des insecticides se veut plus respectueuse de l'environnement, dans la mesure où elle se substitue



© IRD/M. Jaquet

Femelle d'*Aedes albopictus* prenant son repas de sang sur un homme. C'est son corps, noir tigré de blanc, qui lui a valu son nom de « moustique tigre ».



© IRD/N. Rahola

Adultes mâle et femelle d'*Anopheles gambiae*. La femelle transmet à l'homme les parasites *Plasmodium*, responsables du paludisme.



© IRD/C. Constantini

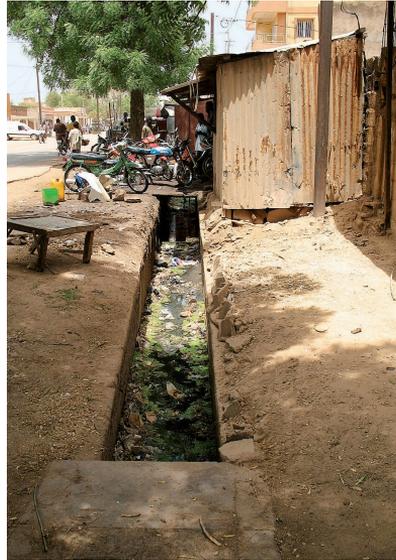
Collecte de larves d'*Anopheles gambiae* dans la forêt tropicale au Cameroun. La déforestation favorise le développement de nombreux moustiques héliophiles comme *A. gambiae*, vecteur majeur du paludisme en Afrique.



© IRD/J.-P. Gonzalez

Ces jarres en terre cuite traditionnelles, qui servent au stockage de l'eau potable, sont souvent colonisées par les larves d'*Aedes aegypti* (Moutre Mon Tuhong, Thaïlande).

Caniveau à ciel ouvert à Ouagadougou, au Burkina Faso. Les eaux polluées et chargées en matière organique de ce type de gîtes sont souvent colonisées par des larves de *Culex p. quinquefasciatus*.



© IRD/F. Fournet



© IRD/F. Bousses

Échantillonnage de gîtes larvaires situés dans des cultures maraîchères au Cameroun. L'agriculture joue un rôle prépondérant dans la prolifération des moustiques.



© IRD/V. Robert

Pulvérisation d'insecticide à l'intérieur des habitations pour lutter contre les moustiques vecteurs de pathogènes à l'homme (Mamoudzou, Mayotte).



© IRD/P. Desenne

Les moustiquaires imprégnées d'insecticides sont un des moyens les plus efficaces pour se protéger des anophèles vecteurs de paludisme. Elles demeurent actuellement le meilleur moyen de protection personnelle et communautaire.

à l'épandage des insecticides. Actuellement, plusieurs projets dans le monde évaluent la méthode TIS sur les moustiques, notamment sur *Ae. albopictus* en Italie et sur l'île de la Réunion (Bellini *et al.*, 2010 ; Boyer *et al.*, 2012). Les biologistes étudient aussi la bactérie intracellulaire *Wolbachia* et l'intérêt que cet organisme peut présenter dans la lutte contre les moustiques. Ainsi, après avoir acclimaté sur *Ae. aegypti* une souche de *Wolbachia* qui infecte originellement la mouche du vinaigre (*Drosophila melanogaster*), des chercheurs de l'université du Queensland en Australie ont réussi à produire des moustiques infectés par cette bactérie qui se sont avérés vivre deux fois moins longtemps que leurs homologues sains. Sachant qu'une femelle d'*Ae. aegypti* contaminée par le virus de la dengue ne devient vectrice qu'après deux semaines d'incubation, les chercheurs suggèrent que ce raccourcissement drastique de la durée de vie du moustique peut diminuer efficacement la transmission du virus pathogène (Hoffmann *et al.*, 2011).

LA LUTTE INTÉGRÉE

La lutte intégrée est appliquée en agriculture depuis plusieurs décennies pour optimiser les tentatives de lutte contre les parasites et les insectes ravageurs des cultures. Elle a été définie par Smith et Van der Bosh (1967) comme un système faisant appel à toutes les techniques visant à réduire les populations de ravageurs ou, plus simplement, à les maintenir au-dessous d'un seuil n'occasionnant aucun dommage pour les plantes. D'après Hogan (1973), la lutte intégrée doit prendre en compte toutes les informations relatives au ravageur et à la culture atteinte afin de pouvoir élaborer des programmes de lutte adaptés. En extrapolant l'ensemble de ces concepts agricoles à la santé publique, il est facile de se rendre compte que ces deux domaines de compétences obéissent aux mêmes exigences techniques et environnementales. Pendant longtemps, les hommes ont cru pouvoir éradiquer les moustiques par le seul emploi des insecticides chimiques. De nos jours, on ne peut plus ignorer que le choix et le mode d'action et d'application des insecticides sont les facteurs déterminants du succès ou bien de l'échec d'une campagne de lutte.

L'usage excessif des substances chimiques en agriculture – qu'elles soient dotées de propriétés insecticides, fongicides ou herbicides – provoque d'importants déséquilibres écologiques. Dans son habitat naturel, un insecte nuisible est accompagné d'un certain nombre d'arthropodes prédateurs qui en limitent bien souvent la pullulation. Sous toutes les latitudes, les environnements sont fragilisés par l'épandage des substances biocides, mais c'est de toute évidence sous les climats tropicaux et équatoriaux que la vie animale et végétale est la plus menacée. Il existe dans ces milieux une telle profusion de proies et de prédateurs que beaucoup d'insectes, aussi nuisibles soient-ils, se trouvent bien souvent jugulés avant de se révéler nuisibles pour la plante. Or, détruire les animaux prédateurs revient à favoriser la pullulation des insectes nuisibles. La leçon à en tirer dans le domaine de la santé publique est qu'il faut éviter la stratégie unique mise en avant par de trop nombreux programmes de lutte contre les moustiques. Les caractéristiques épidémiologiques d'une maladie à transmission vectorielle ne sont en effet pas les mêmes selon la région, le climat, le relief, les vecteurs et le comportement des communautés urbaines et villageoises. Il importe donc d'identifier certains de ces paramètres et de répondre aux questions que soulève chacun d'entre eux, afin que les actions de lutte antivectorielle puissent être à la fois plus efficaces et plus ciblées.

Identification du moustique vecteur, étude de sa bioécologie et de son comportement

À partir de l'espèce identifiée, une série de recherches doivent être menées sur l'écologie larvaire, sur le type de gîte où pond la femelle et où se développent les larves. Les études sur le comportement des adultes devront déterminer quels sont les moments du jour ou de la nuit où les femelles sont les plus agressives, et si le moustique en question est anthropophile ou zoophile, c'est-à-dire s'il pique les hommes ou les animaux, et s'il est endophage ou exophage. Ces notions d'anthropophilie/zoophagie et d'endophagie/exophagie sont importantes dans la mesure où elles décideront en grande partie du choix des méthodes de lutte à mettre en œuvre. En Afrique, les deux vecteurs du paludisme *A. gambiae* et *A. funestus* sont des espèces anthropophiles et endophages, dont les pics d'agressivité se situent entre minuit et six heures du matin. Le meilleur moyen de lutter contre ces deux anophèles est donc de traiter l'intérieur des habitations ou, mieux encore, de dormir sous une moustiquaire imprégnée d'insecticide.

Intensité de la transmission des pathogènes à l'homme

L'intensité de la transmission des pathogènes à l'homme est estimée en capturant les moustiques au moyen de moustiquaires-pièges, de pièges lumineux de type CDC, et par des captures de faune matinale résiduelle (à l'intérieur des habitations), ou bien encore par la capture des moustiques sur les jambes de captureurs expérimentés. Les moustiques récoltés sont dénombrés puis identifiés. Pour la recherche des virus (dengue, chikungunya, fièvre jaune, West Nile, fièvre de la Vallée du Rift, encéphalite japonaise...), on congèle les moustiques dans de l'azote liquide afin que des laboratoires spécialisés en virologie puissent y rechercher ultérieurement la présence d'arbovirus. Pour les vecteurs des différentes formes de paludisme, les sporozoïtes – le stade du parasite qui est transmis à l'homme durant la piqûre – sont recherchés dans les glandes salivaires. L'âge physiologique, c'est-à-dire l'état de parturité (femelle qui a pondu des œufs au moins une fois) ou de nulliparturité (femelle qui n'a jamais pondu), est déterminé après dissection des ovaires et observation des trachéoles ovariennes. Nombreux sont les insecticides, pyréthrinoïdes surtout, qui réduisent le contact entre l'homme et le moustique et donc les chances du vecteur de prendre un repas de sang. Quant à l'action létale des insecticides, elle agit sur la longévité des vecteurs, diminuant leur probabilité de survie jusqu'à un âge épidémiologiquement dangereux.

Nature des mécanismes et niveaux de résistance des moustiques aux insecticides

Outre les résistances métaboliques qui se caractérisent par la détoxification des insecticides par des enzymes, les autres principaux mécanismes de résistance sont représentés par des mutations de cibles : *Kdr* (DDT, pyréthrinoïdes), *Ace1^R* (organophosphorés, carbamates) et mutation *Rdl* (dieldrine, fipronil). Il est désormais indispensable de faire la différence entre niveaux de résistance et mécanismes de résistance. Élaborer des programmes de lutte sans connaître auparavant les niveaux de résistance du vecteur aux insecticides et les mécanismes mis en œuvre pour lui assurer cette résistance ne peut que conduire à des échecs opérationnels.

Découvrir des insecticides dotés de propriétés nouvelles

Pour faire face aux résistances développées par les moustiques, il est devenu urgent de trouver des insecticides pourvus de modes d'action nouveaux. Nombreuses sont les molécules de synthèse et d'origine naturelle qui demanderaient des investigations plus approfondies en santé publique. Ces substances doivent posséder une efficacité au moins aussi puissante que celle des produits déjà utilisés par les services de lutte antivectorielle, agir si possible sur des cibles différentes et ne se montrer toxique ni pour l'homme, ni pour l'environnement. Les nouveaux insecticides de synthèse potentiellement utilisables en santé publique regroupent des molécules appartenant à différentes familles chimiques comme les néonicotinoïdes, les oxadiazines et les inhibiteurs de croissance des insectes (ANSES, 2012). Sont utilisées depuis plus de trente ans les bactéries entomopathogènes *B. thuringiensis* var. *israelensis* (*Bti*) et *B. sphaericus* (*Bs*). D'autres bactéries tueuses de moustiques ont été identifiées, comme *B. brevis* et *B. alvei*, isolées à partir de larves de moustiques récoltées en Inde (Balaraman *et al.*, 1979), *Clostridium bifementans*, extrait de boue de Malaisie (de Barjac *et al.*, 1990), et *B. circulans*, découvert dans une larve de *C. p. quinquefasciatus* au Cameroun (Darriet et Hougard, 2002). Extraits des fleurs, des feuilles et des racines de végétaux, des composés comme le pyrèthre, la nicotine et la roténone sont utilisés depuis longtemps pour lutter contre les insectes. Plus récemment, le métabolite bactérien spinosad a montré des propriétés insecticides nouvelles qui se sont révélées très intéressantes pour lutter contre les larves d'*Ae. aegypti*. Il existe probablement une multitude d'autres plantes, de micro-organismes et d'invertébrés dont le métabolisme fabrique des composés aux propriétés inattendues. Encore faut-il identifier la plante ou l'animal porteurs des précieuses molécules. Ce travail de recherche demande beaucoup de temps, mais aussi d'énormes moyens financiers et techniques. Ce secteur de la recherche ne doit absolument pas être négligé, car l'insecticide de demain se trouve peut-être caché dans l'immense réservoir de la diversité biologique.

Définir le bénéfice et le risque de chaque insecticide

Le passé nous le rappelle trop souvent, détruire les moustiques avec des insecticides rémanents et non sélectifs rime avec appauvrissement de la biodiversité. En utilisant les pyrèthrinoïdes pour traiter l'intérieur des maisons ou pour procéder à

des imprégnations de moustiquaires, on limite leur utilisation à des aires domestiques qui n'ont que peu ou pas d'impacts sur la faune utile. Pour ce qui est de l'emploi des larvicides, le problème est plus délicat dans la mesure où bon nombre d'environnements traités sont des régions marécageuses, des lacs et des étangs où cohabitent de riches communautés animales. Traiter des milieux aussi complexes sans tenir compte de la diversité biologique est considéré de nos jours comme un acte totalement irresponsable. Inversement, il ne serait pas judicieux de classer les insecticides sur leurs seules caractéristiques toxicologiques sans prendre en compte, en retour, les usages qui pourraient en être faits. Toute action de lutte antivectorielle doit tenir compte de la nature du gîte et de la richesse de sa faune associée. Il existe deux types de collections d'eau où pullulent les moustiques. Les premières sont représentées par les milieux naturels, où vivent bon nombre d'animaux et de végétaux, alors que les secondes sont des gîtes hors sol créés par l'homme et où ne vit pratiquement aucun être vivant, hormis les moustiques. Selon la réglementation en vigueur, une substance est classée « défavorable » pour l'environnement si les DL₅₀ (dose létale 50, qui correspond à la quantité de substance active qui cause la mort de 50 % d'une population animale donnée) orale et de contact sur l'abeille (*Apis mellifera*) sont < 0,01 µg/abeille. Si les DL₅₀ sont < 1 et ≥ 0,01 µg/abeille, la substance est classée « moyennement favorable ». Enfin si les DL₅₀ sont ≥ 1 µg/abeille, la substance est classée « favorable » pour l'environnement (Anses, 2012). Le spinosad représente à l'heure actuelle l'un des meilleurs nouveaux insecticides pour lutter contre les larves des moustiques résistants aux insecticides conventionnels. Son manque de sélectivité à l'égard de l'entomofaune aquatique doublé d'une grande toxicité vis-à-vis des abeilles (DL₅₀ de contact de 0,0029 µg/abeille) limite son utilisation au traitement des collections d'eau créées par l'homme. Il n'est pas envisageable de pulvériser le spinosad en aspersion spatiale, ni même de le disperser sur des hectares d'écosystèmes réputés complexes et fragiles ; son action biocide sur les insectes utiles serait immédiatement dénoncée et à juste titre condamnée. Nous avons vu précédemment que certains insecticides néonicotinoïdes engendraient des mécanismes de synergie puissants une fois qu'ils étaient associés avec le pyréthrianoïde deltaméthrine. Comme le spinosad, la plupart des néonicotinoïdes sont toxiques pour les abeilles, ce qui limiterait leur utilisation en santé publique à l'intérieur des habitations. Pour le moins toxique d'entre eux – le thiacloprid – (profil « favorable » pour l'environnement avec une DL₅₀ orale de 17,32 µg/abeille et une DL₅₀ de contact de 38,83 µg/abeille), il pourrait être envisagé de l'utiliser en association avec le

couple deltaméthrine + PBO en aspersions spatiales, pour lutter contre les vecteurs urbains *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus*. À travers ces deux exemples, nous venons de définir le fondamental bénéfice/risque : bénéfice de ce que peut apporter un insecticide ou un mélange de plusieurs substances actives dans une action de lutte bien précise et, inversement, analyse du risque induit par le traitement d'un milieu naturel avec ce même insecticide ou ce même mélange.

Appliquer les traitements insecticides au bon moment

Cette notion paraît de peu d'importance, mais elle est pourtant capitale dans les impacts que génère un traitement insecticide. Avec le retrait progressif des larvicides chimiques (le dernier en date étant le téméphos), la lutte contre les moustiques dans les milieux naturels n'est désormais plus assurée qu'avec le larvicide biologique *Bti*. Le *Bti* est devenu la « bonne à tout faire » des services de démoustication. Il est utilisé pour traiter les marais et les étangs qui se trouvent dispersés sur le territoire européen comme, en zone tropicale, les myriades de gîtes qui servent de refuges aux larves d'*Ae. aegypti* et *Ae. albopictus*. La sélectivité du *Bti* à l'encontre de la faune non cible en a fait un larvicide quasi universel qui, toutefois, est porteur de quelques inconvénients. N'agissant que par ingestion (au contraire des larvicides chimiques, qui agissent par contact), le *Bti* ne tue pas les nymphes, ce qui pose problème lorsque les traitements sont appliqués sur des populations de moustiques âgées. Un traitement en partie inopérant, et ce sont des millions de moustiques qui émergent en quelques jours. De plus, le *Bti* ne reste actif que pendant 3 à 4 semaines dans les milieux fermés (fûts, citernes), et beaucoup moins encore dans les milieux ouverts (mares, étangs, lagunes...). Pour atteindre à l'efficacité optimale des traitements, le *Bti* doit être appliqué sur les larves jeunes, et à une cadence soutenue qui, inévitablement, augmente les budgets de fonctionnement et les risques de voir apparaître, un jour, un ensemble de mécanismes affectant l'efficacité des quatre toxines à la fois.

Le rôle des engrais et des insecticides agricoles dans la prolifération des moustiques

Il n'est désormais plus nécessaire de prouver que l'agriculture joue un rôle prépondérant dans la prolifération des moustiques. Une eau qui contient de la

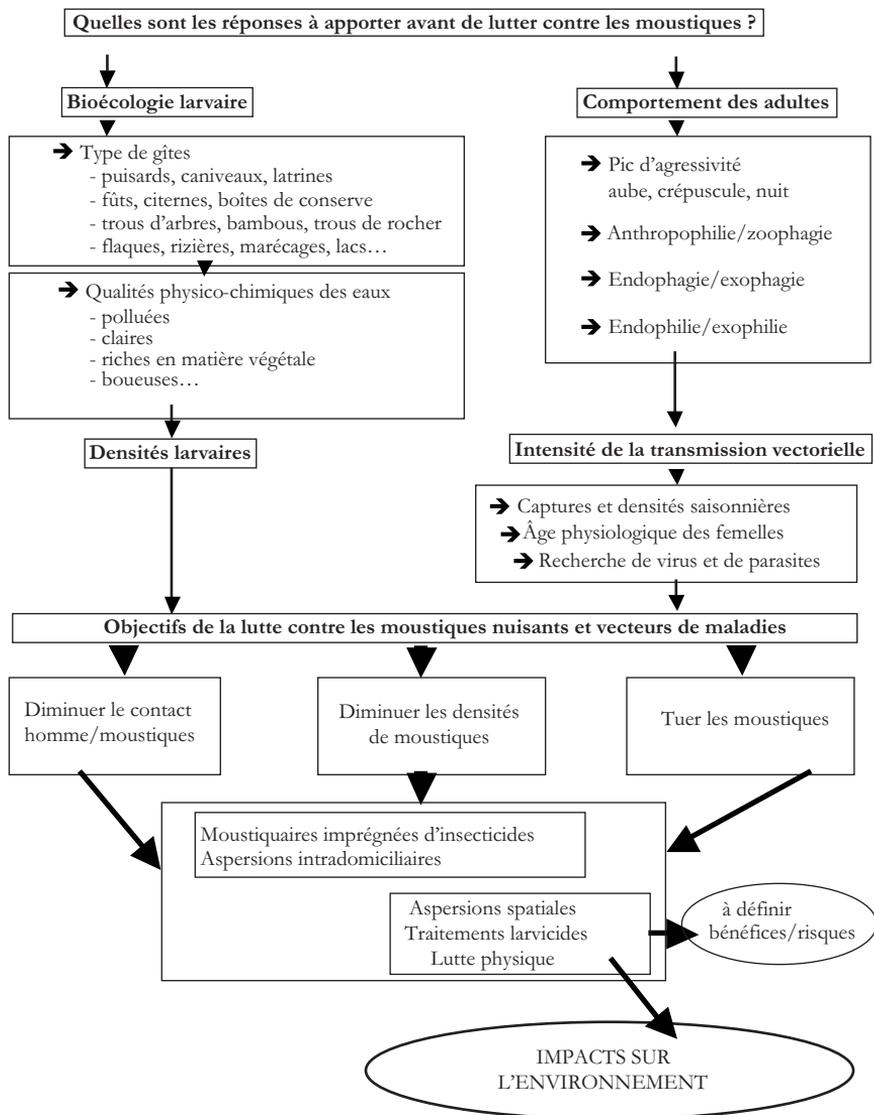


Figure 11
Les principes de la lutte intégrée pour le contrôle des moustiques.

matière végétale et de l'engrais génère d'importantes propriétés attractives envers des femelles à la recherche d'un lieu de ponte. Dans le cas des eaux pauvres en matière organique, et donc incapables de nourrir la totalité des larves qui y vivent, le seul fait de les traiter avec un insecticide accroît les chances de survie des larves résistantes. Sur toute la planète, les rizières sont connues pour favoriser la pullulation des anophèles. Les engrais attirent les moustiques à l'endroit précis où ils sont épandus en même temps que les insecticides sélectionnent les mécanismes de résistance. Ces actions combinées d'attraction à la ponte et de pression de sélection montrent combien il est important d'éliminer le moustique au moment de son cycle où il est le plus vulnérable. Juste après l'éclosion des œufs, les larves de stade 1 sont particulièrement sensibles aux insecticides. Appliquer un larvicide au moment du repiquage du riz éliminerait efficacement une bonne partie des larves présentes dans les casiers. Il suffirait pour cela de composer des associations engrais + larvicide et d'épandre les mélanges au moment où les rizières entretiennent de fortes colonies de moustiques.

Au vu de ces sept points particuliers, il devient évident que la lutte contre les moustiques ne se limite plus aux notions simplistes de vecteurs, de nuisances et d'insecticides. La lutte intégrée doit prendre en compte des pièces maîtresses telles que la bioécologie du vecteur, la capacité vectorielle, l'écologie fonctionnelle, les caractéristiques physico-chimiques et biologiques des milieux, l'interface agriculture/santé, les niveaux de résistance aux insecticides et la nature des mécanismes génétiques et/ou biochimiques de cette résistance (fig. 11). Il faudra également réfléchir sur la notion de bénéfice/risque apportés par les insecticides, sur les conséquences écologiques induites par leur utilisation à de vastes échelles et prendre en compte les environnements socio-économiques qui conditionnent la faisabilité des campagnes de lutte. En définitive, la lutte antivectorielle observée au prisme de la lutte intégrée apparaît comme une question de stratégie, apparemment simple dans sa conception, mais plus complexe dans sa mise en œuvre car il n'existe pas de solution clé en main universelle.

LES ACTIONS DE LUTTE INDIVIDUELLE

Nous pouvons tous individuellement nous défendre de la gêne occasionnée par les moustiques. Cependant, pour le consommateur non averti, les « armes » sont difficiles à choisir tant elles sont nombreuses sur le marché. Alors comment choisir dans l'offre hétéroclite proposée dans les supermarchés et les drogueries ? La stratégie à adopter dépend essentiellement du moustique à éliminer.

Dans les pays du Sud où sévissent de fortes endémies palustres, le meilleur moyen de se protéger des anophèles est de dormir sous une moustiquaire imprégnée d'insecticide. Les anophèles piquent la nuit avec un pic d'agressivité qui se situe entre minuit et six heures du matin. Les enfants de moins de cinq ans sont à protéger prioritairement, car toute fièvre due au paludisme peut évoluer à cet âge en neuropaludisme grave et souvent mortel.

Pour ce qui est des autres moustiques, et plus particulièrement ceux qui appartiennent aux genres *Aedes* et *Culex*, les actions de lutte peuvent être menées sur plusieurs fronts. Il existe des méthodes de lutte qui limitent les densités culicidiennes, et des méthodes qui protègent, sans nécessairement éliminer les moustiques. Les femelles d'*Ae. aegypti* et d'*Ae. albopictus*, vecteurs de la dengue et du chikungunya, pondent leurs œufs dans des collections d'eau de petite et moyenne taille. Les gîtes artificiels dispersés par l'homme en milieu urbain et dans les environnements agricoles peuvent être éliminés facilement. La destruction physique de l'ensemble de ces « nids » à moustiques est une action citoyenne, écologique et qui a un impact très important en termes de salubrité publique. Nous avons vu au long des chapitres précédents que les engrais NPK présentaient la fâcheuse propriété d'attirer les moustiques à la ponte. Lors de l'épidémie de chikungunya sur l'île de la Réunion en 2005, les prospections entomologiques ont montré qu'en milieu urbain, les larves d'*Ae. albopictus* proliféraient préférentiellement dans les soucoupes placées sous les pots de fleurs (Delatte *et al.*, 2008). Les engrais NPK sont utilisés partout, que ce soit en agriculture, en horticulture, dans les jardins et les plantes en pot d'intérieur ou d'extérieur. Les collections d'eau pouvant contenir des engrais sont nombreuses et variées, mais les soucoupes sous les pots de fleurs sont assurément les gîtes les mieux placés pour en contenir des quantités attractives pour les

moustiques. Pour que les eaux souillées par les engrais ne produisent plus de moustiques, il suffirait d'ajouter à l'engrais un larvicide chimique ou biologique qui détruirait les larves à l'éclosion des œufs. Au final, ce serait un « engrais anti-moustiques » simple et efficace qui pourrait, s'il était distribué sur le marché, diminuer efficacement la proliféricité d'un grand nombre de petits gîtes situées chez l'habitant (encadré 11).

Encadré 11
Le concept de l'engrais anti-moustiques

Le concept de l'engrais anti-moustiques est une application directe de l'ensemble des recherches menées sur l'impact des engrais NPK sur les larves et les adultes de moustiques. Les inventeurs de cette méthode innovante de lutte antivectorielle ont imaginé un mélange composé d'un engrais de type NPK et d'un larvicide chimique ou biologique, la combinaison des deux éléments permettant la fertilisation du milieu de croissance de la plante tout en assurant la destruction des larves de moustiques présentes dans l'eau que contient généralement la coupelle. Cette invention a fait l'objet d'un dépôt de brevet français auprès de l'Institut national de la propriété industrielle (Inpi) et d'une demande internationale auprès de l'Office européen des brevets.

Pour réduire le contact entre l'homme et le vecteur, l'OMS préconise l'usage des répulsifs et des serpentins insecticides en complément de la moustiquaire (OMS, 1986). Est qualifié de répulsif l'ensemble des molécules naturelles et de synthèse qui possèdent la propriété d'éloigner les insectes hématophages. Les répulsifs les plus utilisés sont le DEET, la picaridine (KBR3023), l'IR3535 et le PMD (p-menthane-3,8-diol). Un bon répulsif doit répondre aux critères suivants : 1) une efficacité prolongée sur de nombreuses espèces de moustiques ; 2) l'absence d'effet irritant pour la peau ; 3) l'absence de toxicité ; 4) pas de résidus gras sur la peau ; 5) une bonne résistance au lavage ; 6) un prix raisonnable ; 7) une odeur agréable. Les huiles essentielles extraites de la lavande et de la citronnelle sont commercialisées sous forme de lotion, de bougie et de bracelet. Ces huiles ont des durées d'efficacité généralement courtes (pas plus de 20 minutes) et peuvent être responsables d'irritations cutanées. Ainsi, en raison des risques allergiques et photosensibilisants que peuvent entraîner certaines de ces substances chez l'utilisateur, il est déconseillé de les appliquer directement sur la peau. Parmi les moyens de protection individuelle, on trouve très souvent les spirales anti-moustiques. Alors que certaines instances de santé publique recommandent aux

usagers de n'utiliser les spirales qu'à l'extérieur des maisons ou bien dans une pièce bien aérée, l'OMS indique qu'elles peuvent être utilisées dans les chambres à coucher pendant la nuit. Ces recommandations sont singulièrement contradictoires et difficiles à décrypter, d'une part par les fabricants de ces produits, et d'autre part par le consommateur lui-même. Ce qu'il est important de savoir, c'est que des études scientifiques ont montré que la fumée de combustion dégagée par les serpentins occasionne une irritation des voies respiratoires et que, par conséquent, il est déconseillé d'utiliser les spirales en présence de populations sensibles telles que les enfants, les personnes âgées, les asthmatiques et autres malades qui souffrent de troubles respiratoires (AFSSET, 2010).

Lorsque les insectes sortent au printemps de leur longue diapause hivernale, fleurissent sur les rayons des supermarchés une myriade de « bombes insecticides » de toutes les couleurs et de toutes les tailles. Les indications sur les flacons mentionnent des effets actifs sur « tous les insectes », ou sur « les insectes rampants », ou sur « les insectes volants », ou sur le « moustique tigre ». Quelle que soit la cible visée, les insecticides contenus dans les aérosols appartiennent pour la plupart à la famille des pyréthrinoïdes. La pulvérisation d'un pyréthrinoïde au moyen d'un aérosol entraîne une action de contact immédiate (effet de KD) sur les moustiques, mais la persistance des produits pulvérisés est limitée dans le temps. Les bombes insecticides sont vendues en grande quantité partout dans le monde, or le consommateur ignore souvent que les directives biocides afférentes à ces produits sont très différentes d'un continent à l'autre. Les insecticides qui en Europe sont répertoriés comme dangereux pour l'homme et donc retirés de l'arsenal de lutte contre les moustiques sont encore, très souvent, en usage dans d'autres pays du monde.

Dans une logique de lutte intégrée, la protection individuelle nécessite la mise en œuvre d'un ensemble de méthodes dont il est préférable que les actions se complètent (PPAV Working group, 2011 ; Duvallat et de Gentile, 2012). Chacune de ces méthodes devra être choisie en fonction de l'environnement, de l'habitat et de la nature des moustiques à combattre, sachant que les moustiques des genres *Anopheles* et *Culex* piquent la nuit, et les *Aedes* pratiquement toute la journée. La hiérarchisation de ces mesures dépend aussi de la nature du séjour (voyage de courte durée ou expatriation), de la saison (saison sèche ou saison des pluies) et de l'état de santé de la personne qui veut se protéger (âge, grossesse, hypertension, asthme...).

Pour lutter contre les moustiques – que la lutte soit institutionnelle ou individuelle –, il n'existe pas d'insecticides ou de stratégies miracles mais seulement des insecticides et des stratégies efficaces. Pulvérisés ou épandus au bon moment en tenant compte de l'environnement et de la bioécologie des vecteurs, les insecticides permettent, dans la plupart des cas, un contrôle relativement efficace des populations de moustiques. Des questions se posent cependant ! De quoi sera faite la lutte antivectorielle de demain, dans un monde où il est désormais possible aux moustiques de migrer, par le biais des transports aériens, d'un continent à l'autre en moins d'une journée ? Il est légitime aussi de se poser la question de l'impact du réchauffement climatique sur les aires de distribution des nombreuses espèces de moustiques. Pour tenter de répondre à ces questions, il est nécessaire de se livrer à un exercice de prospective dans le chapitre qui suit.

L'homme menacé

4

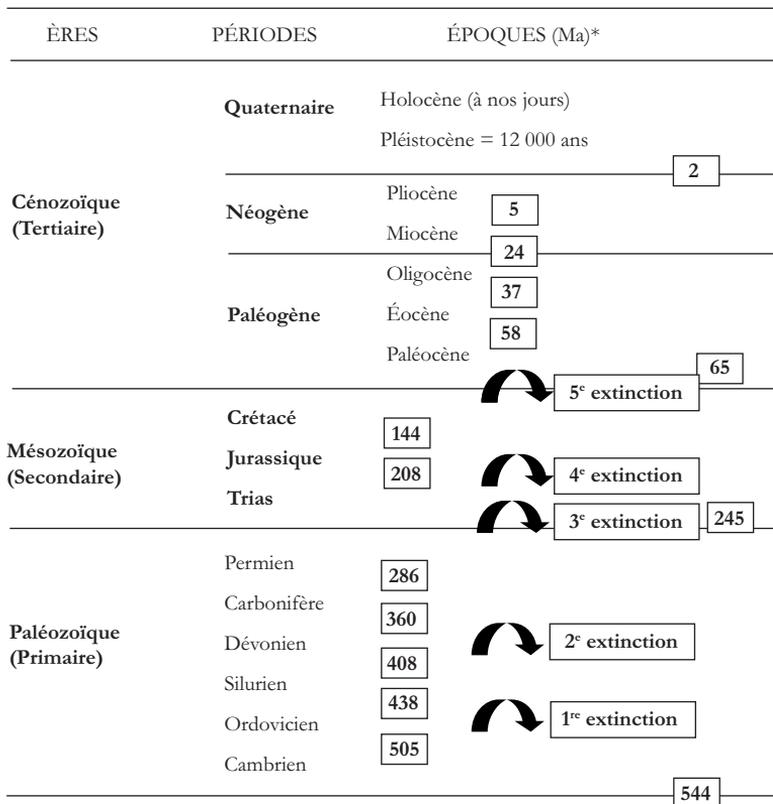
À eux seuls, les insectes représentent 75 % des espèces animales connues. Si beaucoup ont aujourd'hui disparu, des ordres entiers d'hexapodes ont traversé les ères géologiques sans presque rien changer à leur mode de vie. Certains diront que ces phénomènes de disparition ou de survie sont liés à la seule sélection naturelle, et donc à l'aptitude du plus fort à dominer le plus faible. Pour d'autres, il faut intégrer dans les principes de l'évolution des thèses dites « catastrophistes » susceptibles d'expliquer les extinctions de masse. Quant au moustique, qu'en est-il de son parcours ? Comment est-il possible qu'à notre époque, où les efforts de l'homme pour l'éliminer n'ont jamais été aussi importants, ce petit insecte arrive encore à tenir le haut de l'affiche ? À dire vrai, le moustique est une bien étrange créature qui profite du monde des hommes pour assurer sa survie. La planète tout entière subit un appauvrissement de sa biodiversité, tandis qu'au contraire les espèces les plus nuisibles pour l'homme prolifèrent dans les villes et les campagnes. Deux facettes d'une crise majeure et fort préoccupante, dont l'humanité est directement responsable !

L'HOMME EST-IL RESPONSABLE DE LA SIXIÈME EXTINCTION ?

Une histoire mouvementée

L'histoire de la vie sur Terre a connu de nombreux bouleversements. Les fossiles enfouis dans les strates géologiques racontent l'histoire mouvementée des règnes du vivant. Aux périodes de grandes innovations biologiques se sont opposées les périodes d'extinctions de masse au cours desquelles une proportion significative des espèces animales et végétales a disparu de la surface du globe. Le premier scientifique à traiter sérieusement de ces extinctions fut l'anatomiste français Georges Cuvier (1769-1832), qui, à la fin du XVIII^e siècle,

énonça que non seulement ces périodes de crise anéantissaient une grande partie des plantes et des animaux, mais que de plus, elles avaient été particulièrement courtes et violentes. La théorie de Cuvier, maintenant connue sous le nom de « catastrophisme », fut âprement critiquée par ses pairs. Le catastrophisme fut supplanté par la thèse de l'uniformitarisme prônée par Charles Lyell (1830), puis par celle du gradualisme développée par Charles Darwin. Avec son livre *L'origine des espèces* (1859), Charles Darwin amena à son tour une conception nouvelle et gradualiste de l'évolution du vivant en énonçant



*Ma = millions d'années

Figure 12
Les extinctions de masse à travers les époques géologiques.

les principes fondateurs de la sélection naturelle. Or, plus les géologues et les paléontologues avancent dans leurs recherches, plus il leur apparaît évident que des extinctions de masse ont sévi par le passé (fig. 12). George Cuvier avait donc eu raison à son époque d'avancer que le règne vivant avait été soumis à des périodes de crises aussi brutales que dévastatrices. Charles Darwin avait vu juste lui aussi, dans la mesure où, entre deux cataclysmes, c'est bien la sélection naturelle qui façonne le monde du vivant. Afin de concilier les théories de Cuvier et de Darwin, une alternative intéressante fut proposée par Gould et Eldredge (1977), selon laquelle l'évolution avancerait selon une ligne discontinue alternant périodes de stagnation des espèces et périodes d'innovations évolutives. Le monde vivant serait ainsi le résultat d'évolutions graduelles qui s'accumulent dans le temps et ce, jusqu'à ce que surviennent des événements cataclysmiques qui viennent tout bouleverser.

Vers une sixième extinction

La communauté scientifique s'accorde à dire que nous nous dirigeons actuellement vers une sixième et grande extinction. À la différence cette fois que c'est l'espèce humaine qui en est la cause, et non plus les humeurs de la nature. L'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) affirme que près de 45 000 espèces animales et végétales sont menacées d'extinction, et qu'un peu plus de 800 ont irrémédiablement et définitivement disparu (Vié *et al.*, 2009). La plus grande menace qui pèse sur les êtres vivants résulte de la dégradation ou de la destruction pure et simple de leur habitat. Depuis le milieu du XVIII^e siècle, la population humaine n'a cessé de croître. Les grandes villes se sont multipliées sur tous les continents, flanquées d'industries lourdes et polluantes, tandis que les campagnes étaient soumises à l'agriculture intensive, source elle aussi de nombreuses pollutions. La transformation d'un habitat naturel en terres agricoles se traduit par une simplification à l'extrême des écosystèmes. Rares sont les régions qui ont su conserver une agriculture soucieuse de l'environnement. Les effluents des villes sont déversés dans les fleuves, qui eux-mêmes terminent leur course dans les mers et les océans. Les usines rejettent dans l'atmosphère des centaines de millions de tonnes de gaz carbonique, de soufre et d'autres particules toxiques. Au nom de la rentabilité et du profit, l'agriculture consomme à outrance des engrais chimiques et des pesticides qui empoisonnent les nappes phréatiques, les cours d'eau et les sols. Les forêts sont coupées afin que l'homme

puisse en exploiter le bois précieux et les richesses du sol. Il n'est donc pas surprenant que les plantes et les animaux les plus vulnérables disparaissent de la surface de la Terre. Si la biodiversité de la Terre s'appauvrit un peu plus tous les jours, le moustique à l'inverse prolifère comme il ne l'a jamais fait depuis son apparition au Trias. Les moustiques pullulent, dans tous les environnements, et les maladies émergentes en essor partout sur la planète indiquent qu'apparemment ce n'est que le début d'une longue histoire.

CHRONIQUE D'UNE PULLULATION ANNONCÉE

Une crise majeure de la biodiversité

En ce début de XXI^e siècle, la biodiversité connaît une crise majeure qui, globalement, s'étage sur deux niveaux. Le premier, plus connu du grand public, est celui de l'appauvrissement de la biodiversité animale et végétale. Le deuxième niveau, moins médiatisé, est celui de la pullulation des espèces nuisibles. L'appauvrissement de la biodiversité n'est pas un phénomène contemporain, il fait partie intégrante des processus vitaux de l'évolution. Les biologistes estiment que 99 % des espèces ayant vécu à un moment donné sur notre planète sont aujourd'hui éteintes. Or, les extinctions sont généralement suivies du phénomène inverse d'apparition d'espèces nouvelles. L'impact météoritique qui a provoqué la disparition des dinosaures a permis aux mammifères de sortir de l'ombre et de prendre possession des niches écologiques laissées vacantes par les grands sauriens. Aujourd'hui la Terre connaît une crise sans précédent, consécutive cette fois aux seules activités humaines. Lorsque l'homme détourne le potentiel d'un écosystème pour l'assujettir à ses besoins propres, il perturbe les milieux connexes qui assurent l'équilibre d'un grand nombre d'autres biotopes. Par exemple, les mesures prises pour accroître la production des cultures exigeantes en eau provoquent l'assèchement des nappes phréatiques. Les fortes densités humaines combinées à la propension de l'homme à tout vouloir réorganiser selon ses besoins spécifiques risquent de compromettre l'avenir des animaux et des plantes mais aussi, à terme, de l'espèce humaine elle-même.

Pressions de sélection et adaptation du vivant

Au début de son histoire, l'homme n'a survécu qu'en tirant profit des richesses de la nature. Avec la naissance de l'agriculture, le travail de la terre a permis aux communautés villageoises de mieux supporter les périodes de disette. Et c'est ainsi qu'au fil du temps, les villages sont devenus des villes puis des mégapoles regroupant des dizaines de millions d'habitants. À ce monde artificiel s'accrochent des organismes dont les capacités d'adaptation font preuve d'une plasticité phénoménale. Deux sortes de créatures se partagent les milieux, les premières étant celles qui ont un cycle biologique long, et donc pourvues de capacités de reproduction limitées, et les secondes, des organismes aux cycles biologiques courts, ayant au contraire des taux de reproduction élevés. Lorsque les milieux deviennent défavorables, les animaux et les plantes au cycle long ont tendance à vite tomber en dessous d'un seuil d'équilibre. Ces espèces peuvent disparaître facilement. Dans le cas des espèces ayant des cycles courts, les femelles sont fécondes et les intervalles entre deux générations sont réduits. Ces espèces prolifiques s'adaptent à une multitude d'habitats différents, en particulier ceux dépourvus de faune associée susceptible d'en limiter les populations. Deux cas de figures se présentent à nouveau. Les rats sont exemplaires du premier cas. Les pullulations de ces rongeurs en milieu urbain ont été, et sont encore, à l'origine des épidémies de peste. Les rats mais aussi les mulots, les souris et les campagnols se reproduisent d'autant plus rapidement que dans les milieux où ils prolifèrent, il n'existe pas de véritable pression de sélection susceptible d'en entraver le nombre. Il a été ainsi observé dans ces conditions très précises de pullulation, une rapide dégénérescence des populations murines (Dorst, 1965). Le deuxième cas de figure est représenté par les insectes ravageurs des cultures et les insectes vecteurs de pathogènes. On veut les éliminer car ils menacent nos réserves alimentaires et la santé de chacun. Beaucoup d'insectes profitent de la dégradation des milieux pour s'y implanter durablement et y proliférer dans des proportions inquiétantes. C'est le cas des sauterelles et des criquets, qui profitent du surpâturage et donc de l'altération des prairies pour y pulluler. Les moustiques demeurent toutefois les champions de l'adaptation. En ville comme à la campagne, les moustiques des genres *Aedes*, *Culex* et *Anopheles* ont su coloniser tous les milieux pour y proliférer et y disséminer des maladies. Le moustique vit désormais si proche de l'homme

qu'il est devenu un animal inféodé aux habitudes diurnes et nocturnes de celui-ci, et qu'il n'a de cesse de se nourrir, de pondre et de se nourrir de nouveau de sang pour assurer sa survie. Les hommes ont combattu cet ennemi séculaire en le noyant sous des nuages de composés toxiques. On l'a vu, l'usage des insecticides en agriculture aussi bien qu'en santé publique n'a abouti qu'à sélectionner des populations de moustiques résistants. En témoignent les épidémies de dengue et de chikungunya en expansion malgré les efforts toujours plus importants des services de lutte antivectorielle. Nous devons proscrire l'utilisation irraisonnée des engrais sur de vastes surfaces agricoles, qui, nous l'avons démontré, attire les moustiques à la recherche d'un lieu de ponte. Une bien étrange ironie du sort veut que l'homme concentre les moustiques aux endroits mêmes où sont déversées de grandes quantités d'insecticides. Les milieux agricoles se font les moteurs de sélections puissantes, dont le produit final, le moustique en l'occurrence, ressort plus fort et plus nuisible qu'il ne l'était à l'origine. Il est indubitable que l'abus des pesticides et des engrais chimiques provoque de graves déséquilibres biologiques, économiques et sanitaires. Mais il ne faut pas oublier que chaque insecte nuisible est accompagné dans son habitat naturel par un certain nombre d'arthropodes prédateurs qui en limitent efficacement les populations (encadré 12) (photo 20).



Photo 20
Ranatre adulte qui dévore une larve de moustique.

Nous l'avons vu dans le chapitre précédent, dans un contexte de lutte intégrée l'utilisation des intrants agricoles se veut plus respectueuse de l'entomofaune prédatrice. C'est assurément l'étroite imbrication et la complémentarité des espèces animales et végétales entre elles qui assurent l'équilibre des systèmes biologiques. Même si l'action des prédateurs est minime dans la régulation naturelle des moustiques, elle est véritablement très importante et quand l'homme rompt un seul maillon de cette longue chaîne du vivant, les insectes nuisibles sont toujours de ceux qui profitent du déséquilibre.

Encadré 12
Les insectes prédateurs des larves de moustiques

Dans les milieux naturels, les insectes aquatiques zoophages partagent les mêmes espaces que les larves de moustiques. Afin de donner un ordre de grandeur des capacités prédatrices de certains de ces insectes, il est intéressant de retenir les exemples suivants :

- dans l'ordre des coléoptères, un dytique peut engloutir 434 larves de moustiques en deux jours (Chidester, 1917) ;
- une larve de libellule (odonates) dévore 29 larves de moustiques en cinq jours (Twinn, 1931) ;
- sur les 13,5 jours que dure le développement larvaire du moustique carnassier *Toxorynchites brevipalpis* (diptères), celui-ci consomme en moyenne 123 larves d'*Aedes aegypti* (Robert *et al.*, 1983) ;
- durant les cinq stades du cycle préimaginal de l'hétéroptère aquatique *Ranatra parvipes vicina*, un mâle consomme 1 314 larves d'*Aedes aegypti* et une femelle 1 575 larves. Une fois devenues adultes, les ranatres ingèrent de 90 à 95 larves de moustiques par jour (Darriet et Hougard, 1993) ;

Les insectes prédateurs présentent la particularité, lorsque les gîtes s'assèchent, de quitter leur milieu d'origine et de coloniser les plans d'eau voisins. Cette caractéristique d'autonomisation commune à la plupart des insectes entomophages les rend, sur le long terme, moins dépendants du biotope que les autres prédateurs à caractère strictement aquatique, tels les poissons.

La menace grandissante des maladies à transmission vectorielle

L'installation des hommes dans les milieux naturels rompt souvent, en quelques années seulement, l'équilibre que la nature a mis des milliers d'années à façonner. Les prédateurs aux cycles biologiques longs disparaissent au profit des moustiques, qui se mettent

alors à pulluler dans tous les gîtes et en particulier ceux créés par l'homme. Citernes, fûts, jarres, puisards, caniveaux, boîtes de conserve, carcasses de voitures et d'appareils électroménagers, mares, rizières, retenues collinaires... autant de collections d'eau qui sont propices au développement des moustiques. Ces derniers profitent de la présence humaine ainsi que de la pollution des villes et des campagnes pour s'installer durablement et transmettre à l'homme des pathologies toujours plus virulentes. *Ae. albopictus*, autrefois cantonné aux seules régions tropicales, a aujourd'hui conquis l'ensemble des pays du sud de l'Europe et les États-Unis. Il existe un risque important de réémergence du paludisme dans les pays riverains de la mer Méditerranée alors que, dans ces régions, la maladie avait été éliminée au milieu du XX^e siècle. Le réchauffement climatique permet aux moustiques tropicaux de s'implanter dans des régions tempérées, jusque-là considérées comme inhospitalières pour la plupart d'entre eux. La preuve en a été faite avec *Ae. albopictus*, qui s'est fait récemment le vecteur de la dengue et du chikungunya en Italie et dans le sud-est de la France. Les conditions climatiques, le développement des axes routiers et l'urbanisation croissante sont des facteurs favorables à l'implantation de ce moustique. De même, le vecteur de paludisme *A. labranchiae*, originaire du nord de l'Afrique, se trouve actuellement en Italie et en Corse, où il représente une véritable menace en termes de transmission palustre (Sainz-Elipse *et al.*, 2010 ; Toty *et al.*, 2010).

La menace grandissante des maladies à transmission vectorielle mobilise de plus en plus les institutions nationales et internationales. Qualifiées aujourd'hui d'émergentes ou de ré-émergentes, la plupart de ces maladies sont liées aux changements des écosystèmes, aux variations climatiques ou à la pression de l'homme sur les milieux. Paludisme, dengue, chikungunya, fièvre jaune, fièvre de la vallée du Rift, West Nile, encéphalite japonaise..., toutes ces pathologies entraînent la mort de millions de personnes dans le monde. Partout des épidémies se déclarent là où pullulent les moustiques, et la question se pose, que nous réserve cette petite bête dans les décennies et le siècle à venir ?

LES MOUSTIQUES DEVIENDRONT-ILS LES « SAIGNEURS » DE DEMAIN ?

Le réchauffement climatique est sans équivoque. Les climatologues notent une hausse des températures à l'échelle du globe, provoquant une fonte massive des

banquises polaires et une élévation du niveau des océans. Sur terre comme sur mer, bon nombre de systèmes naturels sont perturbés par ces changements. Les concentrations en méthane (CH₄) et en gaz carbonique (CO₂) dans l'atmosphère ne cessent d'augmenter. La nouvelle peut inquiéter, surtout quand on sait que la libération de méthane dans l'air génère un effet de serre vingt fois supérieur à celui du gaz carbonique. Le plus inquiétant toutefois est le fait qu'au fond des océans reposent d'énormes quantités d'hydrate de méthane gelé (Suess *et al.*, 1999). Fabriqué par des bactéries à partir de la matière organique, cet hydrate de méthane ressemble à de la glace et n'est stable qu'à basse température et à des pressions élevées. Or, cette « glace qui brûle », comme l'appelaient autrefois les marins, est un véritable « tueur en série » des temps géologiques. Lors des intenses éruptions volcaniques du permien, les dégagements brutaux de ce gaz ont provoqué la disparition de la quasi-totalité du règne vivant (Ogden and Sleep, 2012). Aujourd'hui, et c'est un comble, c'est l'homme qui reproduit le même scénario-catastrophe. Il extrait le charbon du sol depuis 250 ans, et le pétrole depuis une centaine d'années. Le réchauffement climatique résulte en grande partie de la combustion de ces deux énergies fossiles. Or, tout processus de combustion dégage du gaz carbonique et le charbon comme le pétrole en libèrent de grandes quantités. Ce que Mère Nature a patiemment accumulé dans ses sols durant des centaines de millions d'années, l'homme en a consommé une grande partie en deux siècles et demi à peine !

Revenons à notre hydrate de méthane sous-marin. Le CO₂ libéré par les énergies fossiles réchauffe l'atmosphère, qui à son tour communique sa chaleur aux océans. Il est indéniable que les océans se réchauffent, puisque les banquises fondent et que la calotte polaire s'amenuise un peu plus tous les ans. Le réchauffement des océans entraîne la gazéification de l'hydrate de méthane gelé retenu prisonnier au fond des mers. D'un effet de serre vingt fois supérieur au gaz carbonique, le méthane risque fort de rendre l'atmosphère de la Terre rapidement irrespirable. Beaucoup d'espèces mourront, faute de pouvoir supporter des températures aussi élevées. Les plantes et les animaux disparaîtront aussi en très grand nombre, mais qu'en sera-t-il des moustiques dans ce monde changeant ? Laissons maintenant notre imagination s'exprimer librement à travers un exercice de prospective !

Les moustiques aiment la chaleur et l'humidité. Or, les paysages qui se dessineront demain sur l'ensemble des continents seront tout ce qu'il y a de plus adapté

au petit insecte amateur de mares et de marigots. Le gaz carbonique est en effet le moteur qui génère de la cellulose. La cellulose est le squelette des plantes ; sans elle, les végétaux ne seraient que des amas de cellules sans consistance. De la chaleur et du CO₂ à profusion, toutes les conditions sont réunies pour que la Terre revive un mini-carbonifère riche en marécages. D'après ce scénario se dessine un monde effrayant avec, d'un côté, une humanité affaiblie et, de l'autre, des moustiques qui trouveront justement dans ces erreurs humaines le ferment de leur souveraineté.

Nombreux sont les moustiques qui entrent en diapause pour résister à la mauvaise saison. Sous les climats tempérés, les adultes de *Culex p. pipiens* passent l'hiver dans les caves et les égouts. *A. gambiae* diapause lui aussi sous la forme d'imago lorsque les mares et les marigots s'assèchent (Adamou *et al.*, 2011). Les moustiques du genre *Aedes* survivent à la sécheresse sous la forme d'œufs qui résistent à la dessiccation. La nature ne laissant rien au hasard, certains arbovirus (fièvre jaune, dengue, chikungunya...) se conservent à l'intérieur de ces œufs, assurant ainsi la transmission verticale du virus de la femelle vectrice à sa descendance. Les œufs des *Aedes* constituent de la sorte le réservoir des virus, et ce jusqu'à ce qu'ils éclosent à la prochaine mise en eau des gîtes et qu'une dizaine de jours plus tard, les adultes émergent et disséminent à nouveau le virus. Sur une planète qui se réchauffe ainsi lentement mais sûrement, les contraintes liées au froid et à la sécheresse disparaîtront dans de nombreuses contrées. Les moustiques ne seront plus obligés de passer par le stade de la diapause et ils pourront alors pulluler et transmettre des pathogènes toute l'année. Les moustiques deviendront-ils les « saigneurs » de demain ? Tout au moins pourront-ils pulluler sans compter et disperser plus efficacement encore le malheur et la désolation. La roue du temps tourne, et avec elle les caprices de l'évolution. L'homme est devenu le moteur fou d'une sélection induite par sa seule présence sur cette Terre. C'est une première dans l'histoire de notre planète, que le grand Charles Darwin lui-même aurait eu bien du mal à imaginer à son époque.

De l'urgence d'une politique commune entre santé publique et agriculture

À ce stade du livre, il n'est plus risqué d'affirmer que le moustique est devenu le « meilleur ennemi de l'homme ». L'humanité souffre des maladies transmises par les moustiques, et la lutte antivectorielle telle qu'elle est menée de nos jours n'apporte pas toujours les résultats escomptés. En dépit des efforts déployés pour limiter leur prolifération, les vecteurs du paludisme, de la dengue et du chikungunya continuent de sévir dans de nombreux pays et progressent partout sur la planète. La lutte contre les moustiques et les programmes de vaccination élargie représentent les moyens de prévention collective les plus efficaces. La preuve en a été donnée avec la distribution massive de moustiquaires imprégnées d'insecticides dans les zones de forte endémie palustre. Les campagnes de distribution réalisées ces dix dernières années en Afrique ont permis d'obtenir une couverture élevée en moustiquaires. Les résultats en termes de transmission ont dépassé les attentes les plus optimistes, avec des réductions de l'ordre de 50 % de l'incidence des fièvres et de 10 % de la mortalité infantile due au paludisme (Unicef, 2010). Mais les avancées ne sont cependant pas aussi spectaculaires pour tous les moustiques et toutes les pathologies. Si des zoonoses comme la fièvre de la vallée du Rift et le virus West Nile apparaissent dans des zones d'émergence encore relativement restreintes, il n'en est pas de même avec les virus de la dengue et du chikungunya, qui se répandent de par le monde à une vitesse fulgurante.

Que ce soit en ville ou en milieu rural, le contrôle des moustiques n'est assuré par les services de démoustication que par le traitement des espaces publics. Or, nombre d'étendues favorables à la pullulation des moustiques sont constituées par des terrains agricoles, les plus prolifiques étant de loin les surfaces en eau que représentent les rizières. Sur tous les continents, les périmètres rizicoles « produisent » des moustiques vecteurs de paludisme, d'encéphalite japonaise et de filarioses lymphatiques. En 2002, le Sri Lanka a initié un projet visant à informer les riziculteurs des risques que représentaient leurs rizières en termes de prolifération des moustiques. Après quatre années de suivi et de relevés sur le terrain, les experts du projet ont conclu leur étude en conseillant aux agriculteurs

d'utiliser moins d'insecticides et de généraliser l'usage des moustiquaires imprégnées (OMS, 2006 b). Cette approche est insuffisante, car elle ne prend pas en compte le rôle des intrants agricoles dans la prolifération des moustiques.

Les fertilisants, et particulièrement ceux mélangés à de la matière végétale, se sont révélés attirer les femelles de moustiques à la recherche d'un lieu de ponte (Darriet et Corbel, 2008 b ; Darriet *et al.*, 2010 a). La fumure du riz se fait habituellement au moment du repiquage, lorsque les eaux de la rizière sont chaudes et ensoleillées et donc déjà favorables au développement des genres *Anopheles* et *Culex* (Victor et Reuben, 2000 ; Mwangangi *et al.*, 2006). Le riz est la céréale la plus cultivée au monde – en Asie principalement, où sont situées 90 % des surfaces rizicoles (FAO, 1990). Dans les régions de monoculture intensive, localisées essentiellement en Chine, en Inde, dans les pays du Sud-Est asiatique et en Indonésie, les ravageurs et les parasites représentent une menace réelle pour la plante, d'où l'emploi de quantités plus ou moins importantes de pesticides. L'utilisation répétée de ces xénobiotiques favorise l'apparition de résistances multiples chez les ravageurs et les moustiques, tout en entraînant la disparition des insectes prédateurs, des amphibiens, des reptiles et des poissons (FAO, 2004).

Attirés par les engrais, les moustiques viennent pondre en masse dans les rizières, et, inévitablement, des quantités véritablement très élevées de larves subissent l'action toxique des pesticides. La pression de sélection induite est très forte, et les mécanismes de résistance présents chez les moustiques sont sélectionnés d'autant plus rapidement et efficacement que la fréquence des fumures minérales et des traitements insecticides est élevée. Pour faire face à cette situation, la lutte intégrée préconise la diminution du nombre des traitements insecticides (OMS, 2006 b). Il en résulte, c'est vrai, des pressions de sélection moins importantes sur les ravageurs du riz et les moustiques. Néanmoins, si le riziculteur diminue sa consommation en insecticides, il lui faudra dans le même temps abaisser sa consommation en engrais pour ne pas voir ses rizières produire encore plus de moustiques. Le seul moyen pour que ces milieux riches en matière végétale et en engrais produisent moins de moustiques consiste à ajouter à l'engrais incorporé dans la rizière au moment du repiquage un larvicide chimique ou biologique, dont le rôle est de détruire les larves à l'éclosion des œufs. Pour ce qui est des traitements qui s'échelonnent tout au long du cycle végétatif de la plante, si les larves de moustiques sont sensibles à l'insecticide utilisé à des fins agricole, il ne

sera pas nécessaire d'y ajouter un larvicide supplémentaire. Si le moustique se révèle au contraire résistant à l'insecticide, il sera prudent d'ajouter à cet insecticide un larvicide spécifiquement dirigé contre ses larves.

Cette stratégie de lutte mixte, dirigée à la fois contre les ravageurs du riz et contre les moustiques, ne doit en aucun cas outrepasser les principes fondateurs de la lutte intégrée. Le mélange de plusieurs intrants génère en effet un ensemble d'actions dont chacune vise une cible différente : la plante (engrais), le ravageur (insecticide) et le moustique (larvicide). Dans les régions de forte endémie palustre, les rizières produisent plus de moustiques, mais pas nécessairement plus de paludisme (Robert *et al.*, 1989). À l'inverse, dans les contextes de paludisme instable, l'implantation et le développement de la riziculture augmentent presque toujours l'endémie palustre (Laventure *et al.*, 1996). L'histoire des hauts plateaux de Madagascar avant et après l'installation des rizières nous montre combien il est important de comprendre l'impact des environnements agricoles sur la santé des hommes. Du XVIII^e siècle jusqu'au début du XIX^e, les voyageurs louaient la salubrité des plateaux malgaches, si contrastée par rapport aux plaines côtières où sévissaient nombre de fièvres pernicieuses (Dupré, 1863). Dans la région des hauts plateaux aujourd'hui, les fièvres palustres sont étroitement associées à la monoculture du riz, et qui dit monoculture dit concentrations anormalement élevées en ravageurs et en moustiques. Dans cette partie montagneuse de l'île, les riziculteurs n'ont pas d'autre choix que de cultiver le riz en terrasses et d'utiliser des quantités importantes d'engrais afin de compenser le manque de terres arables. Les rizières à Madagascar sont des milieux complexes, qui servent de refuge à deux espèces d'anophèles. Juste après le repiquage et jusqu'au stade « montaison » de la plante, les casiers hébergent principalement *A. arabiensis*, dont les femelles plus zoophiles qu'anthropophiles entrent peu dans les maisons. À mesure que le riz croît et que l'ensoleillement du plan d'eau diminue, les rizières deviennent plus favorables à l'évolution d'*A. funestus*, qui, contrairement à *A. arabiensis*, pique l'homme à l'intérieur des habitations. Lorsque *A. arabiensis* est seul présent dans les rizières, l'incidence palustre est au plus bas. Elle augmente considérablement à mesure que *A. funestus* conquiert les rizières. Aujourd'hui, le paludisme est meurtrier sur les hauts plateaux malgaches. Les programmes nationaux de lutte contre le paludisme recommandent l'usage des moustiquaires imprégnées d'insecticides, mais le prix de ces moustiquaires reste souvent trop élevé pour les ménages. La lutte anti-larvaire est quant à elle jugée

infaisable au vu de l'étendue des surfaces à traiter. Il serait pourtant judicieux d'initier des actions de lutte larvicide au niveau des rizières, sachant que les engrais attirent les moustiques à la ponte et que, en aval, les actions de lutte contre les femelles hématophages sont techniquement et financièrement lourdes, surtout lorsqu'elles reposent sur le traitement des murs et des plafonds des habitations. Dans la mesure où l'interface agriculture/santé ne relève ni des compétences de l'agriculteur, ni de celles des services de la lutte antivectorielle, il apparaît à ce niveau un champ de recherche véritablement gigantesque, et encore aujourd'hui inexploré. Un tel partenariat entre les scientifiques, les riziculteurs et les services de démoustication créerait une synergie à même d'initier des programmes de recherches pluridisciplinaires, dont la finalité serait de protéger les cultures tout en visant à réduire au mieux les densités de moustiques agressives pour l'homme.

« De l'urgence d'une politique commune entre la santé publique et l'agriculture » : cette question est plus pressante que jamais. La santé pour *TOUS* ne passe pas nécessairement par une hyper-mécanisation des sociétés, mais plutôt par la mise en place d'actions communautaires, souvent très simples dans leur conception mais apparemment très difficiles dans leur mise en œuvre.

L'exemple des rizières illustre ce que pourrait être une lutte mixte ravageurs/moustiques, mais il est évident que ce concept innovant reste applicable à *TOUTES* les cultures. À l'avenir, les agriculteurs ne pourront plus ignorer le problème que posent les intrants agricoles sur la prolifération des moustiques. Même si la méthode mixte ne peut pas intégrer avant plusieurs années – peut-être même plusieurs décennies – les plans de lutte phytosanitaire, elle représente néanmoins une voie concrète et prometteuse qui ne demande qu'à être explorée. La lutte antivectorielle de demain n'aura de toute façon pas d'autre choix que d'innover par des stratégies nouvelles, car l'expérience a déjà prouvé à maintes reprises que le contrôle des maladies à transmission vectorielle ne pouvait pas être obtenu par une approche unique. C'est à ce prix que certaines endémies graves comme le paludisme, l'encéphalite japonaise, la filariose de Bancroft ou bien encore le virus West Nile pourront être jugulées efficacement. Dans le monde actuel où l'agriculture s'industrialise, des centaines de millions de vies sont menacées par ces maladies ! Le temps est désormais venu de développer des méthodes de lutte mixte ravageurs/moustiques respectueuses de l'environnement mais aussi, et surtout, des actions de lutte pleinement acceptées par les

populations urbaines et villageoises. Le passé nous l'a trop souvent montré, échauffer des stratégies de lutte antivectorielle sans se soucier de l'acceptabilité de la méthode par les personnes qui se devront de les subir ou les mettre en pratique conduit inévitablement à l'échec. D'ailleurs, l'histoire nous le rappelle constamment dans tous les domaines, les succès de demain se sont toujours bâtis sur les échecs d'hier !

Bibliographie

ADAMOU A., DAO A., TIMBINE S., KASSOGUE Y., YARO A. S., DIALLO M., TRAORÉ S. F., HUESTIS D.L., LEHMANN T., 2011 – The contribution of aestivating mosquitoes to the persistence of *Anopheles gambiae* in the Sahel. *Malaria Journal*, 6 : 151.

AFRANE Y. A., LAWSON B. W., GITHERO A. K., YAN G., 2005 – Effects of microclimatic changes caused by land use and land cover on duration of gonotrophic cycle of *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae) in western Kenya highlands. *Journal of Medical Entomology*, 42 : 974-980.

AFRANE Y. A., ZHOU G., LAWSON B. W., GITHERO A. K., YANG., 2006 – Effects of microclimatic changes caused by deforestation on the survivorship and reproductive fitness of *Anopheles gambiae* in western Kenya highlands. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 74 : 772-778.

AFSSET., 2010 – *Spirales anti-moustiques. Risques sanitaires liés à l'exposition aux émissions de fumées.* Rapport d'expertise collective, Comité d'experts spécialisés « Évaluation des risques liés aux milieux aériens », Maisons-Alfort, Paris.

ANSES, 2012 – *Recherche d'insecticides potentiellement utilisables dans la lutte antivectorielle.* Rapport d'expertise collective, éditions scientifiques, Maisons-Alfort, Paris.

AURENCHÉ O., 1992 – Proche-Orient : les plus anciens paysans du monde. *Science & Vie*

hors série, « Néolithique, la première révolution sociale », 178 : 32-34.

BALARAMAN K., RAO U. S. B., RAJAGOPALAN P. K., 1979 – Bacterial pathogens of mosquito larvae – *Bacillus alvei* (Cheshire and Cheyenne) and *Bacillus brevis* (Migula) – isolated in Pondicherry. *Indian Journal of Medical Research*, 70 : 615-619.

BARJAC (DE) H., SEBALD M., CHARLES J. F., CHEONG W. H., LEE H. L., 1990 – *Clostridium bifermentans* serovar *Malaysia*, une nouvelle bactérie anaérobie pathogène sur les larves de moustiques et de simules. *Comptes Rendus Biologies*, 310 : 383-387.

BELLINI R., ALBIERI A., BALESTRINO F., CARRIERI M., PORRETA D., URBANELLI S., CALVITTI M., MORETTI R., MAINI S., 2010 – Dispersal and survival of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) males in Italian urban areas and significance for sterile insect technique application. *Journal of Medical Entomology*, 47 : 1082-1091.

BERTICAT C., BONET J., DUCHON S., AGNEW P., WEILL M., CORBEL V., 2008 – Costs and benefits of multiple resistance insecticides for *Culex quinquefasciatus* mosquitoes. *BMC Evolutionary Biology*, 8 : 104.

BOCK E., KOOPS H. P., HARMS H., 1989 – « Nytrifying bacteria ». In Schlegel H. G., Bowien B., eds : *Autotrophic bacteria*, Science Tech Publ. Madison, Berlin, Springer-Verlag.

BOCK E., KOOPS H. P., HARMS H., AHLERS B., 1991 – « The biochemistry of nitrifying microorganisms ». In Shively J. M. et Barton L. L., eds : *Variations in autotrophic life*, London, Academic Press.

BOYER S., TOTY C., JACQUET M., LEMPERIERE G., FONTENILLE D., 2012 – Evidence of Multiple Inseminations in the Field in *Aedes albopictus*. *PLoS ONE*, 7 : e42040.

BRAVO J., GUZMAN M. G., KOURY G., 1987 – Why dengue hemorrhagic fever in Cuba? Individual risk factors for dengue hemorrhagic fever/dengue shock syndrome (DHF/DSS) in adult. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 81 : 816-820.

BRENGUES C., HAWKES N. J., CHANDRE F., MCCARROLL L., DUCHON S., GUILLET P., MANGUIN S., MORGAN J. C., HEMINGWAY J., 2003 – Pyrethroid and DDT cross-resistance in *Aedes aegypti* is correlated with novel mutations in the voltage-gated sodium channel gene. *Medical and Veterinary Entomology*, 17 : 87-94.

BROWN A. W. A., PERRY A.S., 1958 – Dehydrochlorination of DDT by resistant houseflies and mosquitoes. *Nature*, 178 : 368-369.

CALISHER C. H., 2000 – West Nile virus in the New World: appearance, persistence, and adaptation to a new niche – an opportunity taken. *Viral Immunology*, 13 : 411-414.

CARNEVALE P., ROBERT V., BOUDIN C., HALNA J. M., PAZART L. H., GAZIN P., RICHARD A., MOUCHET J., 1988 – La lutte contre le paludisme par des moustiquaires imprégnées de pyrèthrinoides au Burkina Faso. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 81 : 832-846.

CARTER H. R., 1931 – *Yellow Fever: an epidemiological and historical study of its place of origin*. Baltimore, The Williams & Wilkins Company editions.

CDC, 2012 – Division of vector-borne diseases. West Nile virus. <http://www.cdc.gov/ncidod/dvbid/westnile/index.htm>

CHADEE D. D., LAKHAN A., RAMDATH W. R., PERSAD R. C., 1993 – Oviposition response of *Aedes aegypti* mosquitoes to different concentrations of hay infusion in Trinidad, West Indies. *Journal of American Mosquito Control Association*, 9 : 346-348.

CHAMP P., 1985 – « Mode d'action et utilisation des organophosphorés ». In : *Insectes-Insecticides-Santé. Mode d'action et utilisation des insecticides*, colloque national d'Angers, Paris, Acta-Publications : 207-221.

CHANDRE F., DARRIET F., DOANNIO J. M. C., RIVIERE F., PASTEUR N., GUILLET P., 1997 – Distribution of organophosphates and carbamates resistance in *Culex pipiens quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) from West Africa. *Journal of Medical Entomology*, 34 : 664-671.

CHANDRE F., DARRIET F., DARDER M., CUANY A., DOANNIO J. M. C., PASTEUR N., GUILLET P., 1998 – Pyrethroid resistance in *Culex pipiens quinquefasciatus* from West Africa. *Medical and Veterinary Entomology*, 12 : 359-366.

CHANDRE F., DARRIET F., MANGUIN S., BRENGUES C., CARNEVALE P., GUILLET P., 1999 – Pyrethroid cross resistance spectrum among populations of *Anopheles gambiae* s.s. from Côte d'Ivoire. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 15 : 53-59.

CHANDRE F., DARRIET F., DUCHON S., FINOT L., MANGUIN S., CARNEVALE P.,

- GUILLET P., 2000 – Modifications of pyrethroid effect associated with *Kdr* mutation in *Anopheles gambiae*. *Medical and Veterinary Entomology*, 14 : 81-88.
- CHARLES J. F., DE BARJAC H., 1983 – Action des cristaux de *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis* sur l'intestin moyen des larves de *Aedes aegypti* L. en microscopie électronique. *Annales de Microbiologie*, 134A : 197-218.
- CHIDESTER F. E., 1917 – *Dystiscus* as a destroyer of mosquito larvae. *Entomological News*, 28 : 454.
- CHRISTOPHERS S. R., 1960 – *Aedes aegypti* (L.). *The yellow fever mosquito. Its life history, bionomic and structure*. Cambridge, Cambridge University Press.
- COMBES C., 1990 – D'où viennent les parasites de l'homme ? *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 65, suppl. 1 : 59-64.
- COOSEMANS M., 1985 – Comparaison de l'endémie malarienne dans une zone de riziculture et dans une zone de culture de coton dans la plaine de la Risizi, Burundi. *Annales de la Société Belge de Médecine Tropicale*, 65 : 135-158.
- CORBEL V., DARRIET F., CHANDRE F., HOUGARD J. M., 2002 – Insecticides mixtures for mosquito net impregnation against malaria vector. *Parasite*, 9 : 255-259.
- CORDELLIER R., GERMAIN M., HERVY J. P., MOUCHET J., 1977 – *Guide pratique pour l'étude des vecteurs de fièvre jaune en Afrique et méthode de lutte*. Paris, Orstom Éditions, Initiation-Documents techniques.
- CORNEL A. J., McABEE R. R., RASGON J., STANICH M. A., SCOTT T. W., COETZEE M., 2003 – Difference in extent of genetic introgression between sympatric *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in California and South Africa. *Journal of Medical Entomology*, 40 : 36-51.
- DAKOTTO D., NACRO S., 1987 – Chemical control of rice gall midge (GM) *Orseolia oryzivora*. *International Rice Research Newletters*, 12 : 38.
- DARRIET F., 1991 – Évaluation sur le terrain de l'efficacité de trois pyréthroïdes dans le cadre de la lutte contre les vecteurs du paludisme. *Parassitologia*, 2 : 111-119.
- DARRIET F., 2007 – *Moustiquaires imprégnées et résistance des moustiques aux insecticides*. Paris, IRD Éditions, collection Didactiques.
- DARRIET F., 1998 – *La lutte contre les moustiques nuisants et vecteurs de maladies*. Paris, Karthala/Orstom, coll. « économie et développement ».
- DARRIET F., CHANDRE F., 2011 – Combining piperonyl butoxide and dinotefuran restores the efficacy of deltamethrin mosquito nets against resistant *Anopheles gambiae* (Diptera : Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 48 : 952-955.
- DARRIET F., CHANDRE F., 2013 – Efficacy of six neonicotinoid insecticides alone and in combination with deltamethrin and piperonyl butoxide against pyrethroid-resistant *Aedes aegypti* and *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae). *Pest Management Science*, 69 : 905-910.
- DARRIET F., CORBEL V., 2006 – Laboratory evaluation of pyriproxyfen and spinosad, alone and combination, against *Aedes aegypti*. *Journal of Medical Entomology*, 43 : 1190-1194.

DARRIET F., CORBEL V., 2008 a – Propriétés attractives et modifications physicochimiques des eaux de gîtes colonisées par des larves de *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae). *Comptes Rendus Biologies*, 331 : 617-622.

DARRIET F., CORBEL V., 2008 b – Influence des engrais de type NPK sur l'oviposition d'*Aedes aegypti*. *Parasite*, 15 : 89-92.

DARRIET F., HOUGARD J. M., 1993 – Étude en laboratoire de la biologie et des capacités prédatrices de l'hétéroptère aquatique *Ranatra parvipès vicina* (Signoret, 1880) à l'encontre des larves de moustiques. *Revue d'hydrobiologie tropicale*, 26 : 305-311.

DARRIET F., HOUGARD J. M., 2002 – An isolate of *Bacillus circulans* toxic to mosquito larvae. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 18 : 65-67.

DARRIET F., ROBERT V., THO VIEN N., CARNEVALE P., 1984 – Évaluation de l'efficacité sur les vecteurs du paludisme de la perméthrine en imprégnation de moustiquaires intactes et trouées. OMS, document miméographié, WHO/VBC/84.899 et WHO/MAL/84.1008.

DARRIET F., ROBERT V., CARNEVALE P., 1986 – Nouvelles perspectives de lutte contre *Culex quinquefasciatus* dans la ville de Bobo-Dioulasso. Journée internationale de l'eau, 9-11 juin 1986, Marseille.

DARRIET F., ROBERT V., CARNEVALE P., 1987 – Évaluation de trois inhibiteurs de croissance, deux ecdysoïdes et un juvénoloïde, dans la lutte contre *Culex quinquefasciatus*. *Cahiers Orstom, série Entomologie médicale et Parasitologie*, 25 : 119-126.

DARRIET F., GUILLET P., CHANDRE F., N'GUESSAN R., DOANNIO J. M. C., RIVIÈRE F., CARNEVALE P., 1997 – Présence et évolution de

la résistance aux pyréthrinoides et au DDT chez deux populations d'*Anopheles gambiae* s.s. d'Afrique de l'Ouest. OMS, document miméographié WHO/CTD/VBC/97.1001 et WHO/MAL/97.1081, Genève.

DARRIET F., GUILLET P., N'GUESSAN R., DOANNIO J. M. C., KOFFI A. A., KONAN L. Y., CARNEVALE P., 1998 – Impact de la résistance d'*Anopheles gambiae* s.s. à la perméthrine et à la deltaméthrine sur l'efficacité des moustiquaires imprégnées. *Médecine Tropicale*, 58 : 349-354.

DARRIET F., N'GUESSAN R., CARNEVALE P., 2000 a – Évaluation en cases-pièges de l'effet protecteur de moustiquaires non imprégnées d'insecticide dans la prévention des piqûres d'*Anopheles gambiae* s.s. *Santé*, 10 : 413-417.

DARRIET F., N'GUESSAN R., KOFFI A. A., KONAN L. Y., DOANNIO J. M. C., CHANDRE F., CARNEVALE P., 2000 b – Impact de la résistance aux pyréthrinoides sur l'efficacité des moustiquaires imprégnées dans la prévention du paludisme : résultats des essais en cases expérimentales avec la deltaméthrine SC. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 93 : 131-134.

DARRIET F., CORBEL V., HOUGARD J. M., 2003 – Efficacy of mosquito nets treated with a pyrethroid-organophosphorous mixture against *Kdr*- and *Kdr*+ malaria vectors (*Anopheles gambiae*). *Parasite*, 10 : 359-362.

DARRIET F., DUCHON S., HOUGARD J. M., 2005 a – Spinosad: a new larvicide against insecticide resistant mosquito larvae. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 21 : 495-496.

DARRIET F., HOUGARD J. M., CORBEL V., 2005 b – Comportement d'*Anopheles gambiae* *Kdr*+ face à des moustiquaires bi-imprégnées

- d'insecticides pyréthrinoïdes et organophosphorés. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 98 : 201-204.
- DARRIET F., ZAIM M., CORBEL V., 2008 – Laboratory evaluation of cyromazine against insecticide-susceptible and resistant mosquito larvae. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 24 : 123-126.
- DARRIET F., ZUMBO B., CORBEL V., CHANDRE F., 2010 a – Influence des matières végétales et des engrais NPK sur la biologie de *Aedes aegypti* (Diptera : Culicidae). *Parasite*, 17 : 149-154.
- DARRIET F., MARCOMBE S., ETIENNE M., YÉBAKIMA A., AGNEW P., YP-TCHA M. M., CORBEL V., 2010 b – Field evaluation of pyriproxyfen and spinosad mixture for the control of insecticide resistant *Aedes aegypti* in Martinique (French West Indies). *Parasites & Vectors*, 3 : 88.
- DARRIET F., ROSSIGNOL M., CHANDRE F., 2012 – The combination of NPK fertilizer and deltamethrin insecticide favors the proliferation of pyrethroid-resistant *Anopheles gambiae* (Diptera: Culicidae). *Parasite*, 19 : 159-164.
- DARWIN C., 1859 – *L'origine des espèces* (édition 1992). Paris, Flammarion, coll. Philosophie.
- DELATTE H., DEHECQ J., THIRIA J., DOMERG C., PAUPY C., FONTENILLE D., 2008 – Geographic distribution and developmental sites of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) during a chikungunya epidemic event. *Vector Borne and Zoonotic Diseases*, 8 : 25-34.
- DETINOVA T. S., 1963 – *Méthode à appliquer pour classer par groupe d'âge les diptères présentant une importance médicale*. Genève, OMS, série monographie, 47.
- DEUVE T., 2000 – L'origine des insectes. *Insectes*, 119 : 15.
- DIALLO M., THONNON J., TRAORE-LAMIZANA M., FONTENILLE D., 1999 – Vectors of chikungunya virus in Senegal: current data and transmission cycles. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 60 : 281-286.
- DOMMERMUES Y., 1968 – *La biologie des sols*. Paris, Presses Universitaires de France.
- DORST J., 1965 – *La nature dé-naturée*. Paris, Delachaux et Niestlé, coll. Essais.
- DOSSOU-YOVO J., DOANNIO J. M., DIARASSOUBA S., CHAUVANCY G., 1998 – Impact d'aménagements de rizières sur la transmission du paludisme dans la ville de Bouaké, Côte d'Ivoire. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 91 : 327-333.
- DUPRÉ J., 1863 – *Trois mois de séjour à Madagascar*. Paris, Librairie Hachette.
- DUVALLET G., GENTILE (DE) L., 2012 – *Protection personnelle antivectorielle*. Marseille, IRD Éditions, coll. Didactiques.
- FAO., 1990 – Riz. *Bulletin trimestriel de Statistiques*, 3 : 20-28.
- FAO., 2004 – Aquatic biodiversity in rice field. International year of rice. <http://www.fao.org/rice2004/en/f-sheet/factsheet7.pdf> Food and Agriculture Organization. Rome, Italy.
- FÉRAY C., 2000 – *Nitrification en sédiment d'eau douce : incidence des rejets de station d'épuration sur la dynamique de communautés nitrifiantes*. Thèse de doctorat, université Claude-Bernard, Lyon I.

FEYEREISEN R., ANDERSEN J. F., CARINO F. A., COHEN M. B., KOENER J. E., 1995 – Cytochrome P450 in the house fly: structure, catalytic activity and regulation of expression of CYP6A1 in an insecticide-resistance strain. *Pesticide Science*, 43 : 233-239.

FONDJO E., PATCHOKE S., ATANGANA J., DJOUAKA R., KOLLO B., 1999 – *Le paludisme dans la région de Maga (Province de l'extrême-nord du Cameroun)*. 1. Étude entomologique de la transmission dans quatre villages. Yaoundé, ministère de la Santé publique.

FOURNIER D., BRIDE J. M., MOUCHES C., RAYMOND M., MAGNIN M., BERGÉ J. B., PASTEUR N., GEORGHIOU G. P., 1987 – Biochemical characterization of the esterases A1 and B1 associated with organophosphate resistance in the *Culex pipiens* L. complex. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 27 : 221-217.

GAROUSTE R., CLEMENT G., NEL P., ENGEL M. S., GRANDCOLAS P., D'HAESE C., LAGEBRO R., DENAYER J., GUERIAU P., LAFAYE P., OLIVE S., PRESTIANNI C., NEL A., 2012 – A complete insect from the late Devonian period. *Nature*, 488 : 82-85.

GIEC., 2007 – *Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des groupes de travail I, II et III au quatrième rapport d'évaluation du groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat* (équipe de rédaction principale, Pachauri R. K., Reisinger A.), publié sous la direction de Giec, Genève.

GILBET L. I., CHINO H., 1974 – Transport of lipids in insects. *Journal of Lipid Research*, 15 : 439-456.

GOELDI E. A., 1905 – *Os mosquito no Para. Reuniao de quatro trabalhos sobre os mosquitos*

indigenas, principalmente as especies que molestam o homem. Memorias do Museu Goeldi, Para, Brasil.

GOULD S. J., ELDRIDGE N., 1977 – Punctual equilibria. The tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3 : 115-151.

GRATZ N. G., STEFFEN R., COCKSEGE W., 2000 – La désinsectisation des aéronefs : pourquoi? *Bulletin of the World Health Organization*, 78 : 995-1004.

GUZMAN M. G., KOURI G. P., BRAVO J., SOLER M., VASQUEZ S., MORIER L., 1990 – Dengue hemorrhagic fever in Cuba in 1981: a retrospective seroepidemiologic study. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 42 : 179-184.

HAMON J., CHOUMARA R., ADAM D., BAILLY H., 1959 – *Le paludisme dans la zone pilote de Bobo-Dioulasso Haute-Volta*. Cahiers de l'Orstom, 1 : 1-125.

HANNOUN C., PANTHIER R., MOUCHET J., EOUZAN J., 1964 – Isolement en France du virus West Nile à partir de malades et du vecteur *Culex molestus* Ficalbi. *Comptes rendus Biologies*, 259 : 4170-4172.

HAZARD E. I., MAYER M. S., SAVAGE K.E., 1967 – Attraction and ovipositional stimulation of gravid female mosquitoes by bacteria isolated from hay infusion. *Journal of American Mosquito Control Association*, 27 : 133-136.

HERVY J. P., COOSEMANS M. H., BRENGUES J., 1979 – *Évaluation d'insecticides contre les adultes de moustiques en Afrique de l'Ouest. Bilan de dix-sept années d'expérimentation sur le terrain effectuées en Haute-Volta*. 19^e Conférence technique OCCGE, Bobo-Dioulasso 5-8 juin

- 1979, Document technique OCCGE n° 7141/79 : 652-654, Bobo-Dioulasso.
- HERVY J. P., SALES S., BARRO B., DABRE D. D., 1982 – *Évaluation au stade IV, dans la station expérimentale de Soumouso (Haute-Volta), de l'efficacité d'un insecticide, l'OMS-2002, sur les adultes d'anophèles, à deux concentrations (0,5 g/m² et 0,25 g/m²), et selon deux types d'aspersions intradomiciliaires (totales et sélectives)*. Document technique OCCGE n° 7970/82, Bobo-Dioulasso.
- HOBSON W., 1963 – *World health and history*. Bristol, Wright & Co.
- HOFFMANN A. A., MONTGOMERY B. L., POPOVICI J., ITURBE-ORMAETXE I., JOHNSON P. H., MUZZI F., GREENFIELD M., DURKAN M., LEONG Y. S., DONG Y., COOK H., AXFORD J., CALLAHAN A. G., KENNY N., OMODEI C., MCGRAW E. A., RYAN P. A., RITCHIE S. A., TURELLI M., O'NEILL S. L., 2011 – Successful establishment of *Wolbachia* in *Aedes aegypti* populations to suppress dengue transmission. *Nature*, 476 : 454-457.
- HOGAN T. W., 1973 – The integration process as it affects entomology. *Journal of the Australian Entomological Society*, 12 : 241-247.
- JEANNEL R., 1949 – « Les insectes. Classification et phylogénie, les insectes fossiles, évolution et géonémie ». In : *Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Insectes, paléontologie, géonémie, insectes inférieurs, coléoptères*, tome IX, Paris, Masson & Cie : 1-110.
- JEUNIAUX C., AMANIEN M., 1955 – Mise en évidence d'une chitinase dans le liquide exuvial de *Bombyx mori*. L. *Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie*, 63 : 94-103.
- JULVEZ J., MOUCHET J., 1994 – Épidémiologie historique de la filariose de Bancroft dans les îles du sud-ouest de l'océan Indien. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 87 : 194-201.
- LA ROCQUE (DE) S., RIOUX J. A., 2008 – Influence des changements climatiques sur l'épidémiologie des maladies transmissibles. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 101 : 213-219.
- LAVENTURE S., MOUCHET J., BLANCHY S., MARRAMA L., RABARISON P., ANDRIAN-AIVOLAMBO L., RAJAONARIVELO E., RAKOTOARIVONY I., ROUX J., 1996 – Le riz source de vie et de mort sur les plateaux de Madagascar. *Cahier Santé*, 6 : 79-86.
- LEAKEY L., 1995 – *La sixième extinction. Évolution et catastrophes*. Paris, Flammarion, coll. Champs (1997).
- LI Z., ZHANG M. C., WU Y., ZHONG B., LIN G., HUANG H., 1989 – Trial of deltaméthrine impregnated bed nets for the control of malaria transmitted by *Anopheles sinensis* and *Anopheles anthropophagus*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 40 : 356-359.
- LUND A. E., NARAHASHI T., 1983 – Kinetics of sodium channel modification as the basis for the variation in the nerve membrane effects of pyrethroids and DDT analogs. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 20 : 203-216.
- LYELL C., 1830 – *Principles of geology*. Volumes 1-3. John Murray Publisher, London.
- MADIGAN M., MARTINKO J., 2007 – *Biologie des micro-organismes*. 11e édition, Pearson Education Editions, Paris.

MAGNIN M., MARBOUTIN E., PASTEUR N., 1988 – Insecticide resistance in *Culex quinquefasciatus* (Diptera : Culicidae) in West Africa. *Journal of Medical Entomology*, 25 : 99-104.

MARCOMBE S., POUPARDIN R., DARRIET F., REYNAUD S., BONNET J., STRODE C., BRENGUES C., YEBAKIMA A., RANSON H., CORBEL V., DAVID J. P., 2009 a – Exploring the molecular basis of insecticide resistance in the dengue vector *Aedes aegypti*: a case study in Martinique Island (French West Indies). *BMC Genomics*, 10 : 494.

MARCOMBE S., CARRON A., DARRIET F., ETIENNE M., AGNEW P., TOLOSA M., YP-TCHA M. M., LAGNEAU C., YEBAKIMA A., CORBEL V., 2009 b – Reduced efficacy of pyrethroid space sprays for dengue control in an area of Martinique with pyrethroid resistance. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 80 : 745-751.

MARCOMBE S., DARRIET F., AGNEW P., ETIENNE M., YP-TCHA M. M., YEBAKIMA A., CORBEL V., 2011 a – Field efficacy of new larvicide products for the control of multi-resistant *Aedes aegypti* populations in Martinique (French West Indies). *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 84 : 118-126.

MARCOMBE S., DARRIET F., TOLOSA M., AGNEW P., DUCHON S., ETIENNE M., YP-TCHA M. M., CHANDRE F., CORBEL V., YEBAKIMA A., 2011 b – Pyrethroid resistance reduces the efficacy of space sprays for dengue control on the island of Martinique (Caribbean). *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 5 : e1202.

MARTIN-FERRARI D., 1991 – Chaque année : 17 millions d'hectares de forêt en moins. *Science & Vie*, 889 : 66-69.

MARTINEZ-TORRES D., CHANDRE F., WILLIAMSON M.S., DARRIET F., BERGE J. B., DEVONSHIRE A. L., GUILLET P., PASTEUR N., PAURON P., 1998 – Molecular characterization of pyrethroid Knockdown resistance (*Kdr*) in the major malaria vector *Anopheles gambiae* s.s. *Insect Molecular Biology*, 7 : 179-184.

MATSUMURA F., CLARK J. M., 1985 – Investigations on the suitability of using nerve membrane fragments incorporated into artificial liposomes and a method for the study of pesticidal action on sodium channel activity. *Neurotoxicology*, 6 : 271-288.

MOUCHES C., PASTEUR N., BERGÉ J. B., HYRIEN O., RAYMOND M., DE SAINT-VINCENT B. R., DE SILVESTRI M., GEORGHIOU G. P., 1986 – Amplification of an esterase gene is responsible for insecticide resistance in a California *Culex* mosquito. *Science*, 233 : 778-780.

MOUCHET J., GARIOU J., 1961 – Répartition géographique et écologie des anophèles au Cameroun. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 54 : 102-107.

MOUCHET J., GIACOMINI T., JULVEZ J., 1995 – La diffusion anthropique des arthropodes vecteurs de maladie dans le monde. *Cahier Santé*, 5 : 293-298.

MOUCHET J., CARNEVALE P., COOSEMANS M., JULVEZ J., MANGUIN S., RICHARD-LENOBLE D., SIRCOULON J., 2004 – *Biodiversité du paludisme dans le monde*. Paris, Éditions John Libbey Eurotext.

MWANGANGI J.M., MUTURI E.J., SHILILU J., MURIU S.M., JACOB B., KABIRU E. W., MBOGO C. M., GITHURE J., NOVAK R., 2006 – Survival of immature *Anopheles arabiensis* (Diptera: Culicidae) in aquatic habitats in

Mwea rice irrigation scheme, central Kenya. *Malaria Journal*, 5 : 114.

N'GUESSAN R., DARRIET F., GUILLET P., CARNEVALE P., TRAORE-LAMIZANA M., CORBEL V., KOFFI A. A., CHANDRE F., 2003 – Resistance to carbosulfan in *Anopheles gambiae* from Ivory Coast, based on reduced sensitivity of acetylcholinesterase. *Medical and Veterinary Entomology*, 17: 1-7.

OGDEN D. E., SLEEP N. H., 2012 – Exposive eruption of coal and basalt and the end-Permian mass extinction. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 109 : 59-62.

OMS, 1986 – *Comité OMS d'experts du paludisme*. 18^e rapport, Série Rapport technique n° 735, Genève.

OMS, 2006 a – *Organisation Mondiale de la Santé. Pesticides and their application for the control of vectors and pests of public health importance*. Document WHO/CDS/WHOPES/GCDPP/2006.1, Genève.

OMS, 2006 b – *Evaluation of the integrated pest and vector management (IPVM) project in Sri Lanka*. Mission report, Genève.

OMS, 2007 – *Review of spinosad 0.5 % GR and 12% SC, Lambda-cyhalothrin 10 % CS, K-O Tab 1-2-3°, Interceptor®*. Report of the tenth Whopes working group meeting WHO/CDS/NTD/WHOPES/2007.1, Genève.

OMS., 2009 a – *Temephos in drinking-water: use for vector control in drinking-water sources and containers*. WHO guidelines for drinking-water quality. WHO/HSE/WSH/09.01/1, Genève.

OMS., 2009 b – *World Malaria Report 2009*. Genève.

OMS., 2009 c – *Dengue guidelines for diagnosis, treatment, prevention and control*. Document WHO/HTM/NTD/DEN/2009.1, Genève.

OMS., 2011 – *World malaria report 2011*. Genève.

PAEPORN P., KOMALAMISRA N. V. DEESIN N. V., RONGSRIYAM Y., THONGRUNGIAT S., 2003 – Temephos resistance in two forms of *Aedes aegypti* and its significance for the resistance mechanism. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 34 : 786-792.

PETREQUIN P., 1992 – Construire ensemble. *Science & Vie* hors série, « Néolithique, la première révolution sociale », 178 : 64-75.

PPAV WORKING GROUP, 2011. Personal protection against biting insects and ticks. *Parasite*, 18 : 93-111.

RANQUE P., TOURE Y. P., SOULA G., DU L., DIALLO Y., TRAORÉ O., DUFLO B., BALIQUE H., 1984 – Étude expérimentale sur l'utilisation des moustiquaires imprégnées de deltaméthrine dans la lutte contre le paludisme. *Parassitologia*, 26 : 261-268.

RAO T.R., 1966 – Recent epidemics caused by chikungunya virus in India 1963-1965. *Scientific Culture*, 32 : 215.

RAWLINS S. C., 1998 – Spatial distribution of insecticide resistance in Caribbean populations of *Aedes aegypti* and its significance. *Revista Panamericana de Salud Publica*, 4 : 243-251.

REICHHOLF J. H., 1992 – *L'émancipation de la vie*. Paris, Flammarion, coll. Champs.

ROBERT V., CARNEVALE P., 1991 – Influence of deltamethrin treatment of bed nets on malaria transmission in Kou Valley, Burkina Faso. *Bulletin de l'Organisation mondiale de la santé*, 69 : 735-739.

ROBERT V., BARATHE J., SANNIER C., COZ J., 1983 – Comparaison du développement larvaire et des stades tueurs de *Toxorynchites brevipalpis* et de *T. amboinensis* (Diptera : Culicidae). *Cahiers Orstom, série Entomologie médicale et Parasitologie*, 21 : 13-18.

ROBERT V., GAZIN P., BOUDIN C., MOLEZ J. F., OUEDRAOGO V., CARNEVALE P., 1985 – La transmission en zone de savane arborée et en zone rizicole des environs de Bobo-Dioulasso (Burkina Faso). *Annales de la Société Belge de Médecine Tropicale*, 65 : 201-214

ROBERT V., GAZIN P., OUEDRAOGO V., CARNEVALE P., 1986 – Le paludisme urbain à Bobo-Dioulasso (Burkina Faso). 1. Étude entomologique de la transmission. *Cahiers Orstom, série Entomologie médicale et Parasitologie*, 24 : 121-128.

ROBERT V., GAZIN P., CARNEVALE P., 1989 – « De la difficulté de prévoir les répercussions sanitaires des aménagements hydro-agricoles, le cas du paludisme dans la rizière de la vallée du Kou au Burkina Faso ». In : *Le risque en agriculture*, Paris, Orstom Éditions, coll. À travers champs.

ROBERT V., OUEDRAOGO V., CARNEVALE P., 1991 – « La transmission du paludisme humain dans un village au centre de la rizière de la Vallée du Kou, Burkina Faso ». In : Robert V., Chippaux J. P., Diomande L., *Le paludisme en Afrique de l'Ouest. Études entomologiques et épidémiologiques en zone rizicole et en milieu urbain*, Paris, Orstom Éditions, coll. Études et Thèses.

ROMI R., PROIETTI S., DI LUCA M., CRISTOFARO M., 2006 – Laboratory evaluation of the bioinsecticide Spinosad for mosquito control. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 22 : 93-96.

ROSS R. W., 1956 – The Newala epidemic. III. The virus isolation, pathogenic properties and relationship to the epidemic. *Journal of Hygiene*, 54 : 177-191.

SAGUEZ J., 2002 – *Les chitinasés et leur implication dans la pénétration de la membrane péritrophique des moustiques par les oocinètes de Plasmodium*. Mémoire de maîtrise de Biologie, université de Picardie Jules-Verne, <http://membres.lycos.fr/julbcp/html/sommem.htm>

SAINT-AMANS J. F., 1818 – *Voyage agricole, botanique et pittoresque, dans une partie des Landes de Lot-et-Garonne, et de celles de la Gironde*. Éditions L'Horizon chimérique (1988), Agen.

SAINZ-ELIPE S., LATORE J. M., ESCOSA R., MASIA M., FUENTES M. V., MAS-COMA S., BARGUES M. D., 2010 – Malaria resurgence risk in southern Europe: climate assessment in a historically endemic area of rice fields at the Mediterranean shore of Spain. *Malaria Journal*, 9 : 221.

SALGADO V. L., 1998 – Studies on the mode of action of spinosad : insect symptoms and physiological correlates. *Pesticides Biochemistry and Physiology*, 60 : 91-102.

SALGADO V. L., IRVING S. N., MILLER T. A., 1983 – The importance of nerve terminal depolarization in pyrethroid poisoning of insects. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 20 : 169-182.

- SCOTT J. J., CRANS S. C., CRANS W. J., 2001 – Use of an infusion-baited gravid trap to collect adult *Ochlerotatus japonicus*. *Journal of American Mosquito Control Association*, 17 : 142-143.
- SÉGUY E., 1951 – « Ordre des diptères (Diptera Linné, 1758) ». In : *Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie, insectes supérieurs et hémiptéroïdes*. Paris, Masson & Cie, Tome X, premier fascicule : 449-744.
- SMITH C. E. G., 1956 – The history of dengue in tropical Asia and its probable relationship to the mosquito *Aedes aegypti*. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 59 : 243-251.
- SMITH R. F., VAN DEN BOSCH R., 1967 – « Integrated control ». In Kilgore W. W et Doult R. L., eds : *Pest control: biological, physical and selected chemical methods*, New York, Academic Press.
- SNOW R., LINDSAY S. W., HAYES R. J., GREENWOOD B. M., 1988 – Permethrin-treated bednets (mosquito nets) prevent malaria in Gambian children. *Transaction of the Royal Society Tropical Medicine and Hygiene*, 82 : 838-842.
- SOLTNER D., 1980 – *Les bases de la production végétale*. Angers, Collection Sciences et Techniques agricoles.
- SOMAN R. S., REUBEN R., 1970 – Studies on the preference shown by ovipositing females of *Aedes aegypti* for water containing immature stages of the same species. *Journal of Medical Entomology*, 7 : 485-489.
- SOPER F. L., WILSON D. B., 1943 – *Anopheles gambiae* in Brasil : 1930 to 1940. New York, Rockefeller Found.
- STRODE G. K., BUGHER J. C., AUSTIN-KERR J., SMITH H. H., SMITHBURN K. C., TAYLOR R. M., THEILER M., WARREN A. J., WITMAN L., 1951 – *Yellow fever*. New York, McGraw-Hill Book Company Inc.
- SUESS E., BOHRMANN G., GREINERT J., LAUSCH E., 1999 – Le méthane dans les océans. *Pour la Science*, 264 : 80-89.
- THOMAS S. M., OBERMAYR U., FISHER D., KREYLING J., BEIERKUHNLIN C., 2012 – Low-temperature threshold for egg survival of a post-diapause and non-diapause European aedine strain, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Parasites and Vectors*, 5 : 100.
- TOMIZAWA M., YAMAMOTO I., 1993 – Structure activity relationship of nicotinoids and imidacloprid analogs. *Journal of Pesticide Science*, 18 : 91-98.
- TOTY C., BARRE H., LE GOFF G., LARGET-THIERY I., RAHOLA N., COURET D., FONTENILLE D., 2010 – Malaria risk in Corsica, former hot spot of malaria in France. *Malaria Journal*, 9 : 231.
- TREXLER J. D., APPERSON C. S., ZUREK L., GEMENO C., SCHAL C., KAUFMAN M., WALKER E., WATSON D. W., WALLACE L., 2003 – Role of bacteria in mediating the oviposition response of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 40 : 841-848.
- TWINN C.R., 1931 – Observation on some aquatic animal and plant enemies of mosquitoes. *Canadian Entomologist*, 63 : 51-61.
- UNICEF, 2010 – *Journée mondiale contre le paludisme 2010. La situation en Afrique*. Genève, Collection Progrès et impact, n° 2.

VERHAGEN F. J. M., LAANBROEK H. J., 1991 – Competition for ammonium between nitrifying and heterotrophic bacteria in dual energy-limited chemostats. *Applied and Environmental Microbiology*, 57 : 3255-3263.

VICTOR T. J., REUBEN R., 2000 – Effects of organic and inorganic fertilizers on mosquito populations in rice fields of southern India. *Medical and Veterinary Entomology*, 14 : 361-368.

VIE J. C., HILTON-TAYLOR C., STUART S. N., 2009 – *Wildlife in a Changing World – An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species*. Published by IUCN Gland.

Walter Reed Biosystematics Unit., 2001 – Systematic catalogue of Culicidae. <http://www.mosquitocatalog.org/>

WEILL M., LUTFALLA G., MORGENSEN K., CHANDRE F., BERTHOMIEU A., BERTICAT C., PASTEUR N., PHILIPS A., FORT P., RAYMOND M., 2003 – Insecticide resistance in mosquito vectors. *Nature*, 423 : 136-137.

WILKINS E., HOWELL P. I., BENEDICT M. Q., 2006 – IMP PCR primers detect single nucleotide polymorphisms for *Anopheles gambiae* species identification, Mopti and Savanna RDNA types, and resistance to dieldrine in *Anopheles arabiensis*. *Malaria Journal*, 5 : 125.

YUAN Z., ZHANG Y., CAI Q., LIU E. Y., 2000 – High-level field resistance to *Bacillus sphaericus* C3-41 in *Culex quinquefasciatus* from southern China. *Biocontrol Science and Technology*, 10 : 41-49.



Imprimé en France. - JOUVE, 1, rue du Docteur Sauvé, 53100 MAYENNE
N° 2164298Z - Dépôt légal : août 2014



Paludisme, fièvre jaune, dengue, chikungunya, fièvre de la Vallée du Nil, filariose... Toutes ces maladies, souvent mortelles, sont transmises à l'homme par les moustiques. Ces derniers profitent du formidable développement des transports et de la mobilité toujours plus rapide des populations pour se propager sur la planète. Aujourd'hui, les villes sont devenues de véritables refuges à moustiques tandis que, dans les campagnes, l'usage combiné des engrais et des pesticides favorise – paradoxalement – leur prolifération.

À travers l'histoire des relations ancestrales de l'homme et du moustique et grâce à la synthèse de travaux de recherche réalisés en laboratoire et sur le terrain, cet ouvrage révèle les causes de l'inexorable pullulation de cet insecte et présente les méthodes de lutte que l'homme lui oppose depuis déjà plusieurs siècles. Face à cette menace plus que jamais présente, l'auteur propose aussi des stratégies innovantes, en insistant sur l'urgence d'une politique concertée dans les domaines de la santé publique et de l'agriculture.

Frédéric Darriet

est entomologiste médical à l'Institut de recherche pour le développement (IRD). Œuvrant depuis plus de trente ans à la mise au point de nouvelles stratégies de lutte antivectorielle, il a dirigé de nombreux programmes de recherche en Afrique et en France.



27 €

ISBN 978-2-7099-1837-4

ISSN 1142-2580



IRD

44, bd de Dunkerque
13572 Marseille cedex 02
editions@ird.fr

Diffusion

IRD

32, av. Henri-Varagnat
93143 Bondy cedex
diffusion@bondy.ird.fr

www.editions.ird.fr