

RELATIONS ENTRE L'ÂGE PHYSIOLOGIQUE ET LE COMPORTEMENT DES MOUSTIQUES

par

G. CHAUVET * J. COZ ** P. GRENIER ***

1 - INTRODUCTION

Les premières observations établissant une relation entre l'âge des insectes hématophages et leur comportement paraissent remonter à 1903 : MARCHOUX, SALIMBENI et SIMOND ont en effet constaté que les jeunes femelles d *Aedes aegypti* L., reconnaissables à leur vestiture écailleuse intacte, étaient agressives pendant le jour alors que les femelles âgées, à vestiture endommagée, manifestaient au contraire une activité de piqûre nocturne.

À la suite des importants travaux de DETINOVA résumés par cet auteur en 1963, divers chercheurs se sont efforcés de préciser dans quelles conditions le comportement des insectes vecteurs et en particulier les Culicidés variait en fonction de leur âge physiologique. L'intérêt épidémiologique de telles recherches est considérable puisque la notion de transmission biologique par un arthropode implique celle du temps nécessaire à l'évolution de l'agent pathogène chez celui-ci et que, plus le taux de survie du vecteur est élevé, plus la transmission est importante.

Chez les Diptères autres que les Culicidés, nous possédons également de telles relations. Chez les Tabanidés, nous relevons les observations de HADDOW (1952) concernant *Haematopota nefanda* Edw. et suivant lesquelles l'activité de piqûre serait liée à des facteurs autres que microclimatiques et notamment à l'âge physiologique; DUKE (1960) arrivant aux mêmes conclusions pour *Chrysops silacea* Austen. et *Ch. dimidiata* Wulp. Chez les Simuliidés nous devons citer les observations de D. J. LEWIS (1956 et 1960) et LE BERRE (1964) sur *Simulium damnosum* Theo. ainsi que celles de L. DAVIES (1957) sur *S. ornatum*. Chez les Muscidés du genre *Glossina* en particulier, LUMSDEN (1964) note également des comportements différents suivant l'âge physiologique. Enfin chez les Ephéméroptères (TJNNELAND, 1960) et chez les Odonates (CORBET, 1957) on remarque des maximum d'activité différents suivant l'âge des exemplaires étudiés.

L'épidémiologie des maladies transmises par les moustiques nécessite une étude détaillée du comportement des espèces vectrices et de leur taux d'infection dans les différentes conditions d'environnement.

L'étude des vecteurs implique la capture d'un échantillonnage représentatif des espèces en cause. Les méthodes de capture se répartissent en trois grands groupes :

- 1) sur appât humain ou animal
- 2) dans les lieux de repos naturels ou artificiels
- 3) au moyen de pièges artificiels avec attraction par la lumière, le gaz carbonique, etc.

Ces méthodes peuvent donner des résultats variables.

* Entomologiste médical ORSTOM - Institut de Recherches Scientifiques MADAGASCAR.

** Entomologiste médical ORSTOM - Centre Muraz - O. C. C. G. E. - BOBO-DIOULASSO - Haute-Volta -.

*** Chef du laboratoire d'Entomologie médicale de l'Institut Pasteur PARIS.

2 - NATURE DE L'APPAT

Nous possédons peu de renseignements sur les relations existant entre l'âge physiologique et les préférences alimentaires, car les chercheurs s'intéressent plus particulièrement aux moustiques en contact avec l'homme (ou piquant l'homme).

GRUCHET (1962) a calculé les pourcentages de femelles paires d'*Anopheles funestus* Giles capturées à l'aide d'une moustiquaire-piège, abritant soit un veau, soit un homme : les résultats ne diffèrent pas significativement. De même, l'étude des repas de sang faite sur les femelles capturées le matin dans les habitations humaines a montré que chez les individus gorgés sur l'homme le taux des femelles paires était de 0,77 et atteignait, chez les individus gorgés sur vache 0,84 (différence non significative, $X^2 = 1,946$ pour un degré de liberté).

HAMON et coll. (1964b) ne trouvent pas de différence d'âge entre les populations d'*A. gambiae* capturées sur homme et sur veau.

CHAUVEY et coll. (1964), dans les conditions particulières d'une population d'*A. gambiae* fortement zoophile, ont trouvé sur 5 mois d'étude pendant une même période saisonnière un taux de femelles paires significativement plus bas pour la faible fraction anthropophile (73%) que pour la fraction zoophile (77%) -Ecart réduit 2,5 - L'anthropophilie, toute relative de cette population, serait plus élevée chez les femelles nullipares. Mais considérés mensuellement, deux des résultats ne sont pas significatifs dans le même sens.

Il est à noter toutefois que sous le vocable *A. gambiae* sont groupées différentes formes; nous nous garderons pour le moment d'utiliser pour celles-ci les termes de sous-espèce, semi-espèces ou espèce, le statut de ces formes n'étant pas encore déterminé. Ceci est peut-être la raison de certaines des différences observées dans ce paragraphe et les suivants en ce qui concerne cette "espèce". HAMON et coll. (1964 a) pensent avoir affaire à un mélange des formes A et B et CHAUVEY travaille dans une même zone écologique sur au moins 2 formes. Cinq formes différentes ont déjà été mises en évidence dans la région éthiopienne, aussi il est possible que les différents auteurs aient étudié différents représentants du complexe "gambiae".

3 - SITUATION DE L'APPAT

Plusieurs auteurs se sont appliqués à étudier les moyennes d'âge des populations d'insectes vecteurs en fonction du lieu de capture.

3 - 1. Captures comparées à l'intérieur et à l'extérieur des habitations

Pour HAMON et coll. (1959, 1962, 1964 a), la moyenne d'âge est la même à l'intérieur et à l'extérieur des habitations pour *A. gambiae* et *A. funestus*. COZ (1964) trouve une population d'*A. gambiae* sensiblement plus âgée à l'intérieur mais ne trouve pas de différences pour *mascaensis* De Meillon. GRUCHET (1962) n'observe pas de différences pour *A. gambiae* et *A. funestus*.

Au repos, le jour, CHAUVEY et coll. (1964 a) trouvent la même moyenne d'âge à l'intérieur et à l'extérieur d'abris-étables pour *A. gambiae*.

3 - 2. Étude de l'âge en fonction de l'environnement

BRADY (1963) constate des différences dans une même région, selon les zones écologiques, pendant qu'HAMON (1963 b) remarque des différences même entre villages d'une même zone écologique.

Avec l'aide d'une tour de 5 étages, de 36 m de haut, située dans la forêt de Mpanga, COR-

BET (1961) a réalisé une importante étude sur l'âge des femelles de *Mansonia fuscopennata* Theo. venant piquer à différentes heures et à différentes hauteurs. Cet auteur a observé que le cycle d'agressivité des femelles nullipares et pares est identique à tous les niveaux de la tour. Toutefois, les jeunes femelles sont plus nombreuses au sol, alors que les vieilles femelles dominent au sommet de la tour. De plus, au niveau du sol, les femelles agressives de nuit sont plus jeunes que celles piquant de jour. Enfin, l'âge moyen des femelles se nourrissant au-dessus ou au-dessous de la canopée, change durant la nuit.

4 - RELATIONS ENTRE L'HEURE DE CAPTURE ET L'AGE DES ANOPHELES

4 - 1. Complexe *A. Gambiae*

GILLIES (1957), FOX (1957), HAMON et coll. (1959, 1964 a), HAMON (1963), CHAUVET et Coll. (1964) sont d'accord pour admettre qu'il n'y a pas d'influence de l'âge sur le cycle d'agressivité. COZ (1964) observe à l'intérieur des variations d'âge qu'il classe dans les limites permises, mais dans les captures extérieures il note un excès de nullipares au lever du jour.

4 - 2. *A. Funestus* Giles

HAMON et coll. (1959) en Haute Volta, après groupages, par tranches horaires, d'échantillonnages de cette espèce et des indices sporozoïtiques qu'ils présentent, en déduisent que la population attaquant au milieu de la nuit est plus âgée que celle qui pique au début ou à la fin. HAMON (1963) confirme sa première observation par l'étude statistique du taux de femelles pares par tranches horaires et démontre qu'il y a en effet un excédent significatif de femelles pares entre 23 et 04 h.

GILLIES et WILKES (1963), au Tanganyika, par contre, ne trouvent aucune différence significative du taux de femelles pares pendant différentes heures de la nuit.

D'une autre étude dans laquelle HAMON et coll. (1964 a) comparent la fréquence horaire des femelles effectivement infectées avec la fréquence théorique horaire que l'on devrait trouver si les femelles infectées étaient réparties au hasard dans la population totale, il ressort qu'entre 19 h et 23 h, puis de 03 h à 06 h on observe moins de femelles infectées que l'on ne devrait en trouver si la population était répartie de façon homogène. Cette étude confirme donc les observations précédentes du même auteur.

Cette différence de comportement d'*A. funestus* qui ressort des observations faites en Haute Volta et au Tanganyika est assez difficile à analyser, mais HAMON (1964) fait remarquer que cette espèce a certainement des potentialités génétiques plus grandes en Afrique occidentale qu'en Afrique orientale, car dans la première zone elle a généralement subsisté en savane, en dépit des traitements insecticides, alors qu'elle a disparu, dans les mêmes conditions d'environnement, en Afrique orientale.

4 - 3. Autres *Anopheles*

HAMON (1963 b), utilisant la méthode du X² de PEARSON, a analysé les variations horaires du pourcentage des femelles pares chez différentes espèces anophéliennes. Ses observations sont résumées ci-dessous :

- *A. nili* Theo. : excédent de femelles pares entre 22 h et 02 h
- *A. flavicosta* Edw. : excédent de femelles pares entre 20 h et 03 h
- *A. pharoensis* Theo. : excédent de femelles pares entre 20 h et 24 h
- *A. wellcomei* Theo. : excédent de femelles pares entre 24 h et 02 h
- *A. brohieri* Edw. : excédent de femelles pares entre 24 h et 03 h
- *A. squamosus* Theo. : variations non significatives
- *A. coustani* Laveran : variations non significatives.

GILLIES (1963), en groupant ses captures de nuit (*A. pharoensis* et *A. coustani tenebrosus* Donitz) par tranches de 4 heures, trouve des variations très significatives du taux de nullipares. Du début à la fin de la nuit, on assiste à un "vieillissement" de la population.

COZ (1964) avec *A. mascarensis*, espèce endémique de Madagascar, n'observe pas de variations significatives du taux des femelles pares.

METSELAAR (1956), en Nouvelle Guinée, après une étude des indices sporozoïtiques dans le groupe *punctulatus*, suggère que la moyenne d'âge des femelles varie considérablement au cours de la nuit, les femelles âgées apparaissant dans la seconde moitié de celle-ci, après avoir pondu. Les observations de SLOOF (1964), telles qu'elles sont présentées par cet auteur, ne viennent pas corroborer l'hypothèse de METSELAAR; en additionnant les chiffres obtenus dans les villages d'Entrop et d'Arso, on ne constate pas de différence significative entre les taux des femelles âgées du début à la fin de la nuit.

4 - 4. Culicidés autres que les *Anopheles*

Les études concernant les Culicini ont été menées par les chercheurs de l'East African Virus Research Institute d'Entebbé (Uganda).

GILLET (1957), utilisant la présence d'hydracariens pour reconnaître les jeunes femelles de *Mansonia africanus* Theo., ne trouve aucune différence dans la proportion des femelles portant ces parasites, durant les différentes heures de la nuit.

HADDOW et GILLET (1958) remarquent que les femelles de *Mansonia fuscopennata* Theo. présentant des reliquats de ponte (donc pares) représentent un pourcentage constant parmi celles qui piquent entre le crépuscule et l'aurore. Dans le même ordre d'idée il faut aussi rappeler les observations de CORBET (1961) sur le même moustique (cf. 3.2). Par contre, B. de MEILLON (1964, comm. pers.) a observé chez *Culex pipiens fatigans* à Rangoon, que le pourcentage de femelles pares et le taux des femelles infectées par *Wuchereria bancrofti* changent significativement au cours de la nuit.

5 - CAPTURE DE FEMELLES AU REPOS

DETINOVA (1963) étudiant la dynamique des populations d'*A. maculipennis* Meigen constate des taux d'endophilie plus ou moins élevés suivant que l'on s'adresse à des femelles jeunes ou âgées; les femelles nullipares se trouvent de préférence à l'extérieur des habitations, les femelles pares au contraire restent volontiers dans les maisons.

GRUCHET (1962) note une différence significative du taux des femelles pares entre les échantillonnages de celles-ci, suivant qu'elles sont capturées de jour dans les habitations ou dans les abris proches des habitations, il y a excès de femelles pares dans les habitations.

CORBET (1963), dans la région d'Entebbé, observe en comparant plusieurs espèces que les variations statistiquement significatives lorsqu'elles existent ne jouent pas toutes dans le même sens. C'est ainsi que pour les *Mansonia*, la moyenne d'âge des femelles au repos dans la végétation est sensiblement plus basse que celle des femelles capturées sur appât humain; par contre, il n'y a pas de différence pour *Aedes africanus* Theo. et on observe le phénomène inverse de celui précédemment cité pour *Ae. ingrami* Edw. et *Anopheles implexus* (Theo.).

En ce qui concerne "*A. gambiae*", CHAUVET et coll. (1964 a) ne trouvent aucune différence entre les échantillonnages des femelles au repos dans les étables ou dans les gîtes extérieurs naturels.

6 - CONCLUSION

De toutes les observations qui précèdent et qui semblent parfois contradictoires que peut-on conclure ?

Le premier problème posé est, nous semble-t-il, celui de l'échantillonnage. Une étude statistique n'est valable pour une population que si elle porte sur un échantillon représentatif de la population totale; puisqu'on ne peut observer la totalité d'une population il convient d'examiner un assez grand nombre d'individus de celle-ci, afin d'avoir une image aussi exacte que possible de la réalité.

Comme exemple extrême, signalons l'étude de BLACKMORE et DOW (1962). Etudiant les femelles de *Culex tarsalis* Coq en automne, ils constatent, en comparant les résultats obtenus avec un piège à gaz carbonique ou avec ceux obtenus par captures dans les abris extérieurs, que le taux des femelles pares tend vers 100% dans le premier cas et vers 0 dans le second.

Cette notion d'échantillonnage implique également l'étude de l'hôte préférentiel choisi par chaque espèce. Cette étude devrait être faite en utilisant non seulement les résultats des analyses du sang ingéré par les femelles capturées au repos, mais encore en se livrant au moyen de moustiquaires-pièges, à des études comparées de l'attraction exercée sur les moustiques par des hôtes différents.

L'hôte préférentiel une fois déterminé, il serait alors nécessaire de procéder à des captures régulièrement espacées pendant toute la période d'activité de l'insecte. C'est ainsi que s'il s'agit d'une espèce à activité nocturne, les captures devront porter sur la totalité de la nuit. Dans un deuxième temps, on pourra procéder à des captures par pièges naturels et artificiels ou dans différents lieux de repos.

En tout état de cause, l'analyse de l'âge physiologique des insectes vecteurs ayant pour but essentiel d'expliquer certains aspects épidémiologiques, il est primordial de s'intéresser au contact vecteur-malade, et d'établir l'âge des femelles piquant le sujet malade ou en puissance de l'être, afin de préciser la potentialité de la transmission.

C'est ainsi qu'en analysant les moyennes d'âge des populations de *S. damnosum* en Afrique de l'Ouest, LE BERRE et coll. (1964) se sont aperçus que l'espérance de vie de ce vecteur était beaucoup plus élevée en savane qu'en forêt et qu'en conséquence, pour l'homme, les risques d'infestation individuelle par *Onchocerca volvulus* étaient beaucoup plus élevés; ceci paraît expliquer chez l'homme, les complications oculaires, entraînant la cécité observée dans les régions de savane soudanienne et pas dans celles de forêt.

Notons pour terminer que si l'âge physiologique apparaît être un facteur d'attraction préférentielle, d'autres facteurs, dus à l'environnement (intensité lumineuse en particulier), peuvent masquer le premier.

BIBLIOGRAPHIE

- Blackmore (J.S.) et Dow (R.P.). - Nulliparity in summer and fall populations of *Culex tarsalis* Coq. *Mosquito News*, 22, 291-294. - 1962 -
- Brady. - Results of age-grouping dissections on four species of *Anopheles* from Southern Ghana. *Bull. Org. Mond. Santé*, 29 2, 147-153. - 1963 -
- Chauvet (G.), Coz (J.), Gruchet (H.), Grjebine (A.) et Lumaret (R.). - Biologie des vecteurs du paludisme à Madagascar. Résultats de cinq années d'étude (1958-1962). *Médecine Tropicale*, 24, 27-44. - 1964 a -
- Chauvet (G.), Ravaonjanahary (C.), Rasoloniaina (L.) de G. & Crayon (P.). - Etude de l'âge physiologique et des cycles gonotrophiques d'une population d'*Anopheles gambiae* des environs de Tananarive, Rép. Malgache. *Bull. Org. Mond. Santé*, sous presse. - 1964 b -

- Corbet (P.S.). - The little history of the emperor dragonfly, *Anax imperator* Leach. *J. Anim. Ecol.*, 26, 1. - 1957 -
- Corbet (P.S.). - Entomological studies from a high tower in Mpanga forest, Uganda. VIII. The age-composition of biting mosquito populations according to time and level. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 113, 336-345. - 1961 -
- Corbet (P.S.). - Seasonal patterns of age-composition of sylvan mosquito populations in Uganda (Diptera, Culicidae). *Bull. Ent. Res.*, 54, 213-227. - 1963 -
- Coz (J.). - Etude des variations de l'âge physiologique d'*A. gambiae* Giles et d'*A. mascarensis* de Meillon au cours des captures de nuit. *Bull. Soc. Path. exot.* (sous presse). - 1964 -
- Davies (L.). - A study of the age females of *Simulium ornatum* Mg. (Diptera) attracted to cattle. *Bull. Ent. Res.*, 48, 535-552. - 1957 -
- Detinova (T.S.). - Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les diptères présentant une importance médicale notamment certains vecteurs du paludisme. *Org. Mond. Santé. Ser. Monogr.*, 47, 219 pp. - 1963 -
- Duke (B.O.L.). - Studies on the biting habits of Chrysops. VII. The biting-cycle of nulliparous and parous *C. silacea* and *C. dimidiata* (Bombe form). *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 54, 147-155. - 1960 -
- Fox (R.M.). - *Anopheles gambiae* in relation to malaria and filariasis in coastal Liberia. *Am. J. Trop. Méd. Hyg.*, 6, 598-620. - 1957 -
- Gillett (J.D.). - Age-analysis in the biting-cycle of the mosquito *Taeniorhynchus (Mansonicides) africanus* Theobald based on the presence of parasitic mites. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 51, 151-559. - 1957 -
- Gillies (M.T.). - Age-group and the biting-cycle in *Anopheles gambiae* a preliminary investigation. *Bull. Ent. Res.*, 48, 553-559. - 1957 -
- Gillies (M.T.). - Observations on nulliparous and parous rates in some common East African mosquitoes. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 157, 435-442. - 1963 -
- Gillies (M.T.) & Wilkes (T.J.). - Observations on nulliparous and parous rates in a population of *Anopheles funestus* in East African. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 57 (2), 204-213. - 1963 -
- Gruchet (H.). - Etude de l'âge physiologique des femelles d'*Anopheles funestus funestus* Giles dans la région de Miandrivazo Madagascar. *Bull. Soc. Path. Exot.*, 55, 165-174. - 1962 -
- Haddow (A.J.). - Further observations on the biting habits of Tabanidae in Uganda. *Bull. Ent. Res.*, 42, 659-674. - 1952 -
- Haddow (A.J.) & Gillett (J.D.). - Laboratory observations on the oviposition-cycle in the mosquito *Taeniorhynchus (Coquillettia) fuscopennata* Theobald. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 52, 320-325. - 1958 -
- Hamon (J.). - Etude de l'âge physiologique des femelles d'*Anopheles* dans les zones traitées au DDT, et non traitées, de la région de Bobo-Dioulasso, Haute Volta. *Bull. Org. Mond. Santé.* 28, 83-109. - 1963 a -
- Hamon (J.). - Les moustiques anthropophiles de la région de Bobo-Dioulasso (République de Haute Volta) Cycles d'agressivité et variations saisonnières. *Ann. Soc. Ent. France.*, 132, 85-144. - 1963 b -

- Hamon (J.), Choumara (R.), Adam (J. P.) & Bailly (H.). - Le paludisme dans la zone pilote antipaludique de Bobo-Dioulasso, Haute Volta. *Cahiers de l'O.R.S.T.O.M.* n° 1 (2° et 3° parties pp 37-72). - 1959 -
- Hamon (J.), Coz (J.), Sales (S.) et Ouedraogo (C.S.). - Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de steppe boisée de la région de Dori, Rép. de Haute Volta. *Bull. I. F. A. N.* (A), 26, sous presse - 1964 -
- Hamon (J.), Dedewanou (B.) et Eyraud (M.). - Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone forestière africaine, la région de Man République de Côte d'Ivoire. *Bull. I. F. A. N.*, 24 (A), 854-879. - 1962 -
- Hamon (J.), Sales (S.), Adam (J. P.) et Grenier (P.). - Age physiologique et cycle d'agressivité chez *Anopheles gambiae* et *A. funestus* Giles dans la région de Bobo Dioulasso (Rép. Haute Volta). *Bull. Soc. Ent. France* (sous presse). - 1964 a -
- Hamon (J.), Sales (S.), Coz (J.), Ouedraogo (C.S.), Dyemkouma (A.) et Diallo (B.). - Observations sur les préférences alimentaires des moustiques de Haute Volta. *Bull. Soc. Path. exot.* 57, sous presse. - 1964 -
- Le Berre (R.), Balay (G.), Brengues (J.) et Coz (J.). - Variations de la biologie et de l'écologie de la femelle de *Simulium damnosum* Theobald 1903 en fonction des différentes zones bioclimatiques d'Afrique Occidentale. Influence de ces variations sur l'épidémiologie de l'Onchocercose. *Bull. Org. Mond. Santé*, sous presse. - 1964 -
- Lewis (D. J.). - Biting times of parous and nulliparous *Simulium damnosum* *Nature*, Lond., 178, 98-99. - 1956 -
- Lewis (D. J.). - Observations on *Simulium damnosum* in the Southern Cameroon and Liberia. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 54, 208-223. - 1960 -
- Lumsden. - Changing patterns of trypanosomiasis research in East Africa. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 58, 2 pp 97-128. - 1964 -
- Marchoux (E.), Salimbeni (A.) et Simon (P. L.). - La fièvre jaune, Rapport de la mission française *Ann. Inst. Pasteur*, 17 p. 665. - 1903 -
- Meillon (Botha de) et Tun shwe. - An analysis of four all-night catches of *Culex fatigans* on human bait. VC/Sem/WP/48.64 - OMS (non publié). - 1964 -
- Metselaar (D.). - Variations in the sporozoite rate on anophelinae of the punctulatus group. *Doc. Med. Geogr. Trop.*, 8 (4), 363-364. - 1956 -
- Sloof (R.). - Observations on the effect of residual house spraying on behaviour and mortality of the *Anopheles punctulatus* group. Final rapport on a research project in West New Guinea Leyden, 144 p. - 1964 -
- Smith (A.). - Observations on the man-biting habits of some mosquitoes in the South Pare area of Tanganyika. *E. Afr. Med. J.*, 38, 246-255. - 1961 -
- Tjnneland (A.). - The flight activity of may flies as expressed in some East African species. *Univ. Bergen Arb. Naturv.*, 1, 1. - 1960 -