

LES VECTEURS ET LA TRANSMISSION

J. MOUCHET et P. CARNEVALE

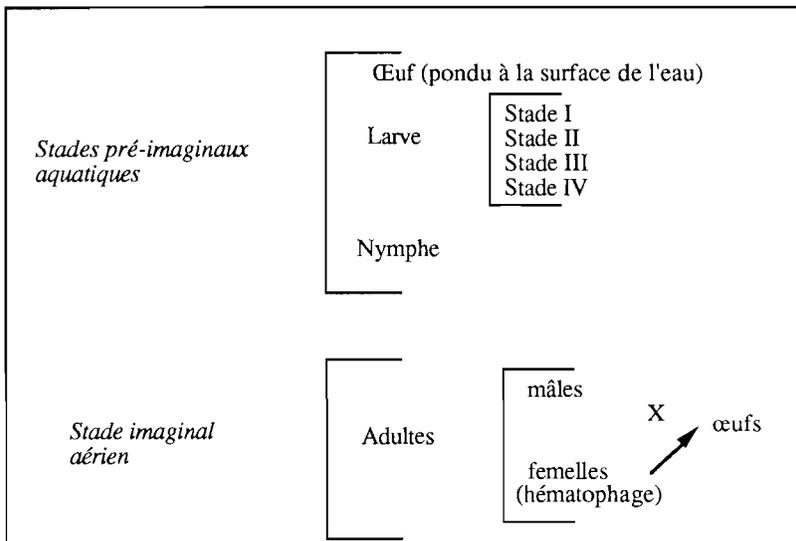
1. GÉNÉRALITÉS

Les vecteurs des paludismes humains appartiennent tous au genre *Anopheles* qui fait partie de la famille des *Culicidae* de l'ordre des Diptères.

Les *Culicidae* regroupent l'ensemble des insectes connus sous le nom de moustiques. Comme tous les Diptères, ce sont des holométaboles, c'est-à-dire qu'ils présentent des métamorphoses complètes et passent, au cours de leur vie, par quatre stades successifs : œuf, larve, nymphe, et adulte ou imago. Les trois premiers stades sont aquatiques, les adultes mènent une vie aérienne. Les mâles se nourrissent uniquement de jus sucrés ; ils ne piquent pas. Les femelles ont besoin de protéines pour assurer le développement de leurs ovaires ; elles les puisent dans le sang qu'elles prélèvent sur les vertébrés dont l'homme. A cette occasion, elles ingèrent puis transmettent des germes pathogènes. Ce sont donc *les femelles seules qui piquent et peuvent transmettre le paludisme*.

Le cycle biologique est représenté dans le Tableau 3 et la Figure 5.

TABLEAU 3
CYCLE BIOLOGIQUE DES MOUSTIQUES



Tout le monde a été, un jour ou l'autre, importuné par des moustiques, petits insectes de 8 à 10 mm de long, au corps fusiforme et aux pattes grêles. Leur comportement piqueur, au moins en ce qui concerne les femelles, évite de les confondre avec les chironomes, autres diptères de même silhouette qui volent en abondance, le soir, autour des lampes ; mais ces derniers ne piquent pas et n'ont d'ailleurs pas de pièces buccales vulnérantes. Les tipules, autres diptères à allure de gros moustiques (de 15 à 30 mm de long), sont également inoffensifs. Les *Culicidae* adultes ont tous la tête prolongée d'une trompe, piqueuse chez les femelles, adaptée à l'absorption de jus sucrés chez les mâles (Fig. 6).

2. PLACE DES ANOPHÈLES DANS LA FAMILLE CULICIDAE

Les *Culicidae* (en français : Culicidés) comprennent 3 200 espèces dans le monde ; elles occupent l'ensemble des terres émergées, à l'exception du continent Antarctique et de quelques îles.

La famille a été divisée en trois sous-familles et en 37 genres (Tableau 4).

TABLEAU 4
FAMILLE DES *CULICIDAE*

Ordre	Famille	Sous-Famille	Genres
Diptera	<i>Culicidae</i>	<i>Anophelinae</i> 3 genres	<i>Anopheles</i> , <i>Chagasia</i> <i>Bironella</i>
		<i>Culicinae</i> 33 genres	<i>Aedes</i> , <i>Culex</i> , <i>Mansonia</i> <i>Coquilletidia</i> , <i>Culiseta</i> <i>Haemagogus</i> , <i>Psorophora</i> <i>Sabethes</i> , <i>Eretmapodites</i> , <i>Opifex</i> , <i>Wyeomyia</i> , etc.
		<i>Toxorhynchitinae</i> 1 genre	<i>Toxorhynchites</i>

Les *Anophelinae* (francisé en Anophélinés) comprennent près de 400 espèces, appartenant pour la plupart au genre *Anopheles* (francisé en Anophèles). Celui-ci a été divisé en six sous-genres, mais cette subdivision taxonomique n'a que peu d'intérêt pour l'épidémiologie. Le genre *Chagasia* ne comprend que quatre espèces d'Amérique tropicale et le genre *Bironella*, 10 espèces de la région australienne ; aucune n'est vecteur de paludisme.

Les *Toxorhynchitinae* ne comptent que le seul genre *Toxorhynchites* ; ce sont de très grands moustiques de plus de 15 mm de long ; souvent parés de couleurs brillantes, qui ne piquent pas.

La sous-famille des *Culicinae* (francisée en Culicinés) comporte 33 genres, dont certains ont une grande importance médicale car ils sont vecteurs d'arboviroses (fièvre jaune, dengue, encéphalite japonaise, etc.) et de filarioses lymphatiques. Certains *Aedes* (*Ae. aegypti* par ex.) et *Culex* (*Cx. quinquefasciatus* par ex.) transmettent des plasmodiums d'oiseaux, respectivement *P. gallinae* et *P. relictum*, mais ils ne sont jamais impliqués dans le cycle des paludismes humains.

A la plupart des stades, la distinction entre les anophèles et les culicinés est facile (Fig. 6).

— Les œufs d'anophèles comportent des flotteurs latéraux ; ceux des Culicinés, pondus isolément (*Aedes*) ou en barquette (*Culex*), n'ont jamais de flotteur.

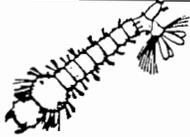
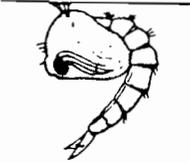
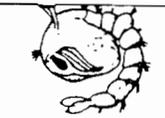
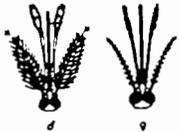
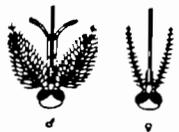
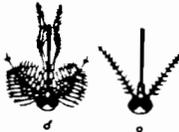
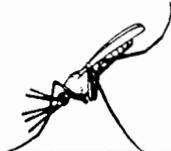
— Les larves d'anophèles respirent par des spiracles dorsaux, ce qui leur impose une position parallèle à la surface de l'eau, donnant l'impression qu'elles flottent ; celles de Culicinés respirent par un siphon et ont, de ce fait, une position oblique par rapport à la surface de l'eau.

— Les femelles des anophèles se reposent obliquement à leur support, alors que celles des Culicinés se tiennent parallèlement au support. Les palpes maxillaires des anophèles femelles sont aussi longs que la trompe, alors que ceux des Culicinés sont très réduits ; ceux des mâles sont massés à l'extrémité chez les anophèles, effilés chez les Culicinés.

3. BIOLOGIE DES STADES PRÉ-IMAGINAUX

Sous le nom de stades pré-imaginaux, on regroupe les stades aquatiques, œuf, larve, nymphe, qui précèdent l'émergence des adultes ou imagos.

FIGURE 6
DIFFÉRENCES ENTRE ANOPHELES, AEDES ET CULEX À DIFFÉRENTS STADES DE DÉVELOPPEMENT (4).

	Anophéliens	Culiciniens	
	Anophèles	Aedes	Culex
Œufs			
Larve			
Nymph			
Tête			
Position de repos			

Noter la longueur des palpes des anophèles femelles comparativement à celles des Aedes et des Culex

3.1. DÉVELOPPEMENT DES STADES PRÉ-IMAGINAUX

3.1.1. ŒUFS

Les œufs d'anophèles, de 0,6 à 0,8 mm de long, sont de forme incurvée et munis de flotteurs latéraux remplis d'air. Ils sont déposés isolément à la surface de l'eau. L'éclosion a lieu en général au bout de 36 à 48 heures ; il arrive que, sur la boue humide, elle soit différée de quelques jours, mais en aucun cas l'œuf ne résiste à la dessiccation.

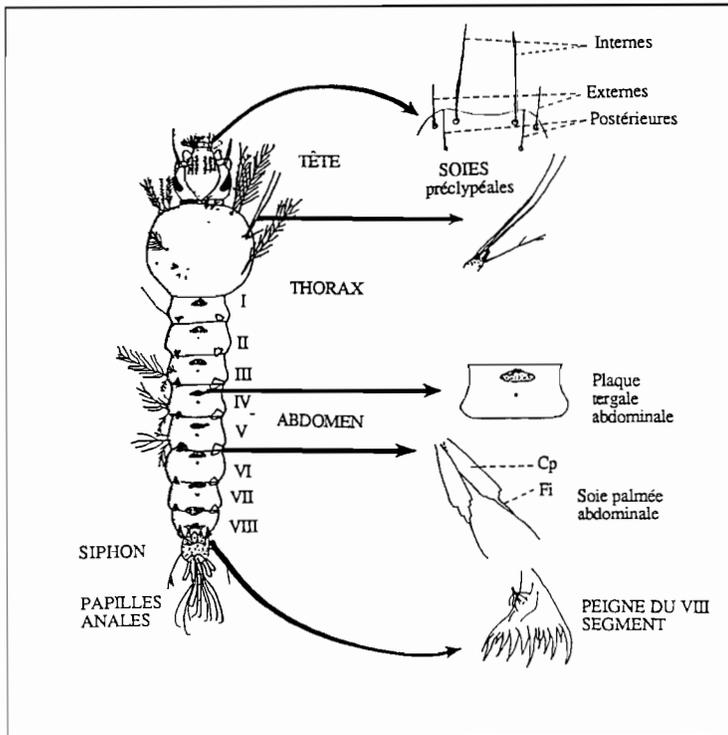
Chez une seule espèce, *An. anthropophagus*¹, en Chine centrale, on a observé une diapause des œufs, qui, pondus, à la surface de l'eau, en automne, n'éclosent qu'au printemps.

3.1.2. LARVES

Les larves du premier stade ne mesurent guère qu'un à deux millimètres lors de leur éclosion. Comme tous les insectes, elles sont recouvertes d'un tégument rigide et inextensible, l'exosquelette, composé de sclérotine et de chitine. Prisonnière dans cette carapace elles ne peuvent avoir une croissance continue. Elles se débarrassent donc de cet exosquelette au cours des mues et en secrètent un autre, plus ample, qui fixera leur taille jusqu'à la mue suivante. La larve subit ainsi trois mues avant d'atteindre le stade IV où elle mesure alors de 12 à 15 mm.

Les larves d'anophèles n'ont ni patte, ni organe de fixation ; elles ne peuvent donc vivre que dans des eaux calmes, sous peine d'être emportées par le courant ou ballottées par le ressac. Elles sont toutes détritiphages et se nourrissent près de la surface de l'eau. Bien qu'aquatiques, elles doivent remonter à la surface pour respirer l'air atmosphérique par leurs spiracles dorsaux ; si la surface du plan d'eau est recouverte d'un film continu de végétation ou de produit chimique, ou bien si elle est continuellement agitée par des vaguelettes, les larves ne peuvent plus respirer et meurent. (Planche couleur Fig. 3)

FIGURE 7
LARVE D'ANOPHÈLE
CHÉTOTAXIE ET SYSTÉMATIQUE



1. *An.* est l'abréviation pour *Anopheles* utilisée conformément aux règles de nomenclature tout au long de cet ouvrage

La durée de développement larvaire est très variable suivant les espèces. Certaines d'entre elles, comme *An. gambiae s.l.*¹, répandu dans toute l'Afrique tropicale, accomplissant leur cycle pré-imaginal en moins de 10 jours dans des mares temporaires ensoleillées où la température de l'eau dépasse 30°C ; elles se développent plus vite que les prédateurs contre lesquels elles n'ont pas de protection. D'autres espèces, comme *An. funestus*, vivant dans les mêmes régions, accomplissent leur cycle en 20 à 30 jours, car elles se développent dans des collections d'eau ombragées où la végétation aquatique dressée leur fournit un abri contre les prédateurs. Dans les pays tempérés, le cycle peut s'allonger au-delà de 30 jours dans les eaux froides, mais les larves d'anophèles, en général, n'hibernent pas. L'identification des larves des différentes espèces se fonde sur des caractères morphologiques : soies de la tête (soies clypéales), soies du thorax, plaques abdominales et soies palmées abdominales, peigne du 8ème segment (Fig. 7).

3.1.3. NYMPHES

A la fin du 4ème stade larvaire se produit la nymphose. La cuticule de la larve se fend dorsalement et laisse échapper une nymphe (Fig. 6) très mobile, mais qui ne se nourrit pas ; elle respire l'air atmosphérique par des trompettes situées sur le céphalothorax (coalescence de la tête et du thorax). Le stade nymphal dure souvent moins de 48 heures.

Pendant la période nymphale l'insecte subit de profonds remaniements morphologiques et l'adulte est préformé à la fin de ce stade.

3.2. LES GITES LARVAIRES (Planche couleur Fig. 4 à 10)

On dénomme ainsi les collections d'eau où vivent les larves de Culicidés. Les éléments limitant leur développement sont :

— *Les mouvements de l'eau.* Dans les cours d'eau, les larves ne se tiennent que dans les anses, à l'abri du courant. Au bord de la mer, le ressac ne leur permet pas de vivre ; c'est la raison pour laquelle il n'y a pas de moustique réellement marin, mais la salinité n'est pas l'obstacle majeur car certaines espèces se développent dans les lagunes saumâtres (*An. melas*, *An. merus* sur les côtes d'Afrique), voire des mares sursalées du désert (*An. azaniae* de Somalie). Les clapotis, au bord des grandes pièces d'eau douce, ont le même effet que le ressac, mais la présence de végétation, de petites anses abritées ou d'empreintes de pas en bordure de la collection d'eau principale, créent des gîtes favorables.

— *La pollution des eaux.* Les rejets organiques, aussi bien que les détergents ou les produits chimiques, inhibent le développement des anophèles alors que le *Culex quinquefasciatus* supporte très bien la pollution organique et les détergents, ce qui explique son succès dans les affluents urbains.

Chaque espèce a des exigences écologiques plus ou moins strictes : ensoleillement ou ombre ; absence de végétation ou, au contraire, végétation dressée, flottante ou immergée ; qualité chimique de l'eau.

C'est la femelle qui choisit le site où elle dépose ses œufs, donc le gîte larvaire : les stimuli qui guident son choix sont imparfaitement connus.

Différents milieux peuvent présenter une concordance de caractéristiques écologiques qui permettent le développement d'une même espèce. Par exemple, *An. gambiae s.l.* colonise les eaux temporaires ensoleillées, sans végétation. Il trouve ces conditions dans les eaux qui s'accumulent dans des dépressions de terrain, en saison des pluies, mais également dans des empreintes de pas ou de pneumatiques, dans les fosses d'emprunt de terre au bord des routes et des villages. Ses exigences héliophiles ne lui permettent pas de vivre dans le sous-bois forestier, mais il est

1. *An. gambiae s.l.* (*sensu lato*) désigne l'ensemble des espèces du complexe *An. gambiae* et en particulier englobe *An. arabiensis*. *An. gambiae s.s.* (*sensu stricto*) désigne l'espèce prise dans son sens restreint (Cf. 6.1.)

abondant autour des villages et dans les ornières des routes ensoleillées de la région forestière. Tous ces différents biotopes ont en commun une dépendance vis-à-vis des pluies qui fait d'*An. gambiae s.l.* un moustique saisonnier. Mais les mares résiduelles, souvent très transitoires, qui jalonnent la décrue des rivières constituent aussi d'excellents gîtes de saison sèche. La rizière, après mise en eau et pendant les deux ou trois semaines qui suivent le repiquage, constitue une source considérable d'*An. gambiae* dont la pullulation est alors rythmée par la culture du riz. Dans les régions dépourvues d'eaux de surface (désert Somalien, sol volcanique poreux de la Grande Comore), *An. gambiae s.l.* peut se développer dans des citernes où l'ensoleillement est limité ; il devient alors pérenne. Une même espèce peut donc occuper des « biotopes » apparemment très différents, mais qui ont en commun un ensemble de caractères essentiels à son développement. Inversement, le même biotope peut abriter plusieurs espèces de Culicinés qui « exploitent » divers éléments du milieu.

Un gîte évolue, la végétation se développe, la composition chimique de l'eau se modifie. Parallèlement aux modifications écologiques et à l'établissement des prédateurs, une succession d'espèces de Culicidés marque les étapes de l'évolution d'un milieu. Un équilibre peut être atteint au bout d'un certain temps, à moins que le gîte ne disparaisse par dessiccation. L'exemple des rizières illustre bien cette évolution ; pendant les 2 à 3 semaines qui suivent le repiquage du riz, elles sont très productives en *An. gambiae s.l.* en Afrique, *An. sinensis* en Extrême-Orient, *An. hyrcanus* en Eurasie ; puis, à mesure que le riz croît, d'autres espèces prennent le relais, comme le *Culex tritaeniorhynchus* en Asie orientale, *An. pharoensis* en Afrique. Enfin, lorsque les plantes dépassent 30 cm apparaît, en Afrique, *An. coustani*, en Europe *Culex modestus*.

La connaissance des gîtes larvaires est essentielle pour déterminer les rapports du paludisme à l'environnement et planifier la lutte anti-larvaire. Elle permet d'associer leur présence à certaines formations végétales et de dresser des cartes écologiques qui ; non seulement mentionnent les gîtes actifs, mais aussi signalent les zones où des gîtes sont susceptibles de se créer, à la suite de pluies, ou de crues, par exemple.

4. BIOLOGIE DES ADULTES

4.1. CYCLE BIOLOGIQUE DES ADULTES

4.1.1. ÉMERGENCE ET ACCOUPLEMENT

La biologie de l'adulte est orientée vers la fonction de reproduction qui requiert à la fois des comportements et une nutrition appropriés.

Après l'émergence, les femelles doivent se reposer de 12 à 24 heures et les mâles pendant trois jours pour que leur exosquelette se durcisse et que les organes reproducteurs se mettent en place. Puis les mâles, et fréquemment les femelles, prennent un repas de jus sucré, sur le nectar des fleurs, pour satisfaire leurs besoins énergétiques.

Après le 3ème jour de leur vie imaginaire, les mâles essaient au crépuscule, puis s'accouplent avec des femelles âgées de un à deux jours. La femelle n'est fécondée qu'une fois dans sa vie ; les spermatozoïdes sont stockés dans un réceptacle, la spermathèque, et sont relargués lors de chaque ponte ; les ovocytes sont fécondés lors de leur passage dans l'oviducte.

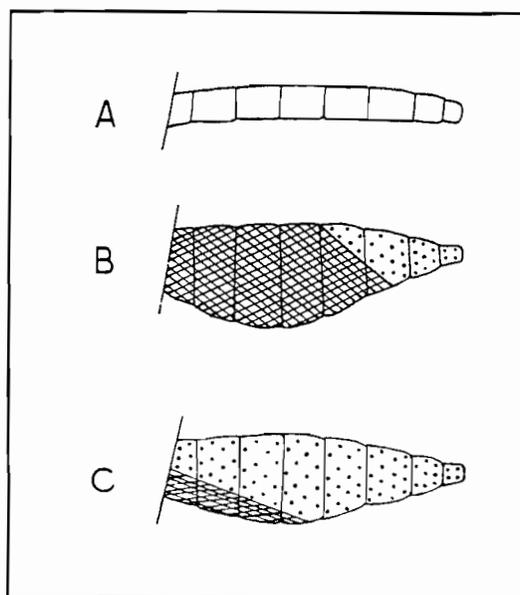
4.1.2. CYCLE GONOTROPHIQUE

Lors de l'émergence, l'ovaire de la femelle comporte des ovocytes peu développés ; leur accroissement jusqu'au terme de l'ovogenèse exige des protéines que l'anophèle trouve dans le sang des vertébrés sur lesquels il se nourrit.

Le premier repas de sang pris avant ou après l'accouplement est en général insuffisant pour assurer la maturation des ovaires. L'anophèle prend alors un second repas ; on dit qu'il passe par une phase pré-gravide. A mesure que le sang est digéré,

l'ovaire se développe ; ce double processus synchrone (concordance gonotrophique) peut être suivi par un examen à l'œil nu de l'abdomen de femelles ; mince et noir avant le repas de sang (Fig. 8 A), il se dilate et devient rougeâtre après le repas (Fig. 8 B et planche couleur Fig. 1), enfin blanchâtre lorsque l'ovaire est développé et que la femelle est devenue gravide, 36 à 48 heures après le repas (Fig. 8 C).

FIGURE 8
ÉTAT DE L'ABDOMEN DES ANOPHÈLES FEMELLES
(D'après : *A practical guide for Malaria Entomologists in the African Region of WHO, 1961*)



A = non gorgé ; B = gorgée ; C = gravide

Durant la digestion du sang, les ovocytes grossissent et finissent par occuper la totalité du follicule. Christophers a, arbitrairement, divisé l'évolution des ovocytes en 5 stades (Fig. 7), classification admise par la plupart des entomologistes. Au stade V, l'ovocyte possède déjà des flotteurs ; il descend alors dans l'oviducte où il est fécondé et devient un œuf qui sera pondu dès que la femelle aura trouvé un gîte larvaire convenable.

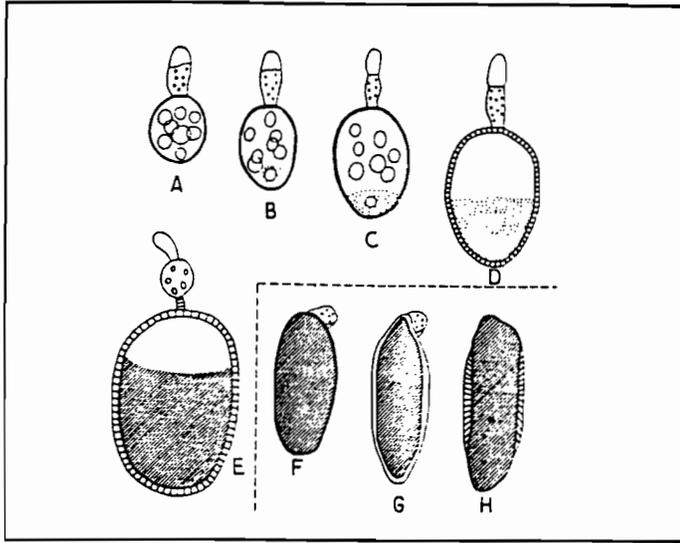
L'ensemble des processus qui débutent par la recherche de l'hôte, se poursuivent par la prise du repas de sang, puis par sa digestion, concomitante au développement des ovocytes, et se terminent par la ponte, est connu sous le nom de *cycle gonotrophique*.

Après la ponte, la femelle se met en quête d'un nouvel hôte et un nouveau cycle recommence. On peut ainsi observer jusqu'à 8 cycles successifs, quelquefois davantage. Mais au cours des cycles, qui suivent la première ponte, un seul repas de sang suffit en général pour assurer la maturation ovarienne, les ovocytes de 2ème génération et des générations suivantes étant déjà au stade II moyen (dit « stade de repos ») lors du début du 2ème cycle et des cycles suivants.

La durée du cycle gonotrophique est assez constante pour une espèce donnée, en un lieu donné et à une saison donnée. Pour la plupart des espèces tropicales, et notamment pour *An. gambiae s.l.* et *An. funestus* en Afrique, elle est de 4 à 5 jours pour le premier cycle qui comporte un stade pré-gravide et de 2 à 3 jours pour les cycles suivants qui ne nécessitent qu'un seul repas de sang.

L'examen des ovocytes d'une femelle permet de déterminer depuis combien de temps elle a pris son repas de sang, avec une précision de quelques heures.

FIGURE 9
STADES DE DÉVELOPPEMENT OVARIEN



A = Stade I - Vitellus non visible ; B = Stade II - Début ; C = Stade II - Moyen ;
D = Stade II - Fin - Vitellus occupe la moitié du follicule ; E = Stade III ;
F = Stade IV ; G = Stade IV - V ; H = Stade V - Fin.

N.B. Les 3 derniers stades ont été dessinés à une échelle plus réduite.

4.1.3. AGE PHYSIOLOGIQUE

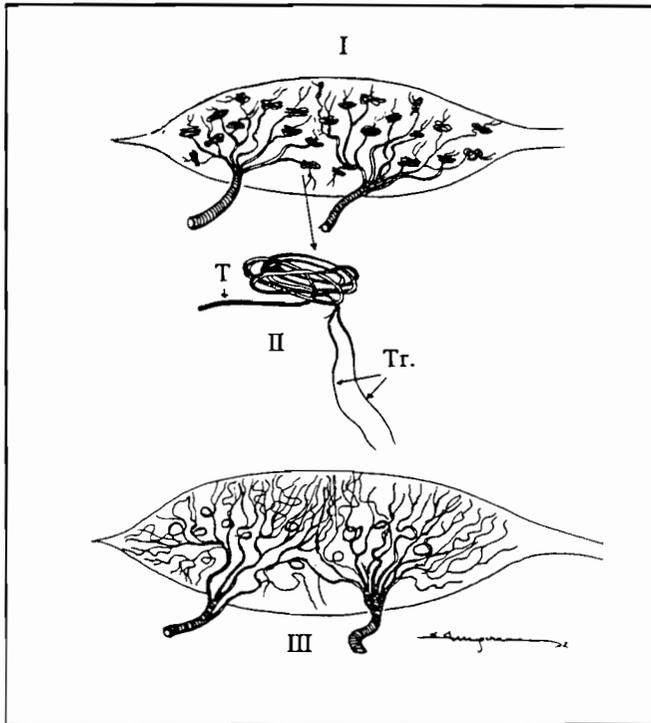
La ponte laisse une dilatation résiduelle du pédicule de l'ovocyte qui s'observe après dilacération des ovaires (Fig. 9). Il est ainsi possible de déterminer le nombre de cycles accomplis par un anophèle, c'est-à-dire son âge physiologique, et connaissant la durée de chacun d'entre eux, d'établir son âge chronologique à partir de leur premier repas de sang. Sachant que l'évolution du plasmodium chez l'anophèle dure un certain nombre de jours selon la température (Fig. 11) (de 12 à 14 pour *P. falciparum* en Afrique), on peut calculer le pourcentage de femelles d'anophèles qui vivront assez longtemps pour devenir infectantes, c'est-à-dire pour atteindre un âge épidémiologiquement dangereux.

Cette méthode d'évaluation de l'âge physiologique, dite de *Polovodova*, est difficile à mettre en œuvre sur le terrain. Aussi, en général, se contente-t-on de déterminer le pourcentage de parturité d'une population d'anophèles, c'est-à-dire les pourcentages respectifs de femelles nullipares et pares. Les trachéoles des ovaires, pelotonnées avant la première ponte, se distendent en un réseau chevelu lors de la ponte, et ne reviennent pas à leur arrangement initial au cours des cycles suivants (Fig. 10). Leur examen, dans les premières heures qui suivent le repas de sang, permet de séparer femelles pares et nullipares, et d'établir le taux de parturité d'une population d'anophèles. A partir de cette donnée, et connaissant la durée du cycle gonotrophique, on peut calculer son taux quotidien de survie moyen (p), d'après la formule de Davidson.

$$p = \frac{L}{N + P}$$

- p = taux quotidien de survie
 L = durée du cycle gonotrophique
 P = nombre de femelles pares
 N = nombre de femelles nullipares.

FIGURE 10
ÉVOLUTION DES TRACHÉOLES OVARIENNES DES ANOPHÈLES



- I : Ovaire d'une femelle nullipare : système trachéolaire pelotonné.
 II : Extrémité pelotonnée d'un système trachéolaire (T : trachée ; Tr : trachéole).
 III : Ovaire d'une femelle pare : noter la forme caractéristique des trachéoles sans peloton.

Ce taux quotidien de survie permet de suivre la dynamique des populations d'anophèles au fil des saisons ou à la suite de traitements insecticides. Il permet également de calculer leur espérance de vie infectante moyenne, c'est-à-dire leur durée de vie à partir du moment où ils ont atteints un âge épidémiologiquement dangereux. Ce paramètre est essentiel pour estimer les potentialités vectrices des populations d'anophèles.

La longévité des anophèles varie suivant les espèces et les situations climatiques. En Afrique inter-tropicale, elle est de 3 à 4 semaines pour *An. gambiae s.l.* et *An. funestus*. Dans les régions tempérées d'Europe, les femelles hibernantes d'*An. atroparvus* vivent plus de 6 mois.

4.2. COMPORTEMENT ET ÉCOLOGIE DES ANOPHÈLES ADULTES

4.2.1. LA RECHERCHE ET LE CHOIX DE L'HÔTE

Les anophèles sont guidés vers l'hôte essentiellement par son émission de gaz carbonique (CO₂). Arrivés à proximité de l'hôte, le déclenchement de l'activité de piquûre est sous l'influence d'un ensemble de facteurs (chaleur de la peau, sécrétion d'hormones, d'acides aminés, etc.) qui semblent se synergiser. Les nombreuses études sur le sujet n'ont pas apporté de réponse très satisfaisante sur le rôle de chaque élément.

Certaines espèces de moustiques ont une très grande gamme d'hôtes et piquent tous les vertébrés, des serpents aux chevaux, en passant bien entendu par l'homme. Mais la plupart restreignent leur choix à un groupe d'hôtes. Cette préférence pour certains vertébrés est dite *préférence trophique*. L'analyse du sang contenu dans l'estomac des moustiques gorgés permet de déterminer leurs préférences trophiques.

On qualifie d'*anthropophiles* les espèces qui piquent l'homme et de *zoophiles* celles qui piquent les animaux ; dans le cas des anophèles, il s'agit en général des animaux domestiques et surtout des bovins.

Mais au sein d'une population d'anophèles, un certain pourcentage peut piquer l'homme, alors que les autres piqueront des animaux, et certains spécimens peuvent se nourrir sur l'homme lors d'un repas, sur bétail au repas suivant. La préférence trophique est une tendance plus ou moins accentuée au sein d'une population de moustiques, à base génétique certes, mais modulée par la disponibilité des hôtes ; elle est rarement un caractère univoque. Le degré d'anthropophilie d'une espèce est un élément important pour déterminer ses potentialités comme vecteur du paludisme.

Si certaines espèces de moustiques répugnent à entrer dans les maisons, la plupart piquent l'homme là où il se trouve. Elles sont qualifiées d'*exophages* si elles piquent à l'extérieur, ce qui se produit surtout au début de la nuit, lorsque les gens sont dehors ; elles sont *endophages* si elles piquent à l'intérieur.

4.2.2. HORAIRES D'ACTIVITÉ ET LIEUX DE REPOS

Les anophèles sont nocturnes et piquent toute la nuit. Certaines espèces, comme *An. sinensis* en Chine, ou *An. albimanus* en Amérique Centrale, attaquent dès le crépuscule. Mais beaucoup, parmi les meilleurs vecteurs, comme *An. gambiae s.l.*, *An. funestus*, *An. moucheti* en Afrique, *An. dirus*, *An. minimus* en Asie, *An. farauti* dans le Pacifique, concentrent l'essentiel de leur activité entre 20 h et 03 h.

Il faut être très prudent en parlant du comportement des anophèles qui se définit par des tendances plutôt que par des règles. C'est ainsi que *An. gambiae s.s.* a été observé piquant de jour dans des maisons obscures et *An. funestus* attaquant à l'ombre au milieu de la journée.

Après un repas de sang, l'anophèle qui a triplé son poids, cherche un lieu de repos pour commencer sa digestion ; en une ou deux heures, il va éliminer plus de 60 % du volume de son repas de sang sous forme d'eau. Ensuite, il reste au repos jusqu'au terme de la maturation des ovaires.

Les anophèles qui piquent à l'intérieur ont tendance à se reposer sur les murs des maisons qui leur fournissent de bons abris ; ils sont dits *endophiles* ; ceux qui piquent à l'extérieur et se reposent ensuite à l'extérieur sont dits *exophiles*. Mais certains anophèles, tout en piquant à l'intérieur, sortent plus ou moins rapidement des maisons pour gagner des abris extérieurs et présentent donc aussi des tendances exophiles. On trouve tous les intermédiaires entre les spécimens qui sortent immédiatement après la piquûre et ceux qui restent pendant 48 heures dans des maisons. Certaines espèces, comme *An. dirus* en Extrême-Orient ou *An. nunez-tovari* au Vénézuéla, sont bien connues pour leur exophilie, favorisée il est vrai par la précarité d'habitations aux murs rudimentaires. D'autres, comme *An. funestus* ou *An. minimus*, sont très endophiles au contraire. Dans le Sud Cameroun, *An. gambiae s.s.* présente une large gamme des comportements ; certains spécimens quittent les maisons dans l'heure qui

suit le repas de sang alors que d'autre y passent 48 heures.

On a constaté, en particulier dans des régions désertiques, que des anophèles qui piquent à l'extérieur peuvent ensuite se réfugier dans des maisons. Un tel comportement reste assez rare ; il fut observé chez *An. sergenti* en Jordanie, qui se repose aussi dans des grottes.

La question de l'exophilie des anophèles a fait couler beaucoup d'encre car elle fut, et est encore, considérée comme une des causes d'échec des campagnes de lutte antipaludique par traitements insecticides intra-domiciliaires. Elle est même quelquefois le bouc émissaire qui évite de se poser trop de questions sur la bonne exécution des opérations. L'important est ce qui se passe pendant la première heure après le repas de sang ; il est alors très rare que l'anophèle ne se repose pas dans les maisons, sauf s'il pique à l'extérieur ; ce laps de temps est suffisant pour que l'insecte soit intoxiqué par des revêtements insecticides des murs s'ils ne présentent pas d'effet excito-répulsif. En effet certains composés irritants, comme le DDT ou les pyréthrinoides, provoquent la sortie des anophèles, quelquefois avant qu'ils n'aient absorbé (par contact) une dose létale d'insecticide.

4.2.3. VOL ET DISPERSION

La vitesse de vol des moustiques est de l'ordre de 8 à 9 mètre/minute. Il peut se faire contre le vent, qui transporte les signaux émis par des vertébrés (CO₂ notamment) ; dans ce cas, le déplacement n'excède pas quelques centaines de mètres.

Mais les moustiques peuvent aussi être assistés dans leur vol par les vents. C'est ainsi qu'*An. pharoensis* a été retrouvé en Israël, à 60 km de ses gîtes égyptiens. On a observé récemment que d'autres diptères hématophages, les simulies, pouvaient effectuer des migrations assistées par les vents des moussons, Sud-Ouest, Nord-Est, lors de la remontée du front inter-tropical, sur plusieurs centaines de kilomètres, en Afrique de l'Ouest. Pareil processus ne peut pas être écarté pour expliquer l'invasion rapide des zones arides du Sahel par *An. arabiensis* en début de saison de pluies.

Les anophèles peuvent être transportés passivement par bateau, avion ou camion. *An. gambiae s.l.*, transporté dans le Nord-Est du Brésil en 1930, provoqua des flambées épidémiques avant d'être éradiqué. La même espèce introduite dans le Sud de l'Égypte en 1942 provoqua 60 000 morts avant d'être éliminée.

On connaît avec précision les dates d'introduction par bateau d'*An. gambiae s.l.* à Maurice et à la Réunion au 19^{ème} siècle, à la Grande Comore en 1922 ; chaque fois elle se signala par une épidémie dramatique de paludisme.

Le développement des transports aériens a augmenté les risques de dissémination de vecteurs majeurs. L'intensification du trafic routier à travers le Sahara est un sujet de préoccupation pour le Maghreb et l'Égypte, qui redoutent l'importation d'*An. gambiae s.l.*

Il faut toutefois considérer que les espèces importées ne trouvent pas toujours des conditions favorables à leur implantation ou que celle-ci peut revêtir un caractère précaire et/ou temporaire. Sans vouloir diminuer la qualité du travail de lutte antivectorielle mené au Brésil ou en Égypte, on peut penser qu'une adaptation incomplète d'*An. gambiae s.l.* a favorisé son éradication qui n'eût pas été possible en Afrique tropicale avec les mêmes moyens.

4.2.4. HIBERNATION-ESTIVATION

Dans les régions tempérées, les anophèles hibernent à l'état de femelles inséminées. Certaines espèces présentent une diapause complète, comme *An. messae*, en Europe du Nord ; elles vivent sur leur réserves stockées dans le corps gras et ne s'alimentent pas. D'autres espèces, comme *An. atroparvus* prennent des repas de sang pendant l'hiver, mais leurs ovaires n'évoluent pas ; on dit qu'elles présentent une dissociation gonotrophique ; elles peuvent s'infecter au cours de ces repas de sang hivernaux et entretenir un paludisme hiberno-printanier bien décrit en Hollande.

La survie des anophèles durant la saison sèche et chaude dans les zones arides est un sujet encore controversé. On a décrit, au Soudan, à 20 km du bord du Nil, une estivation d'*An. arabiensis* ; les femelles se réfugiaient dans des crevasses du sol ; elles se nourrissaient à des intervalles très espacés et leurs ovaires n'évoluaient que très lentement pour arriver à maturité à la fin de la saison sèche. Aucune autre observation n'est venue confirmer, dans la ceinture sahélo-saharienne, les résultats du Soudan. On a bien observé au Nigéria une augmentation très sensible de la densité des femelles d'*An. gambiae s.l.*, juste avant le début de la saison des pluies, mais ceci peut être dû aussi bien à des migrations à partir de régions plus méridionales, qu'à des estivations sur place. Le débat reste ouvert, les deux processus ne s'excluant d'ailleurs pas.

5. LA TRANSMISSION DU PALUDISME

5.1. CRITÈRES DE DÉFINITION D'UN VECTEUR

Les conditions requises pour qu'un anophèle puisse être considéré comme vecteur potentiel de plasmodies humaines, et donc de paludisme, sont les suivantes :

- compatibilité génétique vecteur/parasites,
- longévité égale, au moins au cycle extrinsèque du parasite,
- anthropophilie.

5.1.1. COMPATIBILITÉ VECTEUR-PARASITE

Les *Aedes* et *Culex*, vecteurs de plasmodies aviaires, sont réfractaires au développement des hématozoaires humains.

Au sein d'une espèce d'anophèles considérée comme un bon vecteur, *An. gambiae s.s.* par exemple, on a pu isoler des souches partiellement ou totalement réfractaires à *P. falciparum*. Le support génétique de ce caractère a été mis en évidence.

On a observé que des espèces européennes comme *An. atroparvus* vecteur, naguère, de *P. vivax* originaire de la même région, se sont avérées réfractaires au développement de *P. falciparum* d'Afrique tropicale. Cette incompatibilité est un facteur limitant pour l'expansion de *P. falciparum* hors de son aire de distribution.

5.1.2. LONGÉVITÉ DES ANOPHÈLES

En admettant que l'anophèle s'infecte au cours de son premier cycle, il devra ensuite survivre pendant une durée au moins égale à celle du cycle extrinsèque du parasite pour atteindre un âge épidémiologiquement dangereux.

La durée du cycle s'allonge lorsque la température diminue et elle est plus courte, à température égale, chez *P. vivax* que *P. falciparum* (Fig. 11) ; à 25°C, elle est de 10 jours pour *P. vivax* et de 13 jours pour *P. falciparum* ; à 22°C, elle est de 14 jours pour *P. vivax* et de 18 jours pour *P. falciparum* ; à 20°C, *P. falciparum* cesse pratiquement d'être transmis et le cycle de *P. vivax* est de 19 jours ; à 16°C, *P. vivax* cesse d'être transmis.

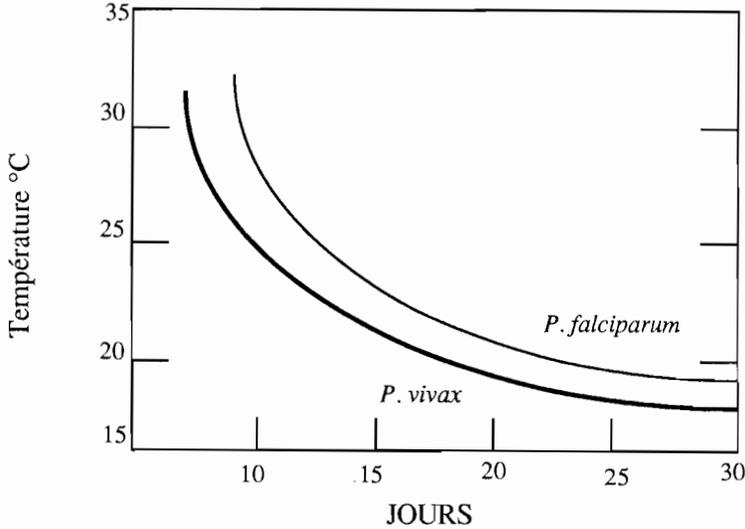
Les très bons vecteurs du paludisme se caractérisent par une longévité supérieure à deux semaines dans un climat tropical où le cycle extrinsèque est court. Au Congo, par exemple, où ce cycle est de 14 jours, *An. gambiae* atteint facilement trois à quatre semaines, ce qui lui assure une grande latitude pour transmettre.

Certaines espèces, à durée de vie moyenne moins élevée, ne peuvent transmettre que *P. vivax* à cycle plus rapide. C'est le cas de *An. sinensis* en Chine et de la plupart des espèces européennes.

De nombreuses espèces ont une durée de vie moyenne trop brève pour permettre le développement des plasmodies. Seuls quelques individus atteignent un âge épidémiologiquement dangereux. Ils ne peuvent devenir infectants et toujours en très faible nombre, que dans les régions où une forte endémie est entretenue par d'autres espèces, meilleurs vecteurs. On les a qualifiées du terme assez vague de vecteurs

secondaires. Tels sont *An. aquasalis* en Amérique, *An. coustani* et *An. pharoensis* en Afrique, *An. subpictus* en Asie, pour ne citer que quelques exemples tirés d'une liste longue mais incertaine.

FIGURE 11
DURÉE DU CYCLE EXTRINSÈQUE DE *P. FALCIPARUM* ET DE *P. VIVAX*



5.1.3. ANTHROPOPHILIE

La prise de repas de sang sur l'homme, donneur et récepteur des parasites humains, est la condition *sine qua non* de la transmission du paludisme. Une anthropophilie stricte, soit par suite des préférences trophiques du vecteur, soit par suite de l'absence d'hôtes alternatifs, constitue la situation la plus favorable. Les espèces à régime mixte, homme/animal, diminuent d'autant leurs chances de s'infecter puis de transmettre qu'elles se nourrissent plus fréquemment sur animal.

5.2. LES CONDITIONS DE LA TRANSMISSION

Depuis les travaux de Ross, en 1911, et surtout de Macdonald en 1957, on a tenté de quantifier les divers paramètres impliqués dans la transmission du paludisme et de définir par des formules simples les relations entre ces paramètres. Cette attitude a été un élément très dynamique pour les recherches, même si l'on peut penser que les modèles obtenus jusqu'ici ne rendent pas compte de l'ensemble de l'épidémiologie du paludisme (Cf. 5.2.3.).

Depuis Macdonald, tous les paludologues désignant les divers paramètres par des lettres qui sont devenues d'utilisation courante (Tableau 5).

5.2.1. L'INFECTION DES VECTEURS

Les anophèles s'infectent en absorbant des gamétoocytes mâles et femelles qui se conjugueront ensuite dans l'estomac du moustique pour former l'ookynète. Le repas de sang du vecteur qui varie de 2 à 3,5/mm₃ suivant les espèces, doit contenir au moins un gamétoocyte de chaque sexe. Comme leur sex-ratio est de 1 mâle pour 4 femelles, il devra donc contenir 5 gamétoocytes. Le seuil théorique minimum de gamétoycytémie du porteur devra donc être de 2,5 parasites/mm₃ ; mais, dans ces conditions, moins de 5 % des anophèles s'infecteront et il faut une gamétoycytémie du porteur de 100 parasites par mm₃ pour infecter 50 % des vecteurs.

Mais, outre le nombre des gamétoocytes, il apparaît que de nombreux autres facteurs interviennent : degré de maturation des gamétoocytes, anticorps anti-gamétocytaires chez le porteur. Ce sujet fait actuellement l'objet de nombreux travaux dans le cadre

de recherches sur un vaccin anti-gamétocytes.

Le pourcentage des anophèles infectés qui deviendront infectants, c'est-à-dire présenteront des sporozoïtes dans leurs glandes salivaires, ou indice sporozoïtique(s), dépendra de leur taux quotidien de survie.

L'indice sporozoïtique (s) chez *An. gambiae s.l.* ou *An. funestus*, varie de 0,5 à 5 % suivant les régions et les saisons ; exceptionnellement, il peut atteindre 10 %. Chez beaucoup d'espèces asiatiques ou américaines, il reste inférieur à 1 %. Il est établi par l'examen microscopique direct des glandes salivaires après dissection. Une méthode plus récente, encore expérimentale, consiste à rechercher chez l'insecte l'antigène circumsporozoïtique et à mettre en évidence par un test ELISA sur des moustiques desséchés, ce qui évite les manipulations sur le terrain. Mais la technique demande à être encore affinée pour éviter les faux-positifs.

Macdonald a proposé une formule qui permet de calculer un indice sporozoïtique théorique (s) à partir de l'indice gamétocytaire de la population (x), du taux quotidien de survie du vecteur (p) et de la durée du cycle sporogonique du parasite (n).

$$s = \frac{ax \cdot p^n}{ax - \log_e p}$$

Dans le cas d'une population anophélienne stable, on a généralement trouvé une bonne concordance entre l'indice sporozoïtique observé et l'indice sporozoïtique calculé, bien que ce dernier ne prenne pas en compte la densité gamétocytaire des porteurs. Il est probable que, dans les conditions normales d'examen des frottis sanguins, le seuil de détection des gamétocytes doit se situer entre 50 et 100 par mm³, ce qui correspond à la densité infectante dans les expérimentations.

5.2.2. TAUX D'INOCULATION ET PROPAGATION DU PARASITE

Le taux d'inoculation (h) est le nombre de piqûres infectées que reçoit un sujet placé dans des conditions données pendant un laps de temps donné. On entend par piqûre infectée une piqûre par un anophèle porteur de sporozoïtes dans ses glandes salivaires. Ce terme n'implique pas que ces piqûres infectées provoqueront obligatoirement une infection. Ce taux d'inoculation est le produit du nombre de piqûres d'anophèles reçues par un sujet (ma) par l'indice sporozoïtiques (s).

$$h = ma \cdot s$$

Il peut être établi pour une nuit, un mois, un an. Lorsqu'il y a plusieurs espèces vectrices dans une localité on calcule le taux d'inoculation qui revient à chacune d'entre elle.

La capture sur sujet humain permet d'obtenir directement « ma »¹. Toutes les autres méthodes de récolte de moustiques, notamment par piégeage, fournissent des données d'interprétation aléatoire.

Les sujets adultes sont deux fois plus piqués que les enfants et quatre fois plus que les bébés, ce qui est cohérent avec les différences de surface cutanée des différentes classes d'âge.

Le taux d'inoculation varie considérablement suivant les situations épidémiologiques puisqu'il dépend de la densité et de la longévité des anophèles, ainsi que du réservoir de parasites (pourcentage de porteur de gamétocytes). Quelques exemples illustrent cette variation. Au Congo, près des bassins de pisciculture de

1. Pour des raisons d'éthique les captures sur homme ont été fortement critiquées. Dans le cas du paludisme, cette attitude est peu fondée car, d'une part les capteurs recrutés localement ne sont pas davantage « piqués » que s'ils restaient chez eux ; d'autre part ils sont protégés par chimioprophylaxie, ce qui n'est souvent pas le cas de la population locale.

Djournouma, aux environs de Brazzaville, on a enregistré 1000 piqûres infectées par personne et par an. Dans les savanes du Burkina Faso, chaque sujet reçoit 350 piqûres environ. Dans le Sahel, à Podor, ce chiffre tombe au-dessous de 10. Cette question sera reprise plus loin à propos de la RÉPARTITION ET CLASSIFICATION ÉCOLOGIQUE DU PALUDISME.

TABLEAU 5
LETTRES UTILISÉES DANS L'ÉVALUATION QUANTITATIVE DE LA TRANSMISSION

x	: indice gamétocytaire : pourcentage de porteurs de gamétocytes
ma	: nombre d'anophèles piquant un homme en 24 heures
a	: nombre de repas pris sur un homme pour un anophèle en 24 h (toujours inférieur à 1)
h	: taux d'inoculation ; nombre de piqûres infectées reçues par un homme en un laps de temps donné
s	: indice sporozoïtique : pourcentage d'anophèles porteurs de sporozoïtes
L	: durée du cycle gonotrophique
n	: durée du cycle sporogonique du plasmodium chez l'anophèle
p	: taux quotidien de survie d'une population d'anophèles
p ⁿ	: taux de survie pendant les n jours de durée du cycle sporogonique : probabilité d'atteindre un âge épidémiologiquement dangereux
$\frac{1}{-\log_e p}$: espérance de vie d'une population d'anophèles
$\frac{p^n}{\log p}$: espérance de vie infectante d'une population d'anophèles : nb de jours de survie au-delà de l'âge épidémiologiquement dangereux
CV	: capacité vectorielle
P	: nombre de femelles pares
N ₁	: nombre de femelles nullipares

A partir d'un cas humain infectant, on a calculé combien de moustiques pouvaient devenir infectants dans une situation donnée. C'est la capacité vectorielle des anophèles (CV) de Garrett-Jones donnée par la formule (Cf. tableau 5) :

$$CV = \frac{ma^2 \cdot p^n}{-\log_e p}$$

a est l'indice d'anthrophilie, c'est-à-dire le nombre de repas de sang pris par un anophèle sur un homme chaque jour. Par exemple, pour une espèce strictement anthrophile dont le cycle gonotrophique dure deux jours, a = 0,5 ; mais si 50 % des anophèles se nourrissent sur un bœuf, a = 0,25.

La capacité vectorielle exprime le taux de reproduction du parasite dans une région donnée. C'est une méthode facile d'évaluation des risques de transmission et de l'impact des traitements insecticides.

Macdonald a introduit la notion de stabilité du paludisme, dépendant uniquement de l'anthropophilie et de la longévité des vecteurs. L'indice de stabilité est donné par la formule :

$$\text{ISt} = \frac{a}{-\log_e p}$$

Si cet indice est inférieur à 0,5, le paludisme est instable ; s'il est compris entre 0,5 et 2,5, le paludisme est de stabilité moyenne ; s'il est supérieur à 2,5, le paludisme est stable.

Le paludisme stable se caractérise par une transmission pérenne ou tout au moins étalée sur une grande partie de l'année, par des anophèles très anthropophiles, à espérance de vie élevée, éventuellement en faible densité. Tous les habitants se contaminent dès leur jeune âge et développent rapidement une prémunition, au prix d'une mortalité infantile élevée en l'absence de traitements ; les adultes présentent surtout des formes asymptomatiques. Il n'y a pas d'épidémie, mais une forte ou très forte endémicité.

Le paludisme instable résulte d'une transmission, limitée dans le temps, saisonnière ou contingente d'événements fortuits (pluies anormalement abondantes, introduction de nouvelles méthodes culturales, etc.) ; elle est le fait d'anophèles peu anthropophiles, à faible espérance de vie, mais présentant des poussées de pullulation. La population développe peu d'immunité. Des épidémies dramatiques peuvent éclater, touchant toutes les tranches d'âge.

5.2.3. MODÉLISATION DE LA TRANSMISSION

Les modèles reproduisent, en les simplifiant, des phénomènes en règle générale trop complexes pour être étudiés en vraie grandeur. Ils permettent d'observer le comportement d'un système dans des situations particulières, choisies. La discussion rigoureuse des hypothèses simplificatrices nécessaires à leur élaboration doit faire apparaître clairement ce qui est essentiel et, si un modèle ne permet en général pas de répondre à toutes les questions, il montre celles qui se posent nécessairement.

En épidémiologie, un des objectifs est de simuler la dynamique de la maladie dans la population et d'étudier les perturbations induites par la modification de certains des paramètres de transmission. Des priorités d'action sanitaire cohérentes peuvent alors être définies.

Ross (1911) formula le premier modèle concernant le paludisme au moyen d'équations différentielles. Son hypothèse de base est la plus simple que l'on puisse imaginer ; elle ne prend pas en compte la possibilité de surinfection (Fig. 12).

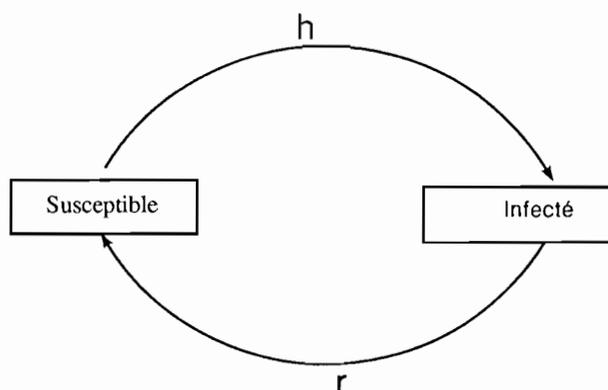
Macdonald (1957), en partant du modèle de Ross, a introduit la notion de surinfection. Il écrivait « l'existence d'une infection ne constitue pas une barrière à la surinfection ; deux populations, ou plus, d'organismes, peuvent prospérer côte à côte, la durée de l'infection provoquée par l'une n'étant pas modifiée par les autres ». Cette dernière hypothèse d'indépendance de la durée des infections simultanées chez un même hôte a donné lieu à de nombreuses controverses, tant au niveau parasitologique que mathématique. Ce même auteur a voulu relier les observations entomologiques et parasitologiques afin d'exprimer le niveau d'endémicité en fonction de l'importance de la transmission. Pour tenir compte du fait que, lorsque le taux de piqûres infectées augmente, la probabilité quotidienne pour un humain d'être effectivement infecté augmente aussi dans un premier temps, puis tend nécessairement vers une asymptote égale à 1, il a fait intervenir dans son modèle un paramètre « fantôme », appelé *b*, et qui représenterait l'infektivité réelle de la piqûre. Il est clair que ce paramètre n'est pas directement mesurable dans la réalité et qu'il ne peut être estimé qu'à partir d'autres mesures.

Dietz et coll. (1974) ont construit un modèle qui décrit l'évolution dans le temps du taux d'infection par *P. falciparum* et le degré d'immunité de la population envisagée comme une fonction de la dynamique et des caractéristiques des populations de vecteurs qui sont résumés dans la notion de capacité vectorielle. Le modèle décrit trois aspects de l'immunité : la perte du caractère infectieux, la perte du caractère décelable du parasite dans le sang et l'augmentation du taux de guérison. Il spécifie une capacité vectorielle critique en-dessous de laquelle le paludisme ne peut se maintenir à l'état endémique. Cette notion de seuil critique avait été introduite dans son modèle, sous forme d'un taux de reproduction de la maladie. Ces notions sont fondamentales dans le cas d'une stratégie d'éradication car elles permettent, théoriquement, de prévoir dans quelle mesure une intervention anti-vectorielle est susceptible ou non d'être efficace.

Dutertre (1976) considère que la sensibilité de la population humaine n'est pas uniforme. Cette inégalité des individus face au paludisme tient à de nombreux facteurs ; l'utilisation ou non de la moustiquaire, la nature de l'habitat, sa distance par rapport aux gîtes d'anophèles constituent une hétérogénéité de base de la population. Des différences génétiques peuvent s'y associer.

Au fur et à mesure que l'on complique les modèles, le nombre de paramètres non mesurables, estimés par confrontation des prédictions du modèle avec la réalité, augmente, et plus ils deviennent difficiles à généraliser. Les hypothèses simplificatrices ont de fait une importance considérable et trop souvent ont voulu utiliser des modèles dans des situations pour lesquelles ils n'avaient pas été prévus à l'origine. La plupart des modèles déterministes s'inspirent de ceux de Ross et de Macdonald ; ils ne diffèrent souvent que par la prise en compte de nouveaux paramètres liés au statut immunitaire des populations. Or, Macdonald a construit son modèle dans l'optique de l'éradication, et il estimait que l'éradication n'avait rien à attendre de l'immunité puisque celle-ci était dépendante du niveau d'endémie. Par ailleurs, ces modèles, liés à l'éradication, ne considèrent les sujets que par rapport à la parasitose et non par rapport à la maladie. Il est possible qu'ils soient intrinsèquement mal adaptés aux stratégies de lutte actuelles.

FIGURE 12
DIAGRAMME DU MODÈLE DE ROSS



Un individu ne peut être que dans l'un des deux états : susceptible ou infecté. Le taux de passage, h (vers l'état infecté) et r (guérison) sont considérés constants.

5.2.4. IMPACT DE L'ÉCOLOGIE HUMAINE ET DU DÉVELOPPEMENT SUR LA TRANSMISSION

Le contact homme/vecteur est une des pierres angulaires de l'épidémiologie du paludisme. Il dépend de l'écologie des moustiques et de celle de l'homme. Il est modulé, directement, par les activités humaines et, indirectement, par les

modifications de l'environnement. Les facteurs suivants sont à prendre en considération :

a) *Distance de l'habitation au gîte*

Le taux d'inoculation diminue à mesure que l'on s'éloigne des gîtes larvaires des anophèles vecteurs. Dans un même village, il peut varier de 1 à 10 suivant les maisons. D'autre part, les maisons au bord des gîtes servent d'écrans pour le reste du village. Les étables ou abris d'animaux font de même pour les espèces anthropozoophiles.

Dans les régions montagneuses où les gîtes sont localisés au fond de la vallée, la transmission diminue rapidement en s'éloignant des gîtes dans les villages. Dans la région de Mbouda, au Cameroun, il n'y avait pratiquement plus de piqûres à 200 m au-dessus de la vallée.

Observé depuis longtemps, ce phénomène a été mis à profit par les créoles à Mayotte pour se protéger, et, avant notre ère, Galien conseillait d'établir les villages loin des marais pour éviter les fièvres.

Le nomadisme temporaire ou permanent peut amener des populations vivant dans des zones « saines » au contact de sites impaludés à certaines périodes de l'année.

b) *L'habitat et les coutumes*

L'absence de murs ou leur précarité favorise l'accès des anophèles aux dormeurs et, ensuite, leur départ des maisons. En Guyane, les maisons des Amérindiens n'ont souvent pas de murs. En Asie du Sud-Est, *An. dirus* est certes exophile, mais il s'attaque en général à des défricheurs de forêts dont l'abri est un simple toit. L'absence de murs est, en outre, un obstacle aux traitements domiciliaires.

Les anophèles ne restent en général pas longtemps dans des maisons modernes très aérées. L'exophilie qui leur est imposée peut raccourcir leur espérance de vie et diminuer leur capacité vectorielle. Les populations qui dorment à l'extérieur pendant les périodes chaudes sont plus directement confrontées aux anophèles que celles qui ont des mœurs casanières. Le taux d'inoculation n'est pas obligatoirement modifié mais les mesures de lutte sont rendues plus difficiles.

c) *Les modifications anthropiques du milieu*

Il faut distinguer trois séries de phénomènes :

— La destruction de la forêt a permis à des espèces héliophiles comme *An. gambiae s.l.*, en Afrique, de s'installer, alors qu'en Asie elle contribuait à l'élimination d'*An. dirus*, espèce ombrophile.

— Dans les pays où l'eau est rare (Somalie, Grande Comore), les citernes constituent des gîtes artificiels responsables à eux seuls d'un paludisme de haute endémicité.

— Le développement agro-industriel, basé sur la maîtrise de l'eau, s'est traduit par la création de lacs de retenue, de barrages de toutes tailles et de surfaces irriguées. Les bords de ces lacs et les rizières constituent des gîtes très productifs en moustiques. Ils ont été à l'origine du développement du paludisme dans des régions où il n'existait pas ou était peu fréquent. Dans les régions de haute endémicité, l'augmentation du nombre des vecteurs n'a pas obligatoirement entraîné celle de la maladie, car les habitants disposent de davantage de ressources pour assurer leur propre protection, par moustiquaires ou médicaments antipaludiques. De plus, les infrastructures sanitaires des zones de mise en valeur sont souvent meilleures que dans le reste du pays.

— L'urbanisation entraîne une occupation du sol par des maisons ou des infrastructures et donc diminue les surfaces disponibles pour les gîtes. De plus, les eaux de surface, polluées par des effluents domestiques, deviennent impropres au développement des anophèles. Le paludisme, ou tout au moins sa transmission, diminue de la périphérie au centre. Deux exceptions à cette règle : pendant la construction des villes, en Afrique notamment, les fosses d'emprunt d'argile entraînent la pullulation de vecteurs comme *An. gambiae s.l.*, et une augmentation du nombre des cas de paludisme ; en Inde, les citernes au-dessus des maisons sont d'excellents gîtes à *An. stephensi*, à l'origine d'un vrai paludisme urbain.

5.2.5. TRANSMISSION, PARASITÉMIE, MALADIE

La transmission est le paramètre le plus aisé à quantifier dans ce cycle du paludisme, étant donné les facilités des recherches sur les moustiques.

Il n'y a certes pas de parasitémie sans transmission ; mais on ignore si toutes les inoculations provoquent une infection du sujet. De plus, les relations entre l'intensité de la transmission, donc les surinfections répétées, et la densité des parasites dans le sang, sont mal connues car elles sont modifiées par les phénomènes d'immunité.

Les relations entre l'intensité de la transmission et les manifestations cliniques de la maladie sont encore plus complexes. Les stimulations antigéniques itératives provoquées par les phases de parasitémie induisent progressivement le développement de mécanismes de protection qui limitent la densité, ainsi que la durée de la parasitémie et, par conséquent, l'apparition des signes cliniques.

L'immunité et les autres mécanismes de défense ne sont pas aisément quantifiables en dehors des anticorps de tous ordres qui ne donnent qu'une image déformée de la protection réelle des individus.

La seule chose dont on soit sûr c'est qu'en zone d'endémie stable, lorsque l'on diminue nettement la transmission par la lutte anti-vectorielle, on provoque une réduction des fortes parasitémies et des atteintes cliniques. Toutefois, cette réduction n'est pas proportionnelle à celle de la transmission.

6. LES PRINCIPALES ESPÈCES VECTRICES

Sur les 400 espèces d'anophèles répandues dans le monde, seulement une soixantaine sont des vecteurs du paludisme et une vingtaine, à elles seules, sont à l'origine de la plupart des cas.

6.1. LA NOTION D'ESPÈCE ET LES COMPLEXES D'ESPÈCES

La notion d'espèce a varié avec les progrès de la biologie. Pour Cuvier, c'était « une collection de tous les corps organiques nés les uns des autres ou de parents communs et de ceux qui leur ressemblent, autant qu'ils se ressemblent entre eux ». La base de l'espèce était donc essentiellement morphologique et c'est effectivement sur des critères de cet ordre que furent décrites la plupart des espèces actuellement connues. L'idée d'interfécondité déjà contenue dans cette définition était rarement prise en compte par les taxonomistes qui travaillaient sur du matériel de collection.

En 1963, Mayr définissait les espèces comme « des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et reproductivement isolées d'autres groupes semblables ».

Des spécimens morphologiquement indifférenciables peuvent être reproductivement isolés et appartenir à des espèces distinctes que l'on a surnommées « espèces jumelles » (« sibling species » des auteurs anglo-saxons). Des degrés différents d'isolement sont observés lors des croisements — pas d'œufs viables, — larves n'atteignant pas la nymphose, — adulte F₁ non viables — un des sexes F₁, généralement les mâles, stérile. L'ensemble des espèces jumelles, résultant du démembrement d'une espèce morphologique, est appelé un complexe d'espèces.

Cet isolement se traduit généralement par des différences dans les chromosomes ou la migration des iso-enzymes, permettant l'établissement de clefs de détermination « cytogénétiques » ou « biochimiques » pour différencier les membres d'un complexe. Il est fréquemment advenu qu'après avoir séparé les espèces sur ces critères, on observe sur les œufs, les larves ou les adultes, des différences morphologiques qui, jusque là, étaient passées inaperçues.

La première espèce d'anophèles à avoir été démembrée est *An. maculipennis* en Europe et dans le bassin méditerranéen. Actuellement, on reconnaît 8 espèces jumelles, dont 3 sont des vecteurs de paludisme : *An. sacharovi*, Favre, 1903,

An. atroparvus, Van Thiel, 1927, *An. labranchiae*, Falleroni, 1926.

En Afrique, *An. gambiae* (Giles, 1902) a ainsi donné naissances à six espèces :

— *An. gambiae sensu stricto* (s.s.), Giles, 1902.

— *An. arabiensis*, Patton, 1905.

— *An. quadriannulatus*, Theobald, 1911.

— *An. bwanbae*, White, 1985.

— *An. melas*, Theobald, 1903.

— *An. merus*, Doenitz, 1902.

Les analyses cytomorphologiques d'*An. gambiae* s.s. ont fait apparaître plusieurs cytotypes, adaptés à des milieux différents, et privilégiant certains comportements.

An. gambiae s.s. et *An. arabiensis* sont, tous deux, d'excellents vecteurs du paludisme ; le premier occupe les régions de forêt mais remonte loin en savane ; le second, seul présent au Sahel et sur les plateaux d'Afrique méridionale, s'enfoncé assez profondément dans les savanes humides concentriquement au premier ; leur zone de recouvrement est très large (Fig. 13). Lorsqu'il est impossible de différencier une espèce de l'autre par suite du manque d'expertise locale, on utilise fréquemment la dénomination *An. gambiae* s.l. pour les deux espèces confondues, comme nous l'avons fait jusqu'ici dans cet ouvrage.

An. melas et *An. merus* sont des espèces d'eaux saumâtres respectivement des côtes occidentales et orientales d'Afrique, médiocres vecteurs. *An. quadriannulatus* et *An. bwanbae* ne sont pas anthropophiles.

En Asie du Sud-Est, on a démembré *An. balabacensis* (Baisas, 1936) ; seules les populations de Bornéo et des Philippines conservent ce nom ; celles d'Asie continentale et de l'île d'Hainan ont pris le nom *An. dirus* (Peyton et Harrison, 1979) et celles de Taiwan d'*An. takasagoensis* (Morishita, 1946).

Il est probable que de très nombreuses espèces, notamment celles à grande aire de répartition, sont des complexes d'espèces.

6.2. LA RÉPARTITION DES PRINCIPAUX ANOPHÈLES VECTEURS

Les biogéographes ont divisé la planète en six régions d'après la répartition des espèces animales et végétales ; ils ont été amenés à créer des sous-régions pour rendre compte des différences au sein de certaines régions.

La plupart des espèces d'anophèles vecteurs se rencontrent dans une région, ou une partie de région, mais certaines d'entre elles peuvent déborder d'une région sur l'autre.

Il n'est pas facile de faire une liste exhaustive des vecteurs du paludisme. Certaines espèces qui, autrefois, jouaient un rôle mineur, n'interviennent plus maintenant et sont néanmoins gardées dans les listes ; d'autres, qui ne sont pas des vecteurs parce que zoophiles, comme *An. rufipes* en Afrique, sont reproduites d'un ouvrage à l'autre. Certaines espèces sont importantes localement et ne semblent jouer aucun rôle ailleurs ; tel est le cas d'*An. philippinensis*, vecteur seulement au Bengladesh alors qu'il occupe toute la région orientale. Aussi le tableau 6 se veut-il plus indicatif qu'exhaustif.

6.3. NOTIONS D'ÉCOLOGIE DE QUELQUES VECTEURS PRINCIPAUX

6.3.1. RÉGION AFROTROPICALE

An. gambiae s.s. et *An. arabiensis* vivent, au stade larvaire, dans de nombreux types de collections d'eau (Cf. 3.2.). Les femelles de la première espèce sont plus anthropophiles que celles de la seconde, mais l'abondance locale du bétail module ces comportements.

An. funestus est anthropophile et endophile ; ses larves vivent dans des collections d'eau à végétation dressée abondante. Il se trouve dans toute l'Afrique tropicale et à Madagascar, souvent abondant en montagne.

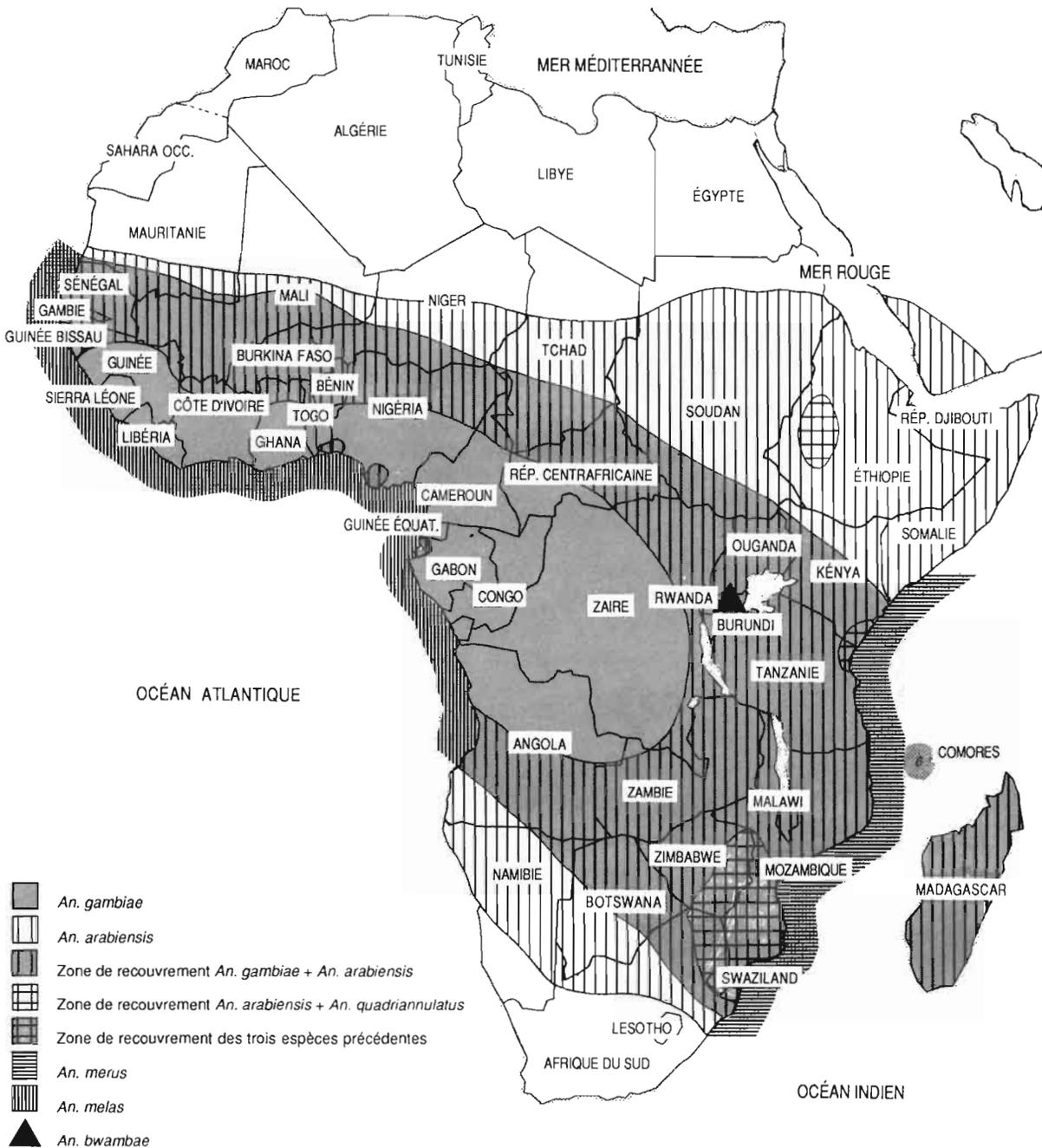
TABLEAU 6
RÉPARTITION DES VECTEURS DU PALUDISME

RÉGION	SOUS-RÉGION	VECTEURS PRINCIPAUX ÉVENTUELLEMENT LOCALISÉS	VECTEURS SECONDAIRES
NÉARCTIQUE	Amérique, au Nord du Mexique		<i>An. quadrimaculatus</i> <i>An. freeborni</i>
NÉOTROPICALE	Amérique centrale et Caraïbe Amérique du Sud	<i>An. albimanus</i> <i>An. darlingi</i> <i>An. pseudopunctipennis</i>	<i>An. aquasalis</i> <i>An. aztecus</i> <i>An. punctimacula</i> <i>An. bellator</i> <i>An. cruzi</i>
PALÉARCTIQUE	Eurasie septentrionale et tempérée Méditerranée orientale Asie mineure Nord de la péninsule arabique Afrique du Nord et Sahara septentrional Plateau iranien	<i>An. atroparvus</i> <i>An. sacharovi</i> <i>An. sergenti</i> <i>An. sacharovi</i> <i>An. superpictus</i> <i>An. stephensi</i> <i>An. labranchiae</i> <i>An. sergenti</i> <i>An. sacharovi</i> <i>An. culicifacies</i> <i>An. stephensi</i> <i>An. superpictus</i>	<i>An. sinensis</i> <i>An. pulcherrimus</i> <i>An. multicolor</i> <i>An. multicolor</i> <i>An. annularis</i>
ORIENTALE	Péninsule indienne Péninsule Indo-Chinoise et Malaisie Chine Centre et Sud Indonésie (sauf Nlle Guinée et Moluques) Philippines	<i>An. culicifacies</i> <i>An. stephensi</i> <i>An. fluviatilis</i> <i>An. dirus</i> <i>An. philippinensis</i> <i>An. minimus</i> <i>An. sundaicus</i> <i>An. minimus</i> <i>An. dirus</i> <i>An. maculatus</i> <i>An. letifer</i> <i>An. minimus</i> <i>An. dirus</i> <i>An. anthropophagus</i> <i>An. sinensis</i> <i>An. aconitus</i> <i>An. balabacensis</i> <i>An. sundaicus</i> <i>An. flavirostris</i>	<i>An. annularis</i> <i>An. varuna</i> <i>An. tessellatus</i> (Maldives) <i>An. sinensis</i> <i>An. jeyporiensis</i> <i>An. jeyporiensis</i> <i>An. pattoni</i> <i>An. barbirostris</i> <i>An. littoralis</i>
AUSTRALASIENNE	Australie, Nlle Guinée, Moluques, Vanuatu, Mélanésie.	<i>An. farauti</i> <i>An. punctulatus</i>	<i>An. koliensis</i>
AFROTROPICALE	Afrique au Sud du Sahara, Madagascar, Sud-Ouest de la péninsule arabique	<i>An. gambiae</i> <i>An. arabiensis</i> <i>An. funestus</i> <i>An. moucheti</i> <i>An. nili</i>	<i>An. pharoensis</i> <i>An. coustani</i> <i>An. paludis</i> <i>An. hargreavesi</i> <i>An. melas</i> <i>An. merus</i>

An. moucheti se développe dans les cours d'eau à courant lent et encombrés de végétation, dans le massif forestier d'Afrique centrale et ses pourtours. Les femelles sont très anthropophiles et endophiles.

An. nili est répandu dans tout le continent africain au sud du Sahara ; ses larves se développent dans les anses calmes des cours d'eau à courant rapide, éventuellement temporaires. Les femelles, anthropophiles, entrent dans les maisons pour piquer mais n'y séjournent en général que quelques heures.

FIGURE 13
RÉPARTITION DES ESPÈCES DU COMPLEXE ANOPHELES GAMBIAE EN AFRIQUE



6.3.2. RÉGION PALÉARCTIQUE

An. atroparvus occupe le littoral de l'Europe occidentale depuis le Jutland jusqu'à l'Italie. Les adultes anthropophiles hibernent en continuant à s'alimenter. Cette espèce a pratiquement perdu toute importance depuis la disparition du paludisme en Europe.

An. labranchiae est le vecteur du Maghreb, des îles de la Méditerranée et du Sud de l'Italie, toutes régions où le paludisme a sérieusement régressé ou disparu. Les femelles sont très anthropophiles.

An. sacharovi se rencontre de l'Italie au Sinkiang en Asie centrale. C'est une espèce très anthropophile et endophile.

An. sergenti est l'espèce des oasis, liée à l'irrigation des palmeraies. Il occupe tout le Sahara et les déserts d'Arabie et d'Asie mineure.

An. superpictus, bien que distribué de l'Asie centrale au Maghreb, ne joue un rôle important qu'en Iran et en Afghanistan où il est associé aux rizières. En Iran, c'était un vecteur chez les nomades ; les femelles se reposaient ensuite dans des grottes.

6.3.3. RÉGION ORIENTALE

An. culicifacies vecteur de la péninsule indienne, déborde largement la région jusqu'en Arabie. Les larves affectionnent les mares résiduelles après une pluie ou lors de la décrue des rivières. Les femelles anthropozoophiles n'ont en général pas une grande longévité et sont associées à un paludisme épidémique instable.

An. stephensi s'est adapté à l'environnement humain où ses larves colonisent les citernes. Il est ainsi à l'origine d'un véritable paludisme urbain en Inde.

An. fluviatilis vit au bord des cours d'eau dans la péninsule indienne. Sa présence entraîne fréquemment celle d'un paludisme hyperendémique stable.

An. minimus est également un hôte des cours d'eau des régions de collines. Les femelles étaient très anthropophiles et endophiles et, à la suite des traitements au D.D.T., l'espèce disparut de nombreuses localités de son aire de répartition initiale, du Népal à l'île d'Hainan en passant par tous les états de la péninsule indochinoise et la Chine du Sud. Depuis quelques années réapparaissent en Thaïlande et en Chine du Sud des populations d'*An. minimus* exophiles, beaucoup moins anthropophiles. Le statut taxonomique de ces populations en regard des populations initiales n'est pas établi.

An. dirus et *An. balabacensis* se développent dans des mares temporaires en sous-bois, ce qui constitue une exception parmi les anophèles vecteurs. Les femelles sont très anthropophiles, mais aussi très exophiles, ne séjournant pratiquement pas dans les maisons où elles se sont nourries.

An. sundaicus est une espèce côtière dont les larves vivent dans des collections d'eau saumâtres avec des algues vertes ; elle est souvent associée à un paludisme stable depuis la côte orientale de l'Inde jusqu'à l'Indonésie.

An. letifer n'est important qu'en Malaisie continentale.

An. maculatus est souvent abondant après le défrichement de la forêt, dans les régions du Sud-Est asiatique où les aires cultivées sont en forte extension, notamment en Thaïlande.

An. anthropophagus (syn. *An. lesteri*) est une espèce du Sud et du Centre de la Chine qui, comme son nom l'indique, est très anthropophile : les larves vivent dans une grande variété de collections d'eau et les adultes fréquentent les maisons. C'est un excellent vecteur de *P. vivax* avec des indices sporozoïtiques élevés.

An. sinensis a une aire de répartition très large depuis l'Inde jusqu'à la Corée. C'est seulement dans les régions rizicoles de Chine du Sud et du Centre qu'il est impliqué dans la transmission de *P. vivax*, souvent associé à l'espèce précédente. Les larves pullulent dans les rizières et les adultes sont très agressifs, piquant les hommes et surtout le bétail, à l'extérieur encore plus qu'à l'intérieur. C'est le type de l'espèce qui compense sa faible efficacité vectrice par son grand nombre.

An. philippinensis est très largement répandu dans toute la région orientale, mais n'est vecteur qu'au Bangladesh.

An. aconitus n'est vecteur que dans les îles occidentales d'Indonésie : Sumatra, Java, Bali, Kalimantan, etc., bien que répandu dans toute la région orientale. Ses larves colonisent une grande variété de gîtes, en particulier les rizières, les collections d'eau de pluie. Les adultes sont plus zoophiles qu'anthropophiles.

An. flavirostris (syn. *An. minimus flavirostris*) est vecteur aux Philippines, alors qu'à Java et Kalimantan, son rôle n'est pas mentionné. Les larves vivent au bord des cours d'eau.

6.3.4. RÉGION AUSTRALASIENNE

Il faut rappeler qu'il n'y a pas d'anophèles dans les îles du Pacifique à l'est du Vanuatu et dans la Micronésie. D'autre part, le paludisme a été éliminé d'Australie.

An. farauti est distribué des Moluques au Vanuatu, à travers la Nouvelle-Guinée, les îles Salomon et Bismark, et le nord de l'Australie. Il colonise une grande variété de gîtes naturels ou anthropiques d'eau douce ou saumâtre, claire ou polluée. Il est associé avec l'espèce suivante à un paludisme stable.

An. punctulatus a la même distribution, mais ne se trouve pas au Vanuatu ni en Australie. Les larves sont héliophiles et colonisent surtout les eaux temporaires.

6.3.5. RÉGION NÉOTROPICALE

An. albimanus est le vecteur des Grandes Antilles (Cuba, Haïti, St. Domingue, Jamaïque) et d'Amérique centrale ; les larves vivent dans des mares ou des marais. En Haïti, les femelles piquent surtout en début de nuit, à l'extérieur, créant des difficultés aux services de lutte anti-paludique. En Amérique centrale, les problèmes ont surtout résulté de sa multirésistance aux insecticides, provoquée par l'usage intensif de ces produits pour la protection des cultures de coton.

An. darlingi occupe toute l'Amérique du Sud, au Nord de Rio de la Plata et à l'Est des Andes. Les larves ont une très grande variété de gîtes, dans des marais comme dans la végétation flottante des rivières. Les adultes sont très anthropophiles.

An. pseudopunctipennis est répandu des États-Unis à l'Argentine sur les pentes des Andes et de diverses Cordillères. Les larves héliophiles affectionnent les eaux claires des mares et des bords de cours d'eau.

6.3.6. RÉGION NÉARCTIQUE

Le paludisme a été éliminé de l'Amérique au Nord du Mexique. Les anophèles mentionnés au Tableau 4 sont des espèces qui étaient des vecteurs avant la Deuxième Guerre Mondiale.

7. L'IDENTIFICATION DES ANOPHÈLES

Les examens morphologiques permettent d'identifier les larves et les adultes de la plupart des espèces d'après les clefs de détermination qui figurent dans Practical Malariology (21) et dans d'autres ouvrages spécialisés cités en bibliographie (9, 17).

La séparation des espèces jumelles nécessite des examens cytogénétiques ou biochimiques. On a ainsi produit des clefs basées sur l'étude des chromosomes pour le complexe *An. gambiae* en Afrique (7).

Une liste exhaustive des différentes espèces de culicidés du globe a été dressée en 1977 par K.L. Knight et A. Stone. Des suppléments ont été édités en 1978 et en 1984.

BIBLIOGRAPHIE SÉLECTIONNÉE

1. AMBROISE-THOMAS P., CARNEVALE P., FELIX H. ET MOUCHET J., « Le paludisme. Encyclopédie Médico-Chirurgicale (Paris). », *Maladies infectieuses*, 1984, 8083 A10 et A20.
2. BATÈS M., « The natural history of mosquitoes. », *Gloucester Mass. Peter Smith éd.*, 1970, 38p.
3. BRÉNGUES J. ET COZ J., « Quelques aspects fondamentaux de la biologie d'*Anopheles gambiae*, Giles (Sp. A) et d'*Anopheles funestus* Giles, en zone de savane humide d'Afrique de l'Ouest. », *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. Parasitol.*, 1973, 11, 107-126.

4. BRUCE - CHWATT L.J., « Essential malariaology. », 2ème édition London, *W. Heinemann Med. Books*, 1985, 452p.
5. CARNEVALE P., BOSSENO M.F., MOULINIER M., « Étude du cycle gonothropique d'*Anopheles gambiae*, en zone de forêt dégradée d'Afrique centrale. », *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. Parasitol.*, 1979, 17, 55-75.
6. CLEMENTS B.N., « The physiology of mosquitoes. », Pergamon Press, 1963, 620p.
7. COLUZZI M., SABATINI A., PETRARCA V. ET COLL., « Chromosomal differentiation and adaptation to human environments in the *Anopheles gambiae* complex. », *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1979, 7, 483-97.
8. COZ J., « Contribution à l'étude du complexe *An. gambiae*. », *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. Parasitol.*, 1973, 11, 3-6.
9. GILLIES M.T. ET DE MEILLON, B., « The *Anophelinae* of Africa South of the Sahara. », *Pub. Sth. Afr. Inst. Med. Res.*, 1968, 54, 343p.
10. HAMON J. ET COZ J., « Epidémiologie générale du paludisme en Afrique occidentale. », *Bull. Soc. Path. Exot.*, 1966, 59, 466-483.
11. HAMON J. ET MOUCHET J., « Les vecteurs secondaires du paludisme humain en Afrique. », *Med. Trop. (Marseille) I*, 1961, 21, n, sp. : 643-660.
12. KNIGHT K.L. AND STONE A., « A catalog of the mosquitoes of the world. », *Thomas Say Found ed.*, 1977, 611 p.
13. MACDONALD G., « The epidemiology and control of malaria. », *London. Oxf. Univ. Press. ed.*, 1957, 201 p.
14. MOUCHET J., « Influence des fleuves sur la biologie d'*An. gambiae* pendant la saison sèche au Sud Cameroun. », *Bull. Soc. Path. Exot.*, 1962, 50, 1163-71.
15. MOUCHET J. ET GARIOU J., « Exophilie et exophagie d'*Anopheles gambiae* dans le Sud Cameroun. », *Bull. Soc. Path. Exot.*, 1957, 50, 446-460.
16. MOUCHET J. ET GARIOU J., « *Anopheles moucheti* au Cameroun. », *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. Parasitol.*, 1966, 4, 278-301.
17. RAMACHANDRA RAO T., « The anophelines of India. », *Delhi. Med. R. Council. éd.*, 1966, 518p.
18. ROBERT V. ET CARNEVALE P., « Les vecteurs du paludisme en Afrique Sud-Saharienne. », *Études médicales*, juin 1984, 2.
20. ROBERT V., GAZIN P., OUEDRAOGO V. ET CARNEVALE P., « Le paludisme urbain à Bobo Dioulasso, Burkina Faso. », *Cah. ORSTOM, sér. Ent. Méd. Parasitol.*, 1986, 24, 121-128.
21. RUSSEL P., WEST L.S., MANWELL R.D. AND MACDONALD G., « Practical Malariaology. », *London, Oxf. Univ. Press.*, 2nd éd, 1963, 750p.
22. TRAPE J.F. ET ZOULANI A., « Malaria and urbanization in Central Africa : the example of Brazzaville. », *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1987, 81, suppl 2 : 16-17.
23. WHITE G.B., « *Anopheles gambiae* complex and disease transmission in Africa. », *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 1974, 68, 278-301.

UNIVERSITÉS FRANCOPHONES



U R E F

PALUDISME

coordination :

M. Danis et J. Mouchet

P. AMBROISE-THOMAS

L.K. BASCO

D. BAUDON

D. CAMUS

P. CARNEVALE

G. CHARMOT

E. DEI-CAS

M. GENTILINI

T.R. GUIGUEMDE

B. LAGARDERE

J. LE BRAS

D. MAZIER

J.P. NOZAIS

D. RICHARD-LENOBLE

M. WERY

M. WOLFF

ELLIPSES

32 rue Bargue
75015 PARIS

Nous remercions P. David, Ph. Desenfant, J.F. Dubremetz, J. Hamon, J.P. Hervy, L. Rénia qui nous ont aimablement fournis certains clichés photographiques, le Dr Plestina, toxicologue à l'O.M.S. qui a bien voulu revoir le chapitre « Toxicologie des insecticides », l'Organisation Mondiale de la Santé qui a autorisé la reproduction de cartes et schémas, et les secrétaires du service de Parasitologie de l'Hôpital Pitié-Salpêtrière.

© EDITION MARKETING / ELLIPSES, 1991

ISBN 2-7298-9116-1

I.S.S.N. 0993-3948

Diffusion ELLIPSES ou EDICEF selon pays

La loi du 11 mars 1957 n'autorise, aux termes des alinéas 1 et 3 de l'article 41, que "les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective d'une part, et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et 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 (loi du 11 mars 1957, alinéa 1er de l'article 40). Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Glossaire des sigles des organismes cités

CDC :	Centers for Disease Control <i>Atlanta, États-Unis.</i>
CHU :	Centre Hospitalo-Universitaire (voir liste des auteurs)
CIESPAC :	Centre Inter États d'Enseignement de Santé Publique en Afrique Centrale. <i>Brazzaville, Congo.</i>
INSERM :	Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale. <i>Paris (13^e), France.</i>
OCCGE :	Organisation de Coopération et de Coordination pour la lutte contre les Grandes Endémies. <i>Bobo Dioulasso, Burkina Faso.</i>
OCEAC :	Organisation de Coopération pour la lutte contre les Endémies en Afrique Centrale. <i>Yaoundé, Cameroun.</i>
OMS :	Organisation Mondiale de la Santé. <i>Genève, Suisse.</i>
ORSTOM :	Institut Français de Recherche Scientifique pour le Dévelop- pement en Coopération. <i>Paris (10^e), France.</i>
WRAIR :	Walter Reed Army Institute of Research <i>Washington DC, États-Unis.</i>