

CHAPITRE 2

Introduction à l'entomologie médicale et vétérinaire

Vincent Robert

Un ouvrage d'entomologie médicale et vétérinaire se doit d'être une aide pour : (1) le taxonomiste, appelé à identifier les arthropodes vecteurs et nuisants ; (2) l'épidémiologiste, concerné par les questions de santé associées aux arthropodes et aux agents infectieux transmis ; (3) l'hygiéniste, chargé de la lutte contre ces arthropodes.

En d'autres termes, cet ouvrage ambitionne d'apporter des éléments de réponses aux trois questions fondamentales de l'entomologie médicale et vétérinaire : quel est l'arthropode qui nous préoccupe ? Est-il une nuisance et/ou un vecteur ? Quelles sont les méthodes de lutte envisageables ?

UNE DISCIPLINE SCIENTIFIQUE RÉCENTE

L'entomologie médicale en tant que discipline scientifique est née en 1877. Patrick Manson, médecin écossais alors praticien sur la côte Sud-Est de la Chine, a l'intuition que le moustique *Culex quinquefasciatus* intervient dans la transmission de la filaire de Bancroft, alors qu'il réalise une série d'observations le convainquant de l'existence d'un lien causal entre la filaire et son signe clinique le plus évident, l'éléphantiasis. L'intervention d'un moustique dans la transmission interhumaine est ultérieurement confirmée par les expériences de gorgement de moustiques

que Patrick Manson mène sur son jardinier atteint de filariose et porteur de microfilaires. Les moustiques gorgés nuitamment sont disséqués, ce qui lui permet de suivre les étapes du développement du parasite, dans l'estomac, puis dans la cavité abdominale et enfin dans les muscles thoraciques du moustique. Le parasite augmente de taille et développe une bouche et un canal alimentaire. En contraste, les microfilaires non ingérées par un moustique périssent rapidement. Il devient dès lors clair qu'un organisme déjà connu pour parasiter l'Homme parasite également un autre hôte, le moustique. Peu après, en 1879, il observe la surprenante présence de microfilaires dans le sang circulant dans la peau des patients pendant la nuit, alors que ces microfilaires n'y sont pas observées pendant la journée. Cela renforce l'hypothèse de l'intervention d'un vecteur hématophage (*i.e.* qui se nourrit de sang) et dont l'activité de piqûre est nocturne.

Ces découvertes ont constitué une avancée considérable pour comprendre la transmission d'infections parasitaires. Manson suppose alors d'une part que le moustique infecté meurt aussitôt après la ponte de ses œufs en libérant le parasite dans l'eau et d'autre part que l'Homme s'infecte selon un mécanisme inconnu, peut-être en buvant l'eau et le parasite ; mais ces deux suppositions devaient s'avérer inexactes. En effet, le moustique femelle prend plusieurs repas de sang au cours de sa vie, et le parasite est libéré

lors de la piqûre du moustique infecté. Ces deux traits de vie sont mis en évidence quelques années plus tard en 1904 en Australie par Thomas Lane Bancroft (fils de Joseph Bancroft, découvreur en 1876 du ver adulte de la filaire éponyme), utilisant comme modèle animal une filariose du chien. Avec le recul, il semble logique que la fondation de l'entomologie médicale soit intervenue dans le contexte où évoluait Patrick Manson, pour plusieurs raisons illustrant l'intrication entre entomologie, médecine, parasitologie et zones tropicales : le découvreur était lui-même médecin tropicaliste et hygiéniste, le parasite était relativement gros (aisément visible au microscope, en tout cas beaucoup plus grand que bactéries ou virus), et le vecteur était un moustique (vu l'importance de la famille des moustiques dans la transmission vectorielle).

LES GRANDS DOMAINES DE L'ENTOMOLOGIE

La grande majorité des arthropodes vit sans contact avec l'Homme ou avec ses animaux domestiques et de ce fait ne relève pas de l'entomologie médicale ou vétérinaire (fig. 2.1).



Figure 2.1 – La grande majorité des insectes ne relève pas du champ de l'entomologie médicale et vétérinaire.

Ici un papillon demi-deuil *Melanargia galathea* L. appartenant à la famille des Nymphalidae, butinant une inflorescence de chardon.

© IRD/V. Robert

Comme son nom l'indique, l'entomologie médicale et vétérinaire constitue une partie de l'entomologie, science des insectes, que l'on peut subdiviser de la façon suivante.

L'entomologie médicale et vétérinaire est concernée par le rôle joué par les insectes en tant que nuisances et surtout par leur rôle de vecteurs d'agents de maladies humaines et animales. Ce domaine inclut l'étude des arthropodes en contact avec l'Homme, ses animaux domestiques et la faune sauvage. Ex. : moustiques, poux, puces... L'efficacité de la lutte menée est parfois estimée en termes purement entomologiques (par exemple en termes de réduction de la densité de vecteurs, ou de leur potentiel de transmission), mais plus communément en termes de santé publique avec au premier rang la morbidité et la mortalité. L'entomologiste médical et vétérinaire apporte son expertise dans le domaine des arthropodes impliqués dans les questions de santé. Par extension, conséquence de la proximité zoologique, l'entomologiste médical ne se limite pas aux seuls arthropodes Hexapoda – autre appellation des insectes – d'intérêt médical et vétérinaire. Il est aussi appelé à considérer les acariens (dont font partie les tiques) et d'autres arthropodes terrestres comme les araignées et les scorpions qui posent le même genre de questions de santé. La santé est ici prise dans son acception large, telle que reprise par l'OMS, désignant un complet état de bien-être ; cette définition va bien au-delà de la définition restrictive se limitant à l'absence de troubles ou de douleurs en lien avec des maladies.

L'entomologie agricole a pour objet la protection des cultures et la lutte contre les ravageurs : récoltes, gazons, plantes ornementales, arbres sont abondamment détruits ou détériorés par de nombreux insectes contre lesquels il convient de lutter. L'aide à la pollinisation relève également de l'entomologie agricole. Ex. : criquets migrants, chenilles mineuses, mouches des fruits, abeilles... Son efficacité est parfois estimée en termes purement entomologiques, mais plus communément en volume ou tonnage de récoltes préservées.

L'entomologie de muséums est en charge du recensement des espèces connues, de la description d'espèces nouvelles pour la science et de la préservation des types. La collection de référence est au cœur de ses activités. Les muséums de Paris, Londres, Chicago et Washington, pour n'en citer que quelques-uns, sont mondialement réputés. Ils jouent un rôle crucial dans le dépôt et la conservation des types. Mais certaines collections d'entomologie médicale et vétérinaire sont hébergées dans des instituts qui ne sont pas nécessairement dédiés à la muséologie. Le centre IRD de Montpellier, par exemple, héberge la collection ARIM, ARthropodes d'Intérêt Médical et vétérinaire, qui est la deuxième collection d'Europe pour le nombre de spécimens et d'espèces d'intérêt médical, après celle de Londres mais avant celle de Paris (voir chap. 8).

L'entomologie de conservation s'intéresse à tous les insectes. Cet ensemble constitue le plus abondant des groupes biologiques en ce qui concerne le nombre d'espèces. Maintenir au plus haut la biodiversité des insectes est extrêmement important pour la gestion des écosystèmes. Cet ambitieux objectif dépasse le cercle des professionnels et ne pourra être atteint qu'en associant tous les entomologistes – notamment les amateurs – et les naturalistes passionnés par la préservation de la biodiversité et de l'environnement.

L'entomologie militaire est principalement en prise avec la protection des forces militaires contre les insectes et les agents de maladies qu'ils transmettent. En cela, elle est proche de l'entomologie médicale, mais elle est aussi impliquée dans les aspects d'armes biologiques et de bioterrorisme.

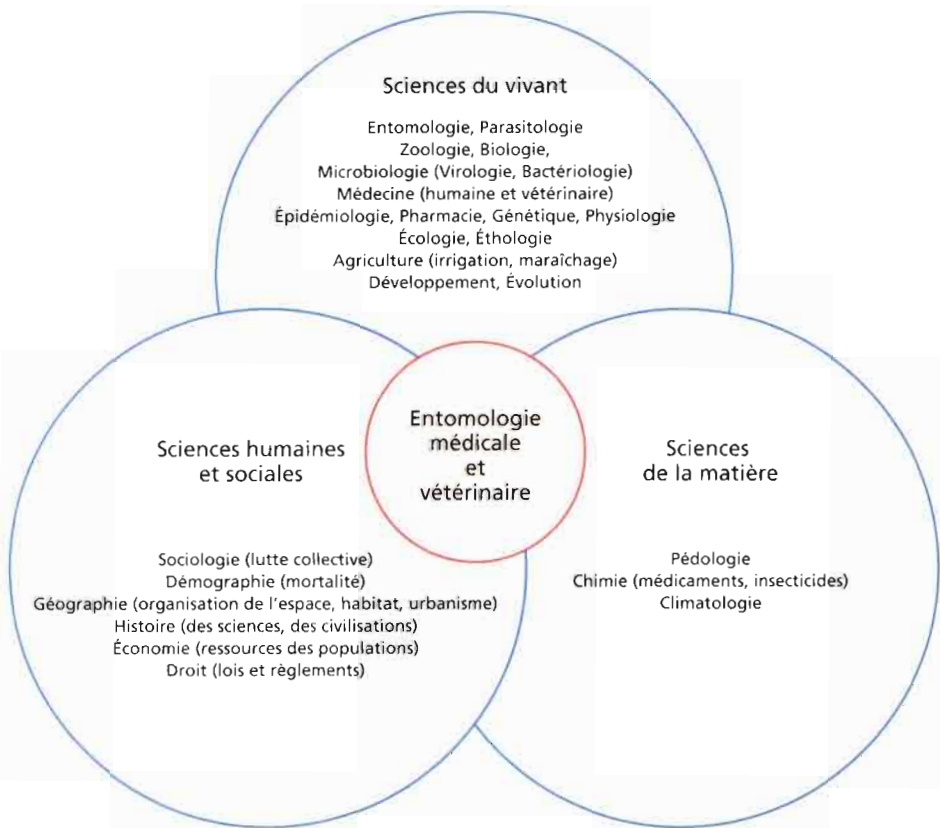


Figure 2.2 – Positionnement de l'entomologie médicale et vétérinaire dans le champ des sciences.

L'entomologie médico-légale apporte une aide à l'élucidation d'affaires criminelles, en particulier pour la datation du décès sur les cadavres (voir *infra*).

Enfin, l'entomologie joue un rôle comme support d'autres sciences du vivant. Ici, l'insecte n'est pas un objet d'étude en soi, mais il est utilisé comme moyen pour faire progresser une problématique scientifique débordant largement le cadre de l'entomologie. Par exemple, la drosophile est un matériel biologique fondamental en génétique. L'étude des punaises hématophages du genre *Rhodnius* a été d'un apport considérable en physiologie des invertébrés.

D'autres utilisations d'insectes, sans constituer un domaine particulier de la science, méritent une mention. Ainsi, des asticots de mouche sont utilisés avec un certain succès en médecine sous l'appellation d'« asticot-thérapie » comme agents nettoyants et anti-bactériens sur des plaies récalcitrantes à la cicatrisation.

Cette présentation tente de distinguer des grands domaines dans le champ de l'entomologie, mais ne délimite en rien des secteurs étanches. Au contraire, chaque science dialogue en permanence et en réseau avec les autres. L'entomologie médicale, science de l'interface entre les arthropodes (essentiellement insectes et tiques) et la santé de l'Homme et des animaux, ne fait pas exception. Elle trouve une place dans la zone de partage entre les sciences du vivant, les sciences humaines et sociales et les sciences de la matière (fig. 2.2).

ARTHROPODES D'IMPORTANCE MÉDICO-VÉTÉRAIRE

Les insectes d'intérêt médical et vétérinaire sont très minoritaires parmi le vaste ensemble des insectes. Le tableau 2.1 donne un aperçu de cette situation.

Les insectes, en général, vivent pour leur propre compte, et sont parfaitement inoffensifs pour l'Homme ou les animaux. Il existe toutefois de nombreuses exceptions qui font l'objet du présent ouvrage, où l'on distingue les arthropodes

dits « nuisants » (ou pathogènes par eux-mêmes) et les arthropodes dits « vecteurs » (impliqués dans la transmission d'agents infectieux).

Éléments de définition d'un arthropode nuisant

La nuisance

La notion de nuisance découle du désagrément – voire de la gêne extrême – occasionné par la présence parfois accidentelle d'un ou plusieurs arthropodes (fig. 2.3). Ainsi, un petit coléoptère se régaland de pollen sur une fleur fournit un bien joli spectacle ; le même coléoptère fourvoyé dans un canal auditif martelant le tympan constitue une nuisance à la limite du supportable.



Figure 2.3 – Les animaux domestiques sont l'objet d'une nuisance considérable. Ici, des mouches sur un cheval.

© IRD/V. Robert

La densité de l'insecte est également à prendre en compte. Une piqûre isolée d'un moustique est un non-événement, sans commune mesure avec les nuées de moustiques agressifs que l'on peut rencontrer dans les zones nordiques au début de l'été ou dans certaines îles tropicales en saison des pluies (fig. 2.4). De même, le premier pou arrivant sur une tête ou la première blatte arrivant dans une cuisine passent inaperçus, alors que leur pullulation devient rapidement intolérable.

Tableau 2.1 – Principaux ordres du sous-embanchement des Hexapoda et importance médicale et vétérinaire.

Classes	Sous-classes	Ordres	Exemples	Importance médicale	
Protura				-	
Diplura				-	
Collembola			Collemboles	-	
Insecta	Dicondylia	Zygentoma	Poissons d'argent	-	
		Hétérométaboles ou hémimétaboles (Exoptérygotes)	Ephemeroptera	Éphémères	-
			Odonata	Libellules	-
			Plecoptera		-
			Grylloblatodea		-
			Orthoptera	Sauterelles, grillons	-
			Phasmida	Phasmes	-
			Dermaptera	Perce-oreilles	-
			Embioptera		-
			Dictyoptera		-
	Isoptera		Termites	-	
	Zoraptera		-		
	Holométaboles (Endoptérygotes)	Psocoptera		-	
		Mallophaga	Poux des oiseaux	++	
		Phthiraptera	Poux	+++	
		Hemiptera	Pucerons, punaises	+++	
		Thysanoptera		-	
		Nevroptera	Fourmis-lions	-	
		Coleoptera	Coccinelles, bousiers, charançons	+	
		Strepsiptera		-	
Mecoptera			-		
Siphonaptera		Puces	+++		
Diptera	Mouches, moustiques, taons	++++			
Lepidoptera	Papillons	+			
Hymenoptera	Abeilles, fourmis	+			
Tricoptera		-			



Figure 2.4 – Lorsque la nuisance culicidienne est importante, plusieurs milliers de moustiques peuvent être collectés par un seul piège en une nuit. Ici collecte au piège lumineux CDC dans l'île d'Aldabra aux Seychelles en saison des pluies.

© IRD/V. Robert

On parle de nuisance lorsqu'il y a atteinte à la santé. Ainsi, beaucoup d'arthropodes se nourrissent de sang, on dit qu'ils sont hématophages. En cas de forte agressivité, la quantité de sang prélevé peut se révéler significative ; dans des cas extrêmes, la spoliation sanguine peut entraîner une anémie sévère, voire la mort (voir chap. 13).

Une autre conséquence de l'hématophagie est l'injection de salive par l'arthropode dans l'hôte vertébré au moment du repas de sang. Cette salive est ordinairement inflammatoire et immunogène, elle peut déclencher des réactions incluant de graves allergies. Tous les arthropodes peuvent se révéler allergisants, mais rarement jusqu'à provoquer un problème de santé publique. Toutefois les acariens présents dans les poussières de maison ou leurs cadavres peuvent être à l'origine de fréquentes allergies respiratoires.

Parfois, l'arthropode nuisant est lui-même un pathogène, puisqu'il est la cause des manifestations pathologiques. Par exemple, l'acarien sarcopte est l'unique cause d'une gale cutanée ; le traitement de la maladie passe par l'élimination du sarcopte. Les asticots de certaines mouches, tel le ver de Cayor *Cordylobia anthropophaga*, qui se développent aux dépens de divers tissus

de l'hôte sont la cause de ce que l'on appelle myiases ; lorsque l'asticot de stade 3 sort spontanément du tégument de son hôte vertébré (un rat, un chien, un Homme, etc.) et se laisse tomber au sol pour effectuer sa pupaison, l'infestation douloureuse accompagnée d'adénopathies satellites régresse aussitôt (voir chap. 19).

Nuisance spécifiquement liée aux substances venimeuses

En dehors des espèces hématophages et tissulaires, certains arthropodes induisent une autre forme de nuisance liée à leur appareil venimeux spécialisé. Ils relèvent de cinq groupes principaux.

Les araignées et les scolopendres injectent de la salive digestive par les forcipules (paire de crochets, modification de la première paire de pattes, située au voisinage de la cavité buccale).

Les scorpions possèdent un dernier segment abdominal avec une paire de glandes à venin. Ce segment porte un telson en forme d'aiguillon. Le venin est ordinairement un liquide neurotoxique particulièrement efficace contre les autres arthropodes qui constituent les proies habituelles des scorpions. Ces derniers se nourrissent uniquement de proies vivantes qu'ils paralysent à l'aide de leur venin pour les plus grandes, ou maintiennent solidement entre leurs pinces. Les piqûres infligées à l'Homme sont interprétées comme des actes de défense. Des espèces dangereuses sont fréquentes au Sahara. À titre d'exemple, selon les statistiques du ministère de la Santé algérien en 2006, sur 45 391 personnes piquées par des scorpions, 62 sont mortes.

Les femelles adultes d'hyménoptères comme les abeilles, guêpes, frelons, bourdons piquent avec un dard rétractile situé à l'extrémité de l'abdomen. Les piqûres d'hyménoptères causent une quinzaine de décès par an en France, qui concernent principalement des personnes allergiques (soit un nombre nettement supérieur aux décès par morsures de vipères).

De nombreux arthropodes utilisent leurs pièces buccales et leur salive pour se défendre

lorsqu'on les saisit, et infligent de douloureuses piqûres. C'est le cas d'hétéroptères comme les punaises prédatrices ou suceuses de sève.

Enfin, le dernier groupe est constitué d'insectes urticants, vésicants et allergisants. Les chenilles urticantes de papillons présentent des soies différenciées en minuscules harpons dont la cavité centrale est remplie d'un venin très allergène. La chenille processionnaire du pin présente ces caractéristiques, et son aire de distribution est actuellement en pleine expansion, notamment en Île-de-France. En Guyane française, la femelle d'un papillon de nuit, *Hylesia metabus*, possède des écailles abdominales remplies d'un venin allergène. Ces écailles se détachent en permanence, si bien que le contact avec l'insecte n'est pas nécessaire : être survolé par ce papillon suffit à déclencher des réactions cutanées. Lors des pullulations de ce papillon attiré par la lumière, en particulier par l'éclairage domestique ou public, toute activité nocturne des habitants est fortement compromise, si elle n'est pas abritée à l'intérieur des habitations.

Définition d'un arthropode vecteur

Nuisance ou pathogénie résultent de l'arthropode lui-même (ou de sa piqûre). En revanche, la notion de **vecteur** implique l'existence d'un acteur supplémentaire, qui est l'agent infectieux transmis. Le terme vecteur vient du latin *vector*, « celui qui traîne ou qui porte ». L'usage français de ce terme est originellement mathématique : segment de droite orienté dans un référentiel donné. Cet usage, qui désigne à la fois un mouvement et un point à atteindre, se retrouve bien dans l'acception biomédicale, relativement récente en français (fig. 2.5).

En biologie, il y a trois définitions qui ont cours pour les vecteurs. Le problème est qu'elles désignent des notions sensiblement différentes (encadré 2.1.). En pratique, il est indispensable de préciser la définition à laquelle on se réfère lorsque l'on utilise le terme « vecteur ». Sauf mention explicite, la deuxième définition sera acceptée dans le présent ouvrage.



Figure 2.5 – Exemple de vecteur choisi parmi les moustiques anophèles : *Anopheles gambiae*, vecteur de *Plasmodium*, agent du paludisme.

© IRD/N. Rahola

Qui est vecteur ?

On désigne par *vecteur potentiel* un vecteur putatif, voire probable. Cette dénomination se démarque de *vecteur avéré* qui implique que le statut de vecteur a été préalablement établi. Plusieurs approches sont envisageables pour attribuer ou non le statut de vecteur à une espèce d'arthropode.

Par expérimentation, dans un insectarium ou dans une enceinte confinée, on peut démontrer qu'un arthropode est un *vecteur expérimental* susceptible d'assurer la transmission d'un agent infectieux, sous telle ou telle condition environnementale, plus ou moins artificielle. Cela constitue une observation importante, mais insuffisante pour emporter la conviction que, dans les conditions naturelles, l'espèce en cause est bien *vecteur naturel*. Pour les pathogènes strictement humains, il n'est pas possible actuellement d'expérimenter, pour d'évidentes raisons éthiques. Dans certains cas, l'existence de modèles animaux comparables peut fournir des comparaisons éclairantes, mais la validité d'un modèle animal se doit d'être discutée.

Les isollements d'agents infectieux réalisés à partir d'arthropodes collectés dans la nature

Encadré 2.1. Les trois définitions d'un vecteur

1 – Une première définition inclut *tout organisme qui intervient dans la transmission d'un agent infectieux*.

Elle désigne un ensemble vaste et hétérogène incluant par exemple les cafards et les mouches transportant passivement sur leurs pattes souillées toutes sortes de bactéries, les punaises triatomés évacuant dans leurs fèces les trypanosomes agents de la maladie de Chagas et les anophèles déposant la filaire de Bancroft sur la peau de l'Homme au voisinage de la piqûre. Les hôtes intermédiaires tels que les crustacés copépodes, hôtes intermédiaires obligatoires de la filaire de Médine, agent de la dracunculose (voir chap. 26), sont aussi concernés, tout comme les mollusques, hôtes intermédiaires obligatoires de schistosomes, agents des bilharzioses.

Cette définition accepte aussi les sangsues, comme vecteurs de parasites de poissons, grenouilles ou tortues, les chiens et les chauves-souris vampires, comme vecteurs du virus de la rage qu'ils transmettent par morsure, les rats, comme vecteurs de leptospires, et même les oiseaux, comme vecteur du virus de l'influenza, agent de la grippe aviaire.

Cette définition, délibérément rassembleuse, est en partie reprise par l'OMS (2014) pour qui « les vecteurs sont des organismes vivants qui peuvent transmettre des maladies infectieuses entre Hommes, ou des animaux aux Hommes ». Pour l'OMS, les schistosomoses (ou bilharzioses) font partie des maladies à vecteurs. On notera l'approximation de langage dans cette définition où les maladies semblent pouvoir être transmises ; pourtant, il est indiscutable que c'est bien l'agent infectieux qui est transmis, et non la maladie. Mais il est vrai que l'usage admet l'appellation « maladies transmissibles » pour désigner de nombreuses maladies infectieuses.

2- Une deuxième définition, qui a notre préférence, désigne *tout arthropode qui assure la transmission active d'un agent infectieux*.

De fait, cette définition est plus restrictive que la précédente. Elle concerne les seuls insectes et acariens. La notion de transmission active impose que le vecteur, par son comportement, augmente la probabilité de rencontre entre un agent infectieux et un vertébré ; à titre d'exemple, c'est avant tout le tropisme orienté du moustique vers l'Homme, pour le piquer, qui fait du moustique un vecteur.

Cette définition accepte les pucerons comme vecteurs des très nombreux virus de plantes ; ils volent vers la plante, piquent et transmettent (HÉBRARD *et al.*, 1999).

En pratique, dans le domaine de l'entomologie médicale et vétérinaire cette définition concerne exclusivement des insectes et acariens hématophages. La transmission peut être mécanique (sans multiplication ou transformation de l'agent infectieux dans le vecteur) ou biologique (avec multiplication ou transformation de l'agent infectieux dans le vecteur). L'agent infectieux est pathogène ou non. L'inoculation de l'agent infectieux par le vecteur à l'intérieur du vertébré est une éventualité, mais n'est pas obligatoire ; d'autres modes de transmission sont possibles.

Cette définition exclut les simples souillures d'arthropodes par divers agents infectieux. Mais certains auteurs admettent comme vecteur les mouches non hématophages comme *Musca domestica* ou *M. autumnalis*, qui transportent d'un œil de bovin à l'œil d'un autre des moraxelles entraînant des kérato-conjonctivites infectieuses (voir chap. 27). Selon ces auteurs, c'est le comportement de la mouche marqué par un tropisme positif vers les yeux de vertébrés qui assure un transport actif, et ces mouches peuvent donc être considérées comme des vecteurs mécaniques.

Cette deuxième définition exclut également la plupart des hôtes intermédiaires libérant passivement dans l'environnement un agent infectieux tel que le mollusque et le crustacé cités en exemple dans la définition précédente. Mais là encore, on peut admettre des exceptions comme *M. domestica* ou encore *Stomoxys calcitrans*, hôtes intermédiaires d'*Habronema* sp. Le comportement des mouches

les amène vers les chevaux, qui les avalent et s'infectent avec ces helminthes (voir chap. 27). De même pour la fourmi, hôte intermédiaire de la douve : c'est la modification de son comportement par le parasite qui la fait se positionner en haut d'une herbe où elle sera ingérée par un mouton. Ces exemples démontrent donc que les statuts d'hôtes intermédiaires et de vecteurs ne sont pas nécessairement antinomiques.

3- Une troisième définition, à visée opérationnelle pour la lutte antivectorielle, a récemment été introduite. Elle désigne comme vecteur « tout arthropode hématophage qui assure la transmission biologique active d'un agent pathogène d'un vertébré à un autre vertébré » (FONTENILLE *et al.*, 2009 ; DUVALLET et DE GENTILE, 2012).

Cette définition impose que l'agent infectieux se développe ou se multiplie dans l'hôte vecteur. De ce fait, elle est peut-être trop restrictive, car elle exclut les organismes (même arthropodes hématophages) qui effectuent des transmissions mécaniques actives.

doivent être interprétés avec prudence. En particulier, lorsqu'il s'agit d'arthropodes hématophages, il est tout à fait normal de retrouver dans leur estomac tous les agents infectieux circulants dans le sang ou la lymphe des hôtes vertébrés. Cette présence ne peut en aucun cas constituer un argument définitif quant au statut de vecteur. En revanche, la survenue d'un développement et/ou une multiplication de l'agent infectieux constituent des arguments plus solides.

Il convient également de considérer qu'une espèce d'arthropodes peut être vecteur avéré dans une partie de son aire de distribution, et non-vecteur dans une autre. Des variations génétiques locales, à l'échelle des populations, amènent là encore à considérer la population, plus que l'espèce, comme l'échelle pertinente pour caractériser le rôle vecteur.

Au final, c'est sur un faisceau d'arguments que se construit la conviction du rôle vecteur. La transmission expérimentale apporte des éléments irremplaçables. L'isolement répété de l'agent infectieux à partir d'arthropodes collectés dans la nature en apporte d'autres. L'appréciation de l'intimité et de la fréquence des contacts entre arthropodes et hôtes vertébrés, directement liées à la biologie de l'arthropode, fournit de solides arguments complémentaires. Enfin, l'existence de vertébrés réceptifs complète l'ensemble.

Hématophagie et salive d'insectes

Les vecteurs hématophages transmettent exclusivement des « parasites » dermiques, lymphatiques ou sanguins, le derme, la lymphe et le sang représentant les seuls compartiments auxquels ils ont accès. Ainsi, les parasites intestinaux ne sont jamais transmis par l'intermédiaire d'un vecteur.

L'ingestion de sang présente bien des avantages, car l'insecte absorbe une nourriture liquide, riche en eau et en nutriments. En revanche, elle impose de nombreuses contraintes auxquelles la salive des insectes hématophages répond par trois fonctions principales : elle est anticoagulante, vasodilatatrice et anti-inflammatoire (FONTAINE *et al.*, 2011).

Il s'agit avant tout de s'opposer à la coagulation et, de fait, toutes les salives d'hématophages sont anticoagulantes. L'importance de l'enzyme salivaire aapyrase pour inhiber l'agrégation plaquettaire sanguine a été montrée chez les moustiques. Des antithrombines salivaires ont aussi été identifiées dans l'inactivation d'enzymes sanguines de coagulation.

D'autres fonctions répondent à l'impératif pour l'insecte de se gorger en un laps de temps aussi court que possible pour minimiser la vulnérabilité aux réactions de l'hôte vertébré lors de la prise de repas sanguin. Des enzymes salivaires

vasodilatatrices accroissent le flux de sang au site de piqûre, permettant ainsi de réduire la durée du repas.

Enfin, pour contrebalancer le caractère hautement immunogène de la salive, des composés immunomodulateurs tels que des antihistaminiques salivaires agissent comme anti-inflammatoires, réduisant la réaction de l'hôte à la salive et donc la probabilité que l'insecte soit détecté par l'hôte au cours du repas de sang. La réaction immune de l'hôte à la salive fait l'objet de nombreuses recherches (DOUCOURÉ *et al.*, 2014).

Ces propriétés de la salive sont cruciales chez l'hôte vertébré dans les vaisseaux sanguins et/ou dans les lésions sanglantes pratiquées par les stylets vulnérants. Mais la salive mélangée au sang à l'extrémité distale du canal salivaire joue aussi un rôle essentiel une fois ré-ingérée à l'intérieur de l'insecte. D'une part, sa fonction anticoagulante persiste pour éviter l'obstruction du canal alimentaire ou de l'œsophage pendant le repas de sang. D'autre part, sa fonction digestive se manifeste par l'activité d'enzymes salivaires digestives, permettant à l'insecte d'entreprendre la digestion du bol alimentaire, sitôt celui-ci ingéré. Le devenir de la salive est tout autant d'être injectée au point de piqûre dans le tégument du vertébré que d'être ingérée avec le sang prélevé.

La salive des vecteurs hématophages doit par ailleurs être considérée dans sa relation avec les agents infectieux, en particulier au stade où ces derniers sont infectants pour l'hôte vertébré. Cette notion résulte d'un constat simple : les agents infectieux inoculés ne sont jamais injectés seuls, mais au sein d'un milieu extérieur composé de salive. Par exemple, les virus de la dengue et de la fièvre hémorragique de Crimée-Congo, respectivement inoculés en même temps que la salive de moustiques et de tiques, et pour les *Leishmania*, agents de leishmanioses, inoculés au sein de la salive de phlébotomes. Plus généralement, c'est le cas pour les nombreux agents infectieux inoculés lors de la piqûre d'insectes ou lors de la morsure de tiques. La salive de phlébotomes est bien connue pour jouer un rôle

important dans l'établissement d'une infection par *Leishmania* (ROHOUSOVA et VOLF, 2006).

Distinction nuisant-vecteur

Lorsqu'un arthropode présente un intérêt médical et vétérinaire, dans la grande majorité des cas, il est à la fois nuisant et vecteur. Mais il arrive qu'un arthropode initialement nuisant devienne vecteur par la suite. Par exemple *Aedes albopictus*, moustique nuisant dans l'île de la Réunion, est devenu vecteur lorsque le virus du chikungunya y a été introduit. Dans cette occurrence, le moustique n'a évidemment rien perdu de son pouvoir de nuisance. Cet exemple illustre qu'un nuisant en présence d'un agent infectieux peut devenir vecteur, au moins momentanément lors d'une épidémie. En contraste, dans un petit nombre de cas, la fonction de vecteur peut s'exercer de façon inapparente, sans aucune nuisance. C'est par exemple le cas dans les borrélioses à tiques ou fièvres récurrentes, transmises nuitamment à une personne endormie par une tique molle dont la piqûre passe inaperçue, car elle est de courte durée et pratiquement indolore. Il y a donc bien là transmission vectorielle d'un agent infectieux sans nuisance par la piqûre.

La distinction entre nuisants et vecteurs a beau être fondamentale, on voit qu'elle n'est pas absolue. En France, cette distinction a pourtant des implications réglementaires, puisque le texte législatif de référence pour les vecteurs d'agents pathogènes infectant l'Homme mentionne que là où « l'existence de conditions entraînant un risque de développement de maladies humaines transmises par l'intermédiaire d'insectes et constituant une menace pour la santé de la population [...] la définition des mesures de lutte nécessaires relève de la compétence de l'État ». À l'égard des arthropodes nuisants qui ne sont pas vecteurs, la définition de la responsabilité des actions de contrôle relève d'autres réglementations désignant, selon les cas, d'autres acteurs (conseils généraux, communes, particuliers...). Sur cet aspect réglementaire, on se reportera utilement à FONTENILLE *et al.* (2009).

AGENTS INFECTIEUX TRANSMIS OU TRANSPORTÉS

Les agents infectieux, pathogènes ou non, transmis ou transportés sont des virus, des bactéries, ainsi que des eucaryotes (protozoaires ou métazoaires).

Arbovirus

Les virus transmis par vecteurs sont ordinairement des arbovirus (virus capables de se développer dans les cellules du vecteur aussi bien que dans celles du vertébré). On dénombre plus de 500 arbovirus. Ils constituent un vaste ensemble hétérogène du point de vue de leur structure, car ils appartiennent à plusieurs grandes familles virologiques. On peut citer pour l'exemple le virus amaril et le virus chikungunya, transmis à l'Homme ou à d'autres primates par des moustiques Aedini. Plus rarement, certains virus, incapables de se multiplier dans les cellules de l'insecte, sont simplement transportés par l'insecte (et ne sont donc pas des arbovirus) ; c'est le cas du virus de la myxomatose, dont la transmission entre lapins est mécanique et assurée par la piqûre de moustiques ou de puces, peut-être aussi par la morsure de tiques. On peut également mentionner le très vaste groupe des virus de plantes transmis par des vecteurs tels que les pucerons ou d'autres familles d'insectes suceurs de sève, qui ne relèvent donc pas de l'entomologie médicale mais de l'entomologie agricole.

Bactéries

Les rickettsies sont des bactéries parasites intracellulaires obligatoires (c'est-à-dire des bactéries inconnues hors de leur cellule hôte), qui parasitent le cytoplasme des cellules eucaryotes. Elles sont vectorisées par des tiques, des acariens, des poux, etc. Par exemple, *Rickettsia prowazekii*, agent du typhus exanthématique, a le pou de corps *Pediculus humanus* pour vecteur ; cette rickettsie est transmise par les déjections du pou infecté et l'inoculation à l'Homme se fait par lésion de grattage des piqûres. Les bactéries à transmission vectorielle sont également

nombreuses. Le bacille *Yersinia pestis*, agent de la peste découvert par Alexandre Yersin, est habituellement transmis à l'Homme par la piqûre de la puce du rat. *Borrelia conorii*, agent de la fièvre boutonneuse méditerranéenne, est transmis par la piqûre de la tique *Rhipicephalus sanguineus*.

Protozoaires

Les protozoaires, unicellulaires eucaryotes, ont de nombreux représentants transmis par vecteurs. C'est le cas des *Leishmania*, agents des leishmanioses, transmises par divers phlébotomes. C'est le cas aussi des trypanosomes, agents de la trypanosomose africaine ou maladie du sommeil, transmis par les mouches tsé-tsé ou glossines.

Métazoaires

Des métazoaires parasites peuvent être à transmission vectorielle. Ainsi la filaire *Onchocerca volvulus*, responsable de l'onchocercose ou cécité des rivières, est transmise par des simuliés, petit moucheron dont la femelle est hématophage.

Les organismes non concernés par la transmission vectorielle

Finalement, il n'y a guère que les algues (vertes, brunes ou bleues) et les champignons, agents des mycoses, dont la transmission ne se réalise jamais selon un mode vectoriel. Les algues, inféodées au milieu aquatique, peuvent aisément avoir un stade libre dans l'eau et ainsi se dispenser de stade de résistance à la sécheresse. À l'inverse, il semble imaginable que certaines endomycoses, se développant notamment chez les insectes ou les tétrapodes, soient transmises par des vecteurs capables d'inoculer ces agents infectieux très répandus. À notre connaissance, il n'en est rien ; il n'y a pas de transmission vectorisée de mycose animale. Est-ce en lien avec le stade de résistance (la spore) que ces derniers ont développé, leur permettant de supporter momentanément un environnement défavorable ?

Agents infectieux et zoonoses

Certains agents infectieux infectent seulement l'Homme ; d'autres, seulement les animaux ; d'autres enfin, Homme et animaux. Dans ce dernier cas, l'agent infectieux est dit zoonotique.

Une zoonose est une infection ou infestation naturellement transmissible de l'animal à l'Homme et vice versa. Le tableau 2.2 présente les principaux agents infectieux vectorisés et précise la part des zoonoses dans les principales maladies à transmission vectorielle.

Tableau 2.2 – Principales maladies à transmission vectorielle.

Nature de l'agent infectieux	Agent infectieux	Maladie à transmission vectorielle	Maladie humaine, animale ou zoonose	Vecteur	Zone géographique
Arbovirus	CCHF virus, famille Bunyaviridae, genre <i>Nairovirus</i>	Fièvre hémorragique de Crimée-Congo	Zoonose (mammifères, oiseaux)	Tiques	Europe du Nord, Afrique subsaharienne, Asie
Arbovirus	West Nile virus, Flaviviridae, <i>Flavivirus</i>	Infection à virus du Nil occidental	Zoonose (oiseaux)	Moustiques (<i>Culex</i>)	Europe du Sud, Afrique du Nord et subsaharienne, Amérique du Nord et latine
Arbovirus	Toscana virus, Bunyaviridae, <i>Phlebovirus</i>	Infection à virus Toscana	Homme	Phlébotomes (<i>Phlebotomus</i>)	Europe du Sud, Afrique du Nord
Arbovirus	Chikungunya virus, Togaviridae, <i>Alphavirus</i>	Infection à virus Chikungunya	Homme	Moustiques (<i>Aedes</i>)	Europe du Sud, Afrique subsaharienne, Asie, sud-ouest de l'océan Indien, Océanie
Arbovirus	Dengue virus, Flaviviridae, <i>Flavivirus</i>	Dengue	Homme	Moustiques (<i>Aedes</i>)	Europe du Sud, Afrique subsaharienne, sud-ouest de l'océan Indien, Asie, Océanie, Amérique du Nord et latine
Arbovirus	Virus amaril, Flaviviridae, <i>Flavivirus</i>	Fièvre jaune	Zoonose (primates)	Moustiques (<i>Aedes</i>)	Afrique subsaharienne Amérique latine
Arbovirus	Rift Valley virus, Bunyaviridae, <i>Phlebovirus</i>	Fièvre de la Vallée du Rift	Zoonose (ruminants)	Moustiques	Afrique subsaharienne sud-ouest de l'océan Indien
Arbovirus	TBEV (Tick Borne Encephalitis Virus) sous-type de l'Ouest, Flaviviridae, <i>Flavivirus</i>	Encéphalite européenne à tiques	Zoonose (ongulés)	Tiques Ixodidae (<i>Ixodes</i>)	Europe du Nord

Nature de l'agent infectieux	Agent infectieux	Maladie à transmission vectorielle	Maladie humaine, animale ou zoonose	Vecteur	Zone géographique
Arbovirus	TBEV (Tick Borne Encephalitis Virus) sous-type de l'Est, Flaviviridae, <i>Flavivirus</i>	Encéphalite asiatique à tiques	Zoonose (ongulés)	Tiques, Ixodidae (<i>Ixodes persulcatus</i>)	Asie
Arbovirus	Virus de l'encéphalite japonaise, Flaviviridae, <i>Flavivirus</i>	Encéphalite japonaise	Zoonose	Moustiques Culicinae (<i>Culex tritaeniorhynchus</i>)	Asie, Océanie
Arbovirus	Ross River Virus, Togaviridae, <i>Alphavirus</i>	Ross River Fever	Zoonose (marsupiaux)	Moustiques (<i>Culex</i> et <i>Aedes</i>)	Océanie
Arbovirus	Virus de la PPA, Asfarviridae, <i>Asfivirus</i>	Peste porcine africaine	Animal (Suidae)	Tiques Argasidae <i>Ornithodoros</i>	Afrique subsaharienne, Sardaigne
Arbovirus	Virus de la fièvre catarrhale, famille des Reoviridae, genre <i>Orbivirus</i>	Fièvre catarrhale (Bluetongue disease)	Animal (ongulés)	Ceratopogonidae <i>Culicoides</i>	Afrique du Nord et subsaharienne, Europe
Virus	Virus de la myxomatose, Poxviridae, <i>Leporipoxvirus</i>	Myxomatose	Animal (lagomorphes)	Moustiques, puces, similies, tiques	Europe, Afrique du Nord et subsaharienne, Amérique
Bactérie	<i>Borrelia burgdorferi</i>	Borréliose de Lyme	Zoonose (ongulés)	Tiques Ixodidae	Europe du Nord et du Sud, Afrique du Nord, Amérique du Nord
Bactérie	<i>Bartonella</i> spp.	Bartonellose	Zoonose (mammifères, chat, rat)	Variable selon l'espèce de <i>Bartonella</i> : puces, tiques, phlébotome <i>Lutzomyia</i>	Europe du Nord et du Sud, Afrique du Nord et subsaharienne
Bactérie	<i>Coxiella burnetii</i>	Fièvre Q	Zoonose (ongulés, chats, chiens, pigeons)	Tiques Argasidae	Europe du Nord et du Sud, Afrique du Nord, Afrique subsaharienne
Bactérie	<i>Rickettsia conorii</i>	Fièvre boutonneuse méditerranéenne	Zoonose	Tiques Ixodidae <i>Rhipicephalus sanguineus</i>	Europe du Sud, Afrique du Nord
Bactérie	<i>Rickettsia typhi</i>	Typhus murin	Zoonose	Puce du rat <i>Xenopsylla cheopis</i>	Afrique du Nord et subsaharienne, Asie, Amérique latine

Nature de l'agent infectieux	Agent infectieux	Maladie à transmission vectorielle	Maladie humaine, animale ou zoonose	Vecteur	Zone géographique
Bactérie	<i>Rickettsia prowazekii</i>	Typhus exanthématique	Zoonose	Poux	Afrique du Nord et subsaharienne, Amérique latine
Bactérie	<i>Orientia tsutsugamushi</i>	Typhus des broussailles (Scrub typhus)	Zoonose	Acarie, aoûtat	Asie
Bactérie	<i>Yersinia pestis</i>	Peste	Zoonose	Puce du rat	Afrique du Nord et subsaharienne, sud-ouest de l'océan Indien, Asie, Amérique du Nord et latine
Bactérie	<i>Borellia</i> spp	Fièvre récurrente à tiques	Zoonose (rongeur)	Tiques Argasidae <i>Ornithodoros</i>	Afrique du Nord et subsaharienne Europe du Sud
Bactérie	<i>Rickettsia africae</i>	Fièvre africaine à tiques	Zoonose	Tiques Ixodidae <i>Amblyomma</i>	Afrique subsaharienne, Guadeloupe
Bactérie	<i>Rickettsia rickettsii</i>	Fièvre pourprée des montagnes Rocheuses	Zoonose <i>Dermacentor</i>	Tiques Ixodidae	Amérique du Nord
Bactérie	<i>Ehrlichia</i> spp.	Ehrlichiose	Zoonose	Ixodidae	Amérique du Nord
Bactérie	<i>Bartonella bacilliformis</i>	Fièvre d'Oroya (maladie de Carrion)	Zoonose (primates)	Psychodidae Phlebotominae	Amérique latine
Bactérie	<i>Ehrlichia ruminantium</i>	Cowdriose	Animal (ruminants)	Tiques Ixodidae	Afrique du Nord et subsaharienne
Bactérie	<i>Brucella</i> spp.	Brucellose	Zoonose		
Bactérie	<i>Bartonella henselae</i>	Maladie des griffes du chat (ou lympho-réticulose bénigne d'inoculation)	Zoonose	Puce du chat <i>Ctenocephalides felis</i>	Partout
Bactérie	<i>Borrelia anserina</i>	Spirochétose aviaire	Animal (volaille)	Tiques Argasidae, <i>Argas</i> et <i>Ornithodoros</i>	Partout, surtout zones tropicales et subtropicales
Bactérie	<i>Theileria equi</i>	Fièvre biliaire, piroplasmose équine	Animal (équidés, ruminants, chien)	Tiques Ixodidae	Europe du Sud, Amérique centrale et Sud, Asie
Bactérie	<i>Theileria annulata</i>	Fièvre de la côte méditerranéenne, fièvre égyptienne	Animal (ruminants, chien)	Tiques Ixodidae	Europe du Sud, Afrique du Nord, Moyen-Orient, Asie

Nature de l'agent infectieux	Agent infectieux	Maladie à transmission vectorielle	Maladie humaine, animale ou zoonose	Vecteur	Zone géographique
Protozoose	<i>Babesia</i> spp.	Babésiose	Zoonose	Tiques <i>Ixodes</i>	Europe du Nord, Amérique du Nord
Protozoose	<i>Leishmania</i> spp.	Leishmanioses	Zoonose	Phlébotominae	Europe du Sud, Afrique du Nord, Asie, Amérique latine
Protozoose	<i>Plasmodium</i> spp.	Paludisme	Homme	Moustiques Anophelinae	Afrique subsaharienne, sud-ouest de l'océan Indien, Asie, Océanie, Amérique latine
Protozoose	<i>Plasmodium</i> spp.	Paludisme aviaire	Animal (oiseaux)	Moustiques Culicinae	Tous continents sauf Antarctique
Protozoose	<i>Haemoproteus</i> spp.	Haemoprotéose	Animal (oiseaux, reptiles, amphibiens)	Diptères hématophages	Tous continents sauf Antarctique
Protozoose	<i>Leucocytozoon</i> spp.	Leucocytozoonose	Animal (oiseaux)	Simuliidae	Tous continents sauf Antarctique
Protozoose	<i>Trypanosoma brucei</i>	Trypanosomose humaine africaine (maladie du sommeil)	Homme	Mouches tsé-tsé	Afrique subsaharienne
Protozoose	<i>Trypanosoma cruzi</i>	Trypanosomose humaine américaine (maladie de Chagas)	Zoonose	Punaises Reduviidae	Amérique latine
Helminthose	<i>Wuchereria bancrofti</i>	Filariose lymphatique	Homme	Moustiques	Afrique subsaharienne, sud-ouest de l'océan Indien, Asie, Océanie
Helminthose	<i>Loa loa</i>	Loase	Zoonose	Tabanidae <i>Chrysops</i>	Afrique subsaharienne
Helminthose	<i>Onchocerca volvulus</i>	Onchocercose	Homme	Simuliidae	Afrique subsaharienne
Helminthose	<i>Mansonella</i> sp.	Filariose des séreuses (Mansellose)	Homme	Ceratopogonidae <i>Culicoides</i>	Afrique subsaharienne, Amérique latine

Les agents infectieux ne doivent pas être confondus avec la microfaune associée, omniprésente chez les Hexapodes, notamment les *Wolbachia*, alpha protéobactéries intracellu-

lares à transmission maternelle, qui peuvent perturber la diagnose spécifique basée uniquement sur l'analyse biochimique des séquences nucléotidiques mitochondriales.

TRANSMISSION VECTORIELLE

Au regard des enjeux en santé publique, les vecteurs dominent toute l'entomologie médicale.

Dans la majorité des cas, la présence de l'arthropode dans le cycle de l'agent infectieux est obligatoire. Par exemple les *Plasmodium*, agent du paludisme, sont transmis par la piqûre d'un moustique femelle Anophelinae ou Culicinae, selon l'espèce plasmodiale. Là où il n'y a pas de vecteurs, par exemple en Nouvelle-Calédonie ou aux Seychelles, où les moustiques anophèles sont absents, il n'y a pas de transmission de *Plasmodium* à l'Homme et donc pas de paludisme autochtone. Cependant, la transmission transfusionnelle de *Plasmodium* due à du sang infecté est possible. Elle ne fonctionne pas selon un mode naturel mais n'en constitue pas moins une lourde préoccupation des centres de transfusion sanguine.

À l'inverse, la transmission vectorielle peut être effective sans être obligatoire. C'est le cas par exemple dans l'encéphalite européenne à tiques, grave maladie due à un arbovirus, qui sévit principalement en Europe de l'Est jusqu'à l'est de la France. Le vecteur est une tique du genre *Ixodes*. Le réservoir du virus est constitué de nombreux animaux, dont les rongeurs et les oiseaux. Le bétail est aussi réceptif, et le virus survit longtemps dans le lait des animaux domestiques. Au final, il existe deux modalités de passage du virus à l'Homme : une transmission vectorielle par piqûre de la tique et une transmission orale par ingestion de lait non pasteurisé.

Il existe deux modes de transmission vectorielle, mécanique ou biologique. La transmission mécanique est la plus simple.

Mécanismes de la transmission mécanique

Dans le cas de transmission mécanique, l'agent infectieux ni ne se multiplie ni ne se différencie au contact du vecteur. Celui-ci est alors un simple transporteur actif, rentrant au minimum deux fois en contact avec des vertébrés différents. Le

plus souvent, ces contacts sont des repas sanguins interrompus. La transmission mécanique nécessite évidemment que le délai entre les deux repas de sang, le premier avec le vertébré infecté et le second avec le vertébré réceptif, soit court, en tout cas plus court que la survie de l'agent infectieux pendant ce laps de temps. Deux voies sont possibles. La première passe par une souillure externe des pièces vulnérantes. Dans ce cas, le vecteur fonctionne comme une aiguille contaminée. La seconde passe par une régurgitation partielle du repas de sang précédent. Dans ce cas, le vecteur fonctionne comme une seringue contaminée. Ce mécanisme est utilisé par les mouches stomoxes ; leur jabot permet la conservation du sang dans un environnement favorable à la survie des pathogènes, autorisant ainsi une transmission retardée (BALDACCHINO *et al.*, 2013). Les stomoxes ainsi que les Tabanidae sont responsables de nombreuses transmissions mécaniques (voir chap. 16 et 18).

Mécanismes de la transmission biologique

L'incubation extrinsèque

Sur le plan fonctionnel, la transmission vectorielle biologique procède en trois phases : infection du vecteur, transformation-multiplication, sortie de l'agent.

L'infection du vecteur à partir d'un vertébré infectant se réalise toujours à l'occasion d'un repas de sang. Le caractère constant de cette voie d'infection est à souligner, tant il est rare que la nature ne fasse pas preuve d'imagination (voir *infra* les transmissions non vectorielles qui aboutissent par d'autres voies à l'infection d'un vecteur). L'agent infectieux est ingéré avec le sang ou la lymphe et se retrouve dans la lumière de l'estomac du vecteur.

La transformation et/ou la multiplication de l'agent infectieux procède souvent de façon fort complexe et selon un grand nombre de voies, variables suivant les vecteurs et les agents infectieux. En règle générale, les virus, bactéries et protozoaires se multiplient abondamment dans le vecteur, parfois dans la lumière du tube digestif,

parfois dans la cavité générale ou dans divers organes, et finissent souvent par coloniser les glandes salivaires. Les métazoaires procèdent davantage par transformation (différenciation) que par multiplication.

Enfin, la troisième phase débute lorsque le vecteur est devenu infectant, correspondant à *la sortie de l'agent infectieux hors du vecteur*, prélude à l'infection d'un vertébré. Cette sortie du vecteur procède, là encore, selon des modalités très variées. À titre d'exemple, elle peut se faire par la salive (arbovirus, *Rickettsia* transmises par acariens, *Plasmodium* transmis par moustiques, *Trypanosoma* transmis par les mouches tsé-tsé), par régurgitation du bol alimentaire (*Leishmania*, bacille de la peste), par libération du parasite sur la peau (filaires), par les déjections (trypanosomes postérogrades tels que *T. cruzi*, *Rickettsia* transmises par les poux et les puces), par le liquide coxal (liquide sécrété par des glandes situées sur les coxa des pattes antérieures des tiques Argasidae et émis au moment de la piqûre ou peu après), par écrasement (quelques *Rickettsia* piégées dans la cavité générale des poux) ou par ingestion de l'hôte intermédiaire (puces infectées par des cestodes).

L'ensemble de ces trois phases qui se déroulent à l'intérieur du vecteur est désigné par les expressions *incubation extrinsèque* ou *phase prépatente*, correspondant à la période entre le repas de sang (infection du vecteur) et le moment où le pathogène peut être transmis (suite à sa multiplication ou à ses transformations obligatoires). Un point essentiel est que l'accomplissement de ces trois phases, et principalement de la deuxième phase, prend du temps : ordinairement 6 à 15 jours selon les parasites et les conditions écologiques, au premier rang desquelles la température. Il en résulte que la compétence vectorielle d'un vecteur donné sera bien différente selon qu'il s'infecte uniquement à l'âge adulte, comme le taon *Chrysops* vecteur de la filaire *Loa loa*, ou qu'il s'infecte dès le premier stade larvaire, comme le triatome vecteur de *T. cruzi*, hématophage à tous les stades du développement.

Le concept d'hôte-vecteur

On constate à l'évidence que l'arthropode commence par être infecté avant de devenir infectant. Il en résulte sur le plan parasitologique que l'arthropode doit d'abord être hôte de l'agent infectieux avant d'en être le vecteur. Ce concept d'hôte-vecteur est maintenant admis en parasitologie, mais il est relativement récent. Auparavant, l'hôte s'entendait dans un sens quasi synonyme de vertébré ; on était soit hôte, soit vecteur. Le fait de considérer maintenant l'hôte-vecteur et l'hôte-vertébré résulte de la simple acceptation de la définition d'un hôte, celui qui héberge. Les vecteurs biologiques, à cause du caractère interne de leur infection, sont toujours hôtes. Pour les vecteurs mécaniques, lorsque l'agent infectieux reste externe, le statut d'« hôte » peut se discuter.

Le concept de vecteur-réservoir

Une autre notion qui a également beaucoup évolué dans son usage est celle de réservoir. Auparavant, la notion de réservoir s'opposait à celle de vecteur, si bien qu'on était soit vecteur (arthropode), soit réservoir (vertébré). C'est en 1976 que l'équipe de collaborateurs conduite par Max Germain introduisit le vocable de « vecteur-réservoir » en conclusion à leur recherche sur les mécanismes de maintien du virus amaril, agent de la fièvre jaune en Afrique (GERMAIN *et al.*, 1981). La circulation selvatique virale alterne entre primates (essentiellement simiens) et moustiques Aedini. En comparant les rôles relatifs de ces deux acteurs, il ressort que les primates ont une virémie de quelques jours alors que les moustiques restent infectants toute leur vie (plusieurs semaines, voire plusieurs mois) et peuvent transmettre le virus à leur descendance par transmission verticale. C'est donc le vecteur, beaucoup plus que le vertébré, qui assure le rôle de réservoir. Depuis, ce concept de vecteur-réservoir a été élargi pour de nombreux autres couples de vecteurs et d'agents infectieux. Ainsi la tique *Dermacentor andersoni* est particulièrement performante comme réservoir de la rickettsie *Rickettsia peacockii*, puisque

le taux minimal de transmission transovarienne a été estimé à 73 % sur la descendance de tiques femelles récoltées naturellement infectées dans l'état du Montana (NIEBYLSKI *et al.*, 1999).

Transmissions non vectorielles

La transmission vectorielle (biologique ou mécanique) doit être distinguée des transmissions non vectorielles d'agents infectieux entre arthropodes, c'est-à-dire d'arthropodes à arthropodes, dont les principales sont citées ci-dessous.

La transmission verticale désigne la transmission d'un agent infectieux par un arthropode femelle infecté à sa descendance. La transmission verticale est très fréquente, par exemple chez les tiques et dans une moindre mesure chez certains moustiques. Elle concerne principalement les virus et bactéries, exceptionnellement les protozoaires (*Babesia* et *Neospora* chez les tiques Ixodidae) et jamais les métazoaires. La transmission transovarienne en constitue un cas particulier ; elle implique que le passage de l'agent infectieux se fasse à l'intérieur de l'ovaire lors de l'ovogenèse. Si la transmission intervient alors que l'œuf est en transit dans l'oviducte, ou au moment de la ponte, la transmission verticale n'est plus transovarienne.

La transmission transstadiale implique un stade donné et le stade successif du même arthropode. Ce mode de transmission est quasiment la règle pour les arthropodes hématophages à tous les stades (punaises, tiques). Elle fonctionne aussi, à l'évidence, lorsqu'il y a transmission verticale chez les moustiques.

La transmission par co-repas ou co-engorgement concerne les vecteurs se gorgeant en groupe en même temps sur le même hôte, et très proches les uns des autres. L'infection d'un vecteur porteur d'un agent pathogène passe aux vecteurs voisins sans nécessairement infecter l'hôte vertébré. Ce type de transmission est observé par exemple chez les tiques avec le virus de l'encéphalite à tiques et les spirochètes de la borréliose de Lyme. On a considéré dans le

passé que ce type de transmission était propre aux tiques, mais il est possible que les simulies s'infectent par co-repas avec le virus de la stomatite vésiculeuse du bétail (voir chap. 13).

La transmission sexuelle s'effectue d'un sexe à l'autre lors du contact des sexes pour l'accouplement. La transmission vénérienne en constitue un cas particulier. C'est ordinairement le mâle qui transmet l'infection à la femelle, cas des *Borellia* et du virus de la peste porcine africaine chez les tiques ornithodores, et du virus La Crosse chez les moustiques.

Un autre mode de transmission non vectorielle à un vertébré est illustré par l'intervention d'un stade libre et mobile comme c'est le cas de la cercaire aquatique de *Schistosoma* qui pénètre dans le corps humain à travers la peau, par effraction et de façon autonome, pendant une baignade.

NOTIONS D'ÉPIDÉMIOLOGIE

L'épidémiologie est l'étude des facteurs influant sur la santé et les maladies des populations. Les concepts de l'épidémiologie appliqués aux maladies infectieuses restent valables pour les maladies concernées par l'entomologie médicale et vétérinaire. Des spécificités découlent toutefois de la dimension vectorielle. Le vecteur impliqué est bien évidemment l'un des facteurs primordiaux influant sur la répartition, la fréquence, voire sur la gravité des états pathologiques.

La triade vectorielle et le système vectoriel

La triade vectorielle est constituée de trois acteurs biologiques : l'agent infectieux, son (ses) vecteur(s), son (ses) hôte(s) vertébré(s). Cette triade s'inscrit dans un environnement dont la prise en compte définit un système vectoriel. Un système vectoriel est donc défini par une triade particulière et par les interrelations entre les trois acteurs de la triade, fonctionnant dans un environnement particulier (fig. 2.6).

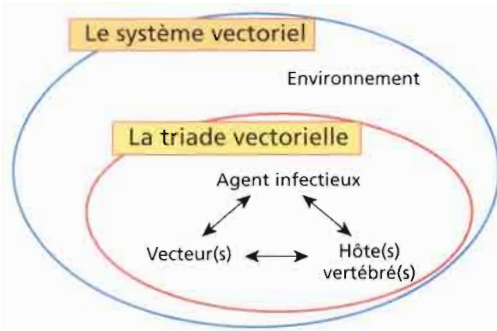


Figure 2.6 – Le concept de système vectoriel englobe la triade vectorielle et l'environnement.

Facteurs environnementaux

Les facteurs de l'environnement interviennent puissamment sur le système selon des modalités très diverses. L'environnement se modifie sans cesse sous l'effet de diverses causes : l'Homme et ses activités en constituent les principales (RODHAIN, 2008). Directement ou indirectement, la biosphère est profondément transformée (démographie galopante et/ou densification de la population, évolution des pratiques de l'agriculture et de l'élevage, assèchement des zones humides, aménagements hydro-agricoles, déforestation, reboisement, évolution du climat). On peut aussi présager que les changements climatiques globaux vont rapidement avoir un impact significatif sur la dynamique des infections à transmission vectorielle (modifications des aires d'endémie et d'épidémie, modifications des saisons de transmission, modifications des intensités de transmission et donc des risques d'infection). D'ores et déjà, on suspecte ces changements climatiques de modifier la distribution des vecteurs, leur capacité vectorielle et leur contact avec les parasites et les hôtes.

Au-delà de ces changements, il faut aussi être conscient que c'est parfois notre connaissance des phénomènes qui progresse. Ainsi, pour des générations de médecins et de vétérinaires, la maladie de la griffe du chat, due à *Bartonella henselae*, était connue pour être exclusivement transmise à l'Homme par les griffes du chat.

Celui-ci est fréquemment bactériémique asymptomatique. Les puces du chat se contaminent par repas de sang et assurent la transmission entre chats via leurs déjections qui contaminent le pelage et les griffes. Mais COTTÉ *et al.* (2008) ont démontré la réalité de la transmission vectorielle de *B. henselae* par la tique *Ixodes ricinus*. En plus de la transmission directe à l'Homme par griffade, il convient de considérer désormais la transmission vectorielle par tiques, ce qui rajoute *B. henselae* à la liste des agents infectieux à transmission vectorielle.

Populations naturelles

Cette influence de l'environnement amène à prendre en compte la dimension locale, qui est celle des populations et non des espèces. C'est en effet au niveau des populations naturelles que tout se joue : populations de l'agent infectieux, populations de son (ses) vecteur(s), populations de son (ses) hôte(s) vertébré(s).

Les conditions requises

Pour qu'un cycle vertébré (Homme)/parasite/vecteur s'établisse, il faut la réunion de plusieurs conditions :

- la *densité humaine* doit être suffisante, tant pour la fraction infectée (assurant ordinairement le rôle de réservoir de parasites) que pour la fraction susceptible (au-dessus d'un seuil autorisant de nouvelles infections) ;
- les vecteurs doivent être en *fréquent contact* avec l'Homme pour leur repas de sang. Cette aptitude à prendre un repas de sang sur l'Homme est appelée *anthropophilie*. Un repas de sang sur l'animal sera quant à lui appelé *zoophilie*. Les vecteurs doivent être infectants au moment de la piqûre, et donc bénéficier d'une *longévité* suffisante en relation avec la durée de la phase extrinsèque du parasite. La *densité des vecteurs* doit également être suffisante ;
- les relations entre le vecteur et le parasite doivent s'exprimer dans le cadre général d'une bonne *compétence vectorielle*. En d'autres termes, le vecteur doit présenter une aptitude à ingérer, développer et transmettre le parasite ;

– enfin, les *conditions écologiques* doivent être adéquates, favorisant la survie des hôtes vertébrés et vecteurs, et permettant la réalisation de la phase extrinsèque du parasite, ordinairement conditionnée par des exigences maximales et minimales de température.

L'ensemble de ces paramètres se combine dans la capacité vectorielle.

Compétence vectorielle

La compétence vectorielle, telle que définie par DYE (1992) et LORD *et al.* (1996), désigne la « faculté du vecteur à s'infecter après ingestion du repas de sang infecté, puis à assurer le développement du pathogène et enfin à transmettre le pathogène au vertébré par une piqûre ». En d'autres termes, la compétence vectorielle mesure le niveau de coadaptation pathogène/vecteur invertébré, et dépend essentiellement de facteurs génétiques. À titre d'exemples, *An. gambiae* a une compétence vectorielle nulle pour le virus chikungunya. *Aedes albopictus* avait une compétence vectorielle médiocre pour le virus chikungunya jusqu'au moment où a été sélectionné un virus ayant une mutation d'un gène d'une protéine virale impliquée dans l'attachement du virus à l'épithélium digestif du moustique. La compétence vectorielle d'*Ae. albopictus* est dès lors devenue bonne pour le virus chikungunya muté (VAZEILLE *et al.*, 2007). L'épidémie de chikungunya de 2005-2006 sur l'île de la Réunion en est une conséquence. La compétence vectorielle est donc une variable quantitative.

Capacité vectorielle

Cette notion est prise en compte dans le concept plus général de capacité vectorielle. Sa définition mathématique a été formalisée par GARRET-JONES (1964) à partir des paramètres de MACDONALD (1957). La capacité vectorielle exprime le potentiel de transmission d'une population d'un vecteur. Elle dépend de facteurs liés au vecteur, à l'agent infectieux et à l'environnement : densité de population du vecteur, fréquence du contact vecteur-hôte vertébré, sur-

vie du vecteur et durée du développement extrinsèque. La capacité vectorielle désigne le nombre moyen de piqûres qu'un vecteur ayant piqué un vertébré infectant inflige pendant le reste de sa vie, une fois achevée la phase d'incubation extrinsèque. En d'autres termes, la capacité vectorielle évalue le nombre de piqûres potentiellement infectantes qu'un individu peut générer, par l'intermédiaire de la population vectrice, par unité de temps. Elle constitue donc l'un des indicateurs du nombre potentiel de cas de la maladie (même en l'absence de l'agent infectieux considéré).

Cette approche explique pourquoi la transmission du paludisme humain en Afrique est très supérieure à celle observée dans le reste du monde. Les vecteurs africains en sont responsables ; ils sont extrêmement efficaces. Leur longévité est très importante, leur anthropophilie aussi, leur cycle gonotrophique est court, leur densité est élevée. Il en résulte que leur capacité vectorielle est très élevée (CARNEVALE *et al.*, 2009).

Les différentes populations qui représentent l'espèce n'ont pas nécessairement la même compétence vectorielle vis-à-vis d'un agent infectieux. Cela signifie notamment qu'un résultat établi en un lieu n'est pas toujours valide en un autre où la population de vecteur diffère. Il en va de même pour l'hôte vertébré.

ENTOMOLOGIE MÉDICO-LÉGALE

L'organisme humain, une fois mort, constitue une énorme réserve en nutriments pour un grand nombre d'organismes, en particulier des bactéries et des insectes nécrophages. Ces derniers utilisent le cadavre pour se nourrir, ou pour nourrir leur progéniture (fig. 2.7).

On dénombre sur le cadavre en décomposition sept ou huit escouades d'insectes qui se succèdent, parfois en se chevauchant, dans un ordre précis. Des mouches Calliphoridae et Muscidae arrivent quelques heures à peine après la mort, et à 20 °C les œufs pondus se développent en adultes en deux semaines. La deuxième escouade composée de mouches Sarcophagidae arrive



Figure 2.7 – Coléoptères nécrophages, sous un cadavre de taupe (cadavre retiré).

© IRD/V. Robert

après un mois, attirée par la décomposition des matières fécales, et disparaît au sixième mois. La troisième, composée de coléoptères Dermestidae et de lépidoptères Tineidae, arrive entre le troisième et le neuvième mois, attirée par l'odeur de graisse rance. Ces trois premières escouades sont les seules à permettre avec une certaine précision la datation du décès. Les escouades suivantes sont composées d'autres diptères et de coléoptères Silphidae attirés par l'odeur de l'ammoniac. À la fin du processus de dégradation, après trois ans ou plus, lorsque le corps n'est plus que poussières sèches, les dernières escouades impliquent de nombreux insectes et arthropodes tels qu'hyménoptères Formicidae, acariens et collemboles. Ce sont des opportunistes plus que des nécrophages stricts.

La faune des cadavres et sa phénologie dépendent de nombreux facteurs. En particulier, l'environnement du cadavre, à l'air libre, enterré ou immergé. La nature du sol, la taille du cadavre ainsi que les conditions de température et d'hygrométrie sont également importantes.

L'entomologie médico-légale recueille sur le cadavre et à proximité tous les éléments entomologiques ayant pour finalité : 1) d'évaluer la durée de la période post-mortem – ce qui revient

à indiquer la date du décès – ; 2) d'estimer le lieu du décès en précisant si le cadavre a bien été observé sur la scène du décès ou s'il a été déplacé post mortem. Pour cela, la distribution géographique restreinte de certaines espèces d'arthropodes, voire leur endémisme, apporte de précieuses informations (BYRD et CASTNER, 2010 ; CHARABIDZE, 2012).

L'entomotoxicologie est une branche de l'entomologie médico-légale. Elle analyse les composés toxiques présents dans les arthropodes (principalement les mouches et les coléoptères) nécrophages. Cela permet de déduire l'existence de toxines dans le cadavre au moment du décès, alors que de telles investigations sont impossibles sur des cadavres très décomposés et sur les fluides exsudés. Ces investigations ont pu aider à préciser la date du décès.

ENTOMOPHOBIE - SYNDROME D'EKBOM

La peur des arthropodes

L'entomophobie et l'arachnophobie font référence à une peur inhabituelle et irraisonnée pour divers arthropodes. Après les serpents, il semble que les araignées forment le groupe le plus redouté du règne animal. La très vaste majorité des Hommes a appris à gérer ces peurs de façon pragmatique. Mais certains cèdent à la panique, qui va jusqu'à occasionner plusieurs fois chaque année des accidents fatals, en particulier alors qu'ils sont au volant d'un véhicule.

Le syndrome d'Ekbom

Certaines personnes rapportent de façon compulsive leurs problèmes dermatologiques persistants attribués à des insectes invisibles. Ce tableau a été décrit en 1938 comme syndrome par un neurologue suédois, le Dr Ekbom. Le délire psychotique apparaît à l'âge adulte, principalement chez la femme âgée. Il est centré sur la conviction d'être infesté par des parasites corporels (en anglais *delusional parasitosis*). Les sensations de démangeaisons ou de fourmillements superficiels sont ressenties avec une

acuité extrême et attribuées à des petites bêtes qui piquent. La détresse est clairement exprimée dans le discours mais ne laisse pas pour autant place à l'abattement ou à la résignation. Au contraire, elle se traduit par une impressionnante dépense d'énergie pour convaincre en apportant des éléments de preuves qui s'avèrent souvent être des morceaux d'insectes inoffensifs et présents dans toutes les maisons (mouches domestiques, poissons d'argent, moucheron *Psychodidae*), quand ce ne sont pas des amas de poussières, des bouloches de tissu, des graines, etc. (encadré 2.2.). Un autre aspect particulier et d'ailleurs troublant de ces personnes est qu'elles se comportent de façon cohérente dans tous les autres aspects de la vie courante. Leurs tentatives pour détruire les insectes les amènent à contacter de nombreux professionnels, y compris des entreprises de désinsectisation, bien incapables de résoudre ce genre de désordre.

Encadré 2.2. Extrait de Peggy Hesketh, Folie à deux.

In : Elizabeth George présente Mortels péchés (recueil de nouvelles), Presses de la cité, 2009.

« D'après tante Maud, tante Daphné se plaignait que sa chambre était envahie par des insectes invisibles. Au point qu'elle avait pris l'habitude de dormir sur sa commode. Elle était convaincue que des parasites montaient par les plinthes dans sa chambre, et qu'ils avaient réussi à s'insinuer dans son lit. Pendant trois mois d'affilée, elle avait tout enlevé, les draps, les couvertures de son lit, et les avait fait bouillir et rebouillir. Elle avait scotché les interstices entre le parquet et les murs de sa chambre. Elle avait vaporisé tous les insecticides connus de l'humanité, et elle avait acheté un nouveau matelas, un nouveau sommier, mais les insectes ne la laissaient pas en paix.

“Cette femme est folle, avait décrété ma tante Maud, la première fois qu'elle avait parlé du problème. Elle dit qu'il en sort de son tube de dentifrice.” »

Dans de telles occurrences, l'enjeu est évidemment de bien séparer, d'une part, une nuisance atypique et bien réelle qui peut être due à de très nombreux arthropodes, nuisance qu'il convient d'identifier à travers un processus d'enquête (interrogatoire(s), visite(s) de terrain, pose de piège, etc.) puis de traiter avec des compétences d'entomologiste et, d'autre part, une illusion de nuisance qu'il convient là aussi d'identifier puis de prendre en charge avec des compétences de dermatologue et de psychiatre.

REMARQUES CONCLUSIVES

Dans le domaine des inter-relations entre les êtres vivants, les aspects de transmission par vecteur jouent un rôle important et occupent une place transversale reliant toutes les grandes catégories des règnes du vivant (virus, bactéries, protozoaires et métazoaires). Dans cette diversité, la nature démontre qu'elle est souvent plus imaginative que les concepts rigides élaborés par l'esprit humain dans un souci de classer. De surcroît, cette biodiversité est elle-même changeante, la distribution des espèces vectrices varie (certaines disparaissent, d'autres sont invasives), la structure génétique des agents infectieux se modifie (en particulier celle des virus), les comportements et pratiques des hôtes changent (comme l'Homme au cours des dernières générations... et des prochaines !). Dans la biosphère, qui recoupe largement ce que l'on appelle maintenant « environnement », il est bien difficile de dégager des constantes.

RÉFÉRENCES

- Baldacchino, F., Muenworn, V., Desquesnes, M., Desoli, F., Charoenviriyaphap, T., Duvallet, G., 2013. Transmission of pathogens by *Stomoxys* flies (Diptera, Muscidae): a review. *Parasite*, 20 : 26.
- Byrd, J.H., Castner, J.L. Eds, 2010. *Forensic entomology. The utility of arthropods in legal investigations*. CRC Press, Boca Raton, FL. 681 p.
- Carnevale, P., Robert, V., Manguin, S., Corbel, V., Fontenille, D., Garros, C., Rogier, C., 2009. *Les anophèles. Biologie, transmission du Plasmodium et lutte antivectorielle*, IRD Éditions, coll. Didactiques, 391 p.

- Charabidze, D., 2012. La biologie des insectes nécrophages et leur utilisation pour dater le décès en entomologie médico-légale. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.) : Int. J. Entomol.*, 48 (3-4) : 239-252.
- Cotté, V., Bonnet, S., Le Rhum, D., Le Naour, E., Chauvin, A., Boulouis, H.J., Lecuelle, B., Lilin, T., Vayssier-Taussat, M., 2008. Transmission of *Bartonella henselae* by *Ixodes ricinus*. *Emerg. Infect. Dis.*, 14 : 1074-1080.
- Doucouré, S., Cornélie, S., Drame, P.M., Mouchet, F., Elanga Ndille, E., Poinsignon, A., Mathieu-Daudé, F., Remoué, F., 2014. Arthropod immunogenic salivary proteins and biomarkers of vector bites. In : *Biomarkers in Disease: Methods, Discoveries and Applications*. Preedy, V.R. Ed, United Kingdom (In press).
- Dye, C., 1992. The analysis of parasite transmission by bloodsucking insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 37 : 1-19.
- Fontaine, A., Diouf, A., Bakkali, N., Missé, D., Pagès, F., Fusai, T., Rogier, C., Almeras, L., 2011. Implication of haematophagous arthropod salivary proteins in host-vector interactions. *Parasit. Vect.*, 4 : 187.
- Fontenille, D., Lagneau, C., Lecollinet, S., Lefait-Robin, R., Setbon, M., Tirel, B., Yébakima, A., 2009. *La lutte antivectorielle en France – Disease vector control in France*. IRD Éditions, coll. Expertise collégiale, 533 p.
- Garret-Jones, C., 1964. Prognosis for interruption of malaria transmission through assessment of the mosquito's vectorial capacity. *Nature*, 204 : 1173-1175.
- Germain, M., Cornet, M., Mouchet, J., Hervé, J.P., Robert, V., Camicas, J.L., Cordellier, R., Hervy, J.P., Digoutte, J.P., Monath, T.P., Salaun, J.J., Deubel, V., Robin, Y., Coz, J., Taufflieb, R., Saluzzo, J.F. et Gonzalez, J.P., 1981. La fièvre jaune selvatique en Afrique : données récentes et conceptions actuelles. *Médecine Tropicale*, 41 : 31-43.
- Hébrard, E., Froissard, R., Louis, C., Blanc, S., 1999. Les modes de transmission des virus phytopathogènes par vecteurs. *Virologie*, 3 (1) : 35-48.
- Lord, C.C., Woolhouse, M.E., Heesterbeek, J.A., Mellor, P.S., 1996. Vector-borne diseases and the basic reproduction number: a case study of African horse sickness. *Med. Vet. Entomol.*, 10 : 19-28.
- Macdonald, G., 1957. *The epidemiology and control of malaria*. Oxford University Press, London, New York, Toronto, 201 p.
- Niebylski, M.L., Schrupf, M.E., Burgdorfer, W., Fischer, E.R., Gage, K.L., Schwan, T.G., 1997. *Rickettsia peacockii* sp. nov., a new species infecting wood ticks, *Dermacentor andersoni*, in western Montana. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 47 (2) : 446-452.
- Reisen, W.K., 2014. Medical entomology - Back to the future? *Infect. Genet. Evol.*, 28 : 573-582.
- Rodhain, F., 2008. Aspects épidémiologiques de la transmission vectorielle. *Epidémiol. et santé animale*, 54 : 13-18.
- Rohousova, P., Volf, P., 2006. Sand fly saliva: effects on host immune response and *Leishmania* transmission. *Folia Parasitol.*, 53 : 161-171.
- Vazeille, M., Moutailler, S., Coudrier, D., Rousseaux, C., Khun, H., Huerre, M., Thiria, J., Dehecq, J.S., Fontenille, D., Schuffenecker, I., Despres, P., Failloux, A.B., 2007. Two chikungunya isolates from the outbreak of La Reunion (Indian Ocean) exhibit different patterns of infection in the mosquito *Aedes albopictus*. *PLoS ONE*, 2 : e1168.
- WHO, 2014. *A global brief on vector-borne diseases*. WHO/DCO/WHD/2014.1

Robert Vincent (2017)

Introduction à l'entomologie médicale et vétérinaire

In : Duvallet G. (ed.), Fontenille Didier (ed.), Robert Vincent (ed.). *Entomologie médicale et vétérinaire*

Marseille (FRA) ; Versailles : IRD ; Quae, p. 37-59

ISBN 978-2-7592-2676-4