Étude originale

Typologie du paludisme en Afrique

Jean Mouchet, Pierre Carnevale, Marc Coosemans, Didier Fontenille, Charles Ravaonjanahary, Alain Richard, Vincent Robert

La diversité du paludisme

Les cartes du paludisme montrent sa présence dans la majeure partie du monde tropical et subtropical et plus de deux milliards d'êtres humains seraient sous sa menace [1]. Mais l'impact de cette maladie en termes de santé publique, c'est-à-dire de mortalité et de morbidité, varie considérablement d'un pays à l'autre, d'une province à l'autre.

Cette diversité repose sur trois paramètres :

— les modalités de la transmission liées à la présence de biotopes favorables aux anophèles et à la qualité vectrice des espèces présentes ;

— les espèces de *Plasmodium* impliquées ;

— les réactions de défense des êtres humains face à l'agression.

Plus de 50 espèces d'anophèles peuvent assurer la transmission du paludisme de manière plus ou moins efficace suivant leur anthropophilie et leur longévité. Chaque espèce a une aire de distribution bien délimitée dans l'ensemble biogéographique mondial. A l'intérieur de cette aire, les facteurs climatiques, édaphiques et humains conditionnent la présence des gîtes larvaires, donc de la densité, et de la dynamique des populations d'anophèles vecteurs.

Parmi les quatre espèces de *Plasmodium* parasitant l'homme, *P. falciparum* est, de loin, la plus importante car elle peut causer des accès aigus mortels en l'absence de traitement médical. *P. vivax* n'entraîne que rarement la mort, mais provoque une morbidité importante avec des répercussions économiques sérieuses. *P. malariae*, moins fréquent, a été accusé de troubles rénaux. *P. ovale* est considéré comme peu pathogène.

Face à l'agression des parasites et, en particulier, de *P. falciparum*, les sujets vivant en zone d'endémie développent des défenses d'autant plus solides et précoces qu'ils sont régulièrement soumis aux piqûres infectantes des anophèles. Cette prémunition, paix armée entre le parasite et son hôte, se traduit par la présence d'un nombre très important de porteurs, sans signes cliniques, dans les régions de forte transmission. Elle s'établit au prix d'une mortalité infanto-juvénile élevée mais, ensuite, les adultes échappent plus ou moins aux effets pathologiques du paludisme.

L'infection par le *Plasmodium* n'est pas synonyme de sujet cliniquement malade. Or les indices, spléniques ou parasitaires, les plus fréquemment utilisés, mesurent l'infection parasitaire ou sa traduction splénique mais pas la maladie, en particulier dans les régions de forte endémicité [2].

Un autre indice, celui de stabilité déterminé par Macdonald [3], caractérise « l'enracinement » du paludisme et permet de distinguer :

— les zones de paludisme stable où la forte transmission entraîne une prémunition qui n'empêche pas les habitants d'être parasités mais limite les manifestations pathologiques aux classes d'âge les plus jeunes alors que les adultes sont peu touchés ;

— les zones instables où le caractère épisodique de la transmission ne permet pas le développement de la prémunition ; la maladie sévit sous forme d'épidémies meurtrières touchant toutes les classes d'âge ;

— les zones intermédiaires entre ces deux situations.

Cet indice dépend de l'anthropophilie et de la longévité des vecteurs et se calcule par la formule :

$$\text{I.St} = \frac{a}{-\log_e p}$$

I.St : indice de stabilité ;
a : nombre de repas pris sur l'homme par un anophèle en 24 heures ;
$\frac{1}{-\log_e p}$: espérance de vie d'une population d'anophèles où p est le taux quotidien de survie d'une population d'anophèles.

On admet que les seuils de 0,5 et 2,5 définissent, respectivement, les zones de paludisme instable, moyennement stable et stable [3].

La prise en compte de ces indices, ainsi que de l'incidence de la morbidité, nous a amené à proposer une typologie du paludisme qui rende compte de son hétérogénéité épidémiologique. Celle-ci résulte de la biodiversité de la planète sur laquelle se greffent les modifications apportées par l'homme. Elle se manifeste à différents niveaux et à différentes échelles :

— au niveau intercontinental, où la présence des vecteurs est régie par la répartition des faunes, donc la biogéographie ;

— au niveau continental, où le paludisme présente divers faciès épidémiologiques suivant les grandes régions naturelles, définies par leur climat et leur végétation ;

J. Mouchet, D. Fontenille, V. Robert : ORSTOM, 213, rue La Fayette, 75010 Paris, France.
P. Carnevale : DLMT/OMS, 1211 Genève 27, Suisse.
M. Coosemans : Institut de médecine tropicale, Anvers, Belgique.
Ch. Ravaonjanahary : OMS-Bureau régional pour l'Afrique, Brazzaville, Congo.
A. Richard : Les Ulis, Yvelines, France.

Tirés à part : J. Mouchet.

ORSTOM Fonds Documentaire
N° : 39.002 ex1
Cote : B
PM203

— par rapport aux variations locales naturelles à l'intérieur des différents faciès ; les reliefs, les sols, le réseau hydrographique modifient la répartition, la dynamique et l'écologie des vecteurs ;
— par rapport aux variations locales anthropiques créées par la déforestation, les modifications du réseau hydraulique, l'urbanisation ;
— par rapport aux phénomènes événementiels : cataclysmes, migrations, réfugiés, traitements insecticides, développement des transports.
Nous avons appliqué cette méthode d'analyse à l'Afrique au sud du Sahara et aux îles voisines qui forment, au point de vue biogéographique, la région éthiopienne ou afrotropicale. Elle peut constituer une base de départ pour une stratification, préalable indispensable à la mise en œuvre de la lutte antipaludique [4].

Le paludisme en Afrique tropicale et dans le reste du monde

L'OMS [1] estime à 100 millions le nombre de cas annuels de paludisme en Afrique, soit 85 % de l'ensemble des cas du monde pour 8 % de sa population. C'est avec précaution que le chiffre de 600 000 à 800 000 décès par an a été avancé ; en effet, en l'absence quasi générale d'examen microscopique, le diagnostic est imprécis, en particulier dans les zones de forte endémicité.

Les vecteurs en Afrique

La différence entre la région afrotropicale et le reste du monde est avant tout d'ordre biogéographique. Sa faune est caractérisée par la présence d'excellents vecteurs du paludisme : *Anopheles funestus, An. gambiae, An. arabiensis*. Partout sont présentes une ou plusieurs de ces espèces accompagnées parfois d'*An. moucheti* et *An. nili*, autres excellents vecteurs plus localisés *(tableau 1)* [5, 6].
Cette ubiquité de « bons » vecteurs fait de l'Afrique un énorme foyer ininterrompu de paludisme, de l'océan Atlantique à l'océan Indien, du Sahara au Kalahari. Seules quelques zones d'altitude supérieure à 1 500 ou 2 000 mètres sont exemptes de la maladie. Les îles de la région afrotropicale : Madagascar, les Comores, Maurice, Sao-Tomé y Principe, Malabo, Anobon et les îles du Cap-Vert sont également infectées. La maladie a totalement disparu de La Réunion.
Dans le reste du monde au contraire, les foyers de paludisme sont plus ou moins localisés, du fait de la discontinuité de la répartition des vecteurs *(tableau 1)*.

Les parasites et l'homme

Les mélano-africains sont naturellement résistants à *P. vivax* qui ne peut franchir la membrane de leurs hématies [7] en l'absence d'un facteur érythrocytaire pour lequel l'absence des antigènes tissulaires du groupe Duffy constitue un marqueur. Ce parasite se rencontre chez des populations allochtones : Merina de Madagascar d'origine indonésienne, Indiens et Caucasiens des Mascareignes et d'Afrique du Sud, et chez les Éthiopiens et les Soudanais. Assez curieusement, il se retrouve chez les Boschimans du sud du continent, considérés comme les plus anciens occupants de cette région, qui ne sont pas Duffy négatifs (Hansford, comm. pers.).
P. malariae se trouve chez 15 à 30 % des sujets et *P. ovale* chez 2 à 5 %. Ils ne créent, apparemment, pas de problème de santé publique important.
C'est donc sur *P. falciparum* que portera essentiellement notre discussion. Présent chez 98 % des sujets impaludés, il est à l'origine de désordres graves voire létaux [8].

Tableau 1

Variations du paludisme à l'échelle intercontinentale

Région biogéographique	Afrique tropicale	Asie du Sud-Est	Nouvelle-Guinée Australasie	Europe méditerranéenne	Amériques
Nombre annuel de cas	90 à 110 millions	5 à 10 millions	Inconnu	< 500 000 Turquie	1 à 2 millions Haïti, Brésil, Amérique centrale
P. vivax	Très rare et localisé sauf à Madagascar	Dominant géographiquement	Présent	Dominant	Présent
P. falciparum	Ubiquiste	En foyers	Ubiquiste	Rare	En foyers (Haïti, Amazonie, etc.) Tendance à l'extension
Stabilité	Très stable sauf marges déserts et montagnes	Instable sauf foyers à *P. falciparum*	Stable	Instable	Instable sauf foyers
Vecteurs principaux	*An. funestus* *An. gambiae* *An. arabiensis* *An. moucheti* *An. nili*	*An. minimus* *An. dirus* *An. maculatus* *An. fluviatilis* *An. stephensi* *An. culicifacies* *An. sundaicus* *An. aconitus*	*An. farauti* *An. punctulatus*	*An. labranchiae* *An. sacharovi* *An. sergenti*	*An. albimanus* *An. darlingi* *An. pseudopunctipennis*

Variation of malaria at the intercontinental level

Depuis l'émergence de l'homme, le paludisme est, en Afrique, une composante de son environnement [9]. Chaque individu reçoit de 1 à 1 000 piqûres par an, de sa naissance à sa mort ; seuls sont épargnés, et encore pas toujours, ceux qui vivent dans les déserts et les montagnes. Dans ces conditions, pourtant défavorables, la population s'est développée et son essor démographique est d'une brûlante actualité. Les Africains possèdent une remarquable capacité à bâtir une prémunition qui résulte probablement d'une sélection au cours de leur coévolution avec le parasite.

Une base génétique de la prémunition a été avancée par Cox [10] mais les mécanismes de défense de l'organisme sont mal cernés [11]. En outre, tous les sujets placés dans des conditions identiques d'infection ne présentent pas les mêmes manifestations cliniques. Au Congo, 70 % des accès étaient répartis chez 15 % des enfants ; certains sujets présentaient des accès répétés alors que d'autres n'étaient jamais malades [12]. Le caractère génétique de cette inégalité devant la maladie vient d'être mis en évidence au Cameroun où une enquête longitudinale a montré que 21 % de la population est prédisposée à avoir une infection plasmodiale élevée [13].

Cette prémunition s'acquiert au prix d'une mortalité infantile, vraisemblablement élevée mais difficile à évaluer parce que noyée dans la mortalité infanto-juvénile. Elle semble moins élevée dans les zones de transmission permanente que dans celles où la transmission est saisonnière [14].

Dans les zones instables à faible transmission ainsi que dans les villes, la prémunition de la population, peu soumise à l'infection, est faible ou inexistante. Lorsque des circonstances favorables permettent des bouffées de transmission, des épidémies meurtrières éclatent et touchent toutes les classes d'âges.

Le problème de santé publique n'est donc pas directement corrélé à l'intensité de la transmission, ni à la prévalence plasmodiale qui en découle, puisque lorsqu'elle augmente, l'immunité fait de même.

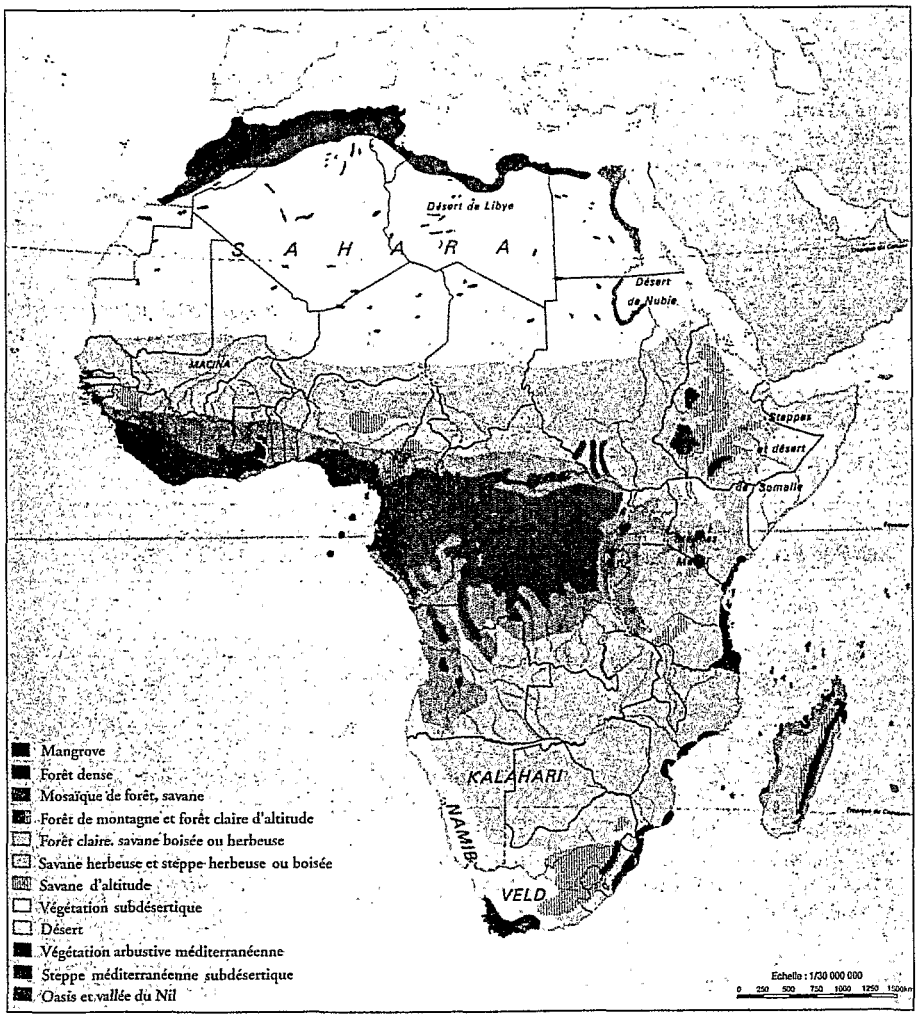


Figure 1. La végétation en Afrique.

Figure 1. Vegetation in Africa.

Faciès épidémiologiques primaires du paludisme en Afrique

Le concept de faciès épidémiologique a été établi pour l'Afrique de l'Ouest par Carnevale *et al.* [15]. C'est une région, ou un ensemble de régions, où le paludisme présente, dans ses manifestations pathologiques, des caractères communs liés aux modalités de transmission du parasite. Nous avons essayé de généraliser ce concept à l'ensemble de la région afrotropicale *(tableau 2)*. Il faut noter que l'Afrique au nord du Sahara ne fait pas partie de la même région biogéographique ; elle appartient à la sous-région méditerranéenne de la région paléarctique. Le Sahara, qui marque une séparation des faunes, marque aussi une série de différences épidémiologiques. Aussi ne prendrons-nous pas en compte les pays africains à façade méditerranéenne.

Les régions naturelles de l'Afrique au sud du Sahara

L'Afrique peut se schématiser par une juxtaposition de grandes régions naturelles dont les caractéristiques sont climatiques et/ou phytogéographiques. On a coutume de les inventorier

Cliché 1. Forêt inondée au Cameroun, sans vecteurs (cliché J. Mouchet).

Plate 1. Without vector breeding in a flooded forest in Cameroon.

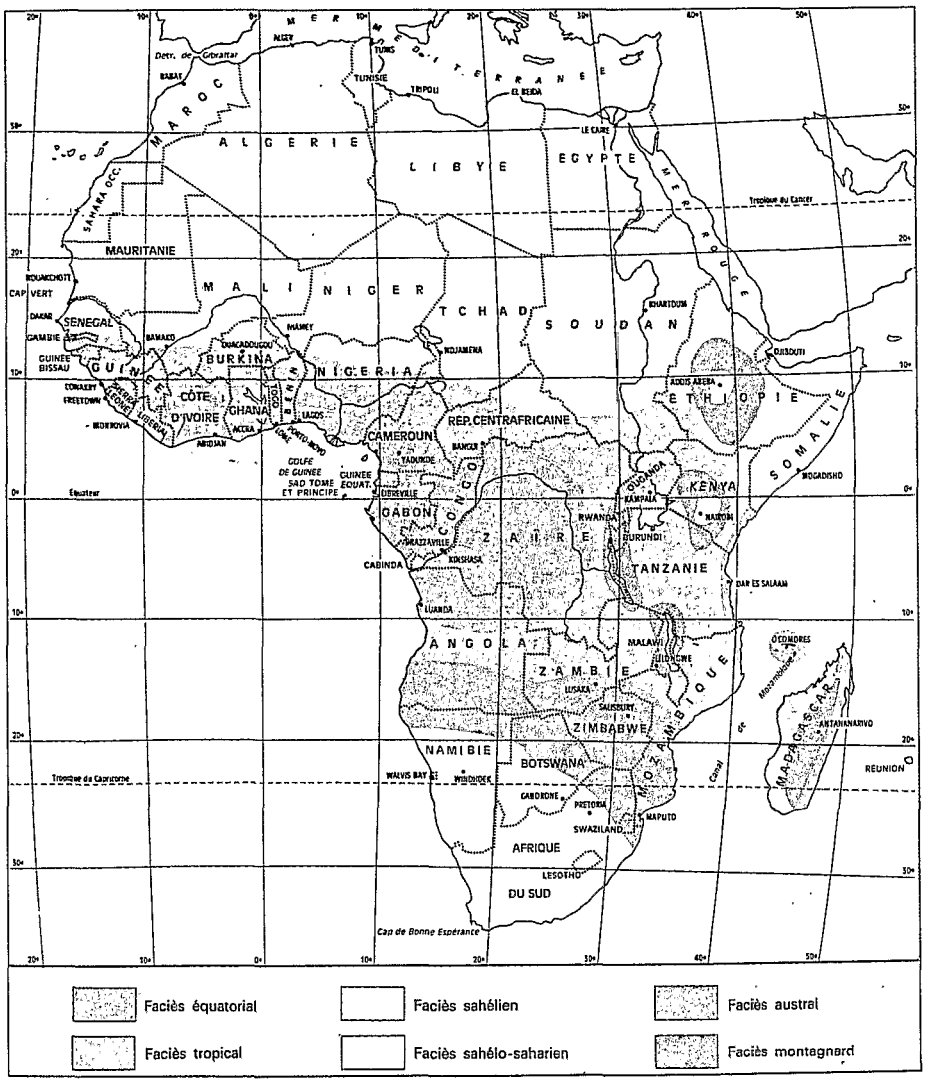


Figure 2. Faciès épidémiologiques du paludisme dans la région afrotropicale.

Figure 2. Epidemiological patterns of malaria in the afrotropical region.

autour des blocs forestiers d'Afrique centrale et occidentale *(figure 1)*.

En Afrique de l'Ouest, les zones se différencient très nettement. Du sud au nord se succèdent forêts et savanes postforestières à climat tétraorique équatorial, puis savanes humides et Sahel à une seule saison pluvieuse estivale. Enfin, le passage graduel au désert est marqué par l'amenuisement des précipitations. La pluviométrie est échelonnée : de 2 000 à 1 200 mm dans la forêt *(cliché 1)* et les savanes humides guinéennes*, de 1 200 à 600 mm dans les savanes soudaniennes et sahélo-soudaniennes, de 600 à 250 mm au Sahel ; en bordure du Sahara elle est inférieure à 250 mm, et même à 100 mm dans les déserts où il y a des années sans pluies.

A l'est du bloc forestier centrafricain, les zones s'orientent d'ouest en est. Les savanes postforestières tendent à supplanter la forêt en Ouganda. Les savanes humides, souvent modifiées par l'altitude, se retrouvent au Soudan, en Éthiopie, au Kenya, en Ouganda, en Tanzanie. Elles sont prolongées par des steppes arborées puis désertiques au Soudan, en Éthiopie, en Somalie, à Djibouti. Le long de la côte de l'océan Indien, du Kenya au Mozambique, la végétation revient à un type forestier très dégradé.

Au sud de la forêt centrafricaine, les homologues des régions soudaniennes et sahéliennes se situent sur un plateau d'une altitude de 1 000 m en moyenne et qui s'étend du sud du Zaïre et de l'Angola jusqu'à l'Afrique du Sud. Une saison hivernale marquée, avec gelées locales, s'observe en juillet et août. Le désert de Kalahari n'a rien de l'aridité du Sahara. C'est plutôt une steppe arborée avec de grandes réserves de faune au Botswana et en Namibie.

Les montagnes au Cameroun, Burundi, Rwanda, Ouganda, Kenya, Tanzanie, Éthiopie et Afrique du Sud ont une flore et une faune très spécialisées.

* Les botanistes et écologues ne s'accordent pas toujours sur une nomenclature fluctuante ; nous avons utilisé les termes les plus usités par les entomologistes.

Elles constituent un domaine phytogéographique particulier. Les mêmes régions naturelles se retrouvent à Madagascar, véritable sous-continent. Les îles périafricaines se rattachent plus ou moins à l'un des types précédents avec d'importants particularismes locaux.
Les faciès épidémiologiques primaires *(figure 2)* se superposent globalement à ces régions naturelles.

Le faciès équatorial

Il recouvre les zones de forêts et de savanes postforestières.

An. gambiae, dont les larves sont héliophiles, ne se développe pas dans le sous-bois *(cliché 1)* [16] ; il est absent des huttes des Pygmées *(cliché 2)* sous couvert forestier. Il pénètre dans le bloc forestier le long des grandes rivières et dans les défrichements (villages, pistes) *(cliché 3)*. Dans un premier temps, il est inféodé aux activités humaines [17]. Ensuite, lorsque la forêt a disparu, ses potentialités de développement sont maximales, plus encore que dans les savanes où la saison sèche est limitative. *An. funestus* est, lui aussi, le plus souvent extraforestier, au moins au Cameroun, mais beaucoup moins en Côte-d'Ivoire [18]. *An. nili* [19] et *An. moucheti* [16], inféodés aux eaux courantes, complètent dans le temps et l'espace, l'action d'*An. gambiae s.s.**. A l'image de la distribution des vecteurs, la transmission du paludisme présente une grande hétérogénéité. Près de 1 000 piqûres infectées par homme adulte et par an ont été enregistrées à Djoumouna (Congo) [20]. Dans la forêt du Mayombe, au Congo, 397 piqûres infectées annuelles étaient relevées à Kulila contre 80 à Makaba, distant seulement de trois kilomètres. Cette hétérogénéité n'était cependant pas suffisante pour modifier le taux de morbidité ni l'indice de stabilité du paludisme, toujours supérieur à 2,5, dans ces deux villages [21] étant donné les taux de survie et d'anthropophilie élevés d'*An. gambiae*. Cette situation témoigne d'un état de saturation de la transmission. Sur la côte de Tanzanie, on notait 35 piqûres infectantes annuelles [22, 23].
Mais, partout, la transmission s'étale sur toute l'année. Si elle baisse en saison sèche, elle ne s'interrompt pas pour autant car *An. gambiae* est fréquemment relayé par *An. nili*, *An. moucheti* [17, 19] et, parfois, *An. funestus*.
L'estimation de la prévalence de *P. falciparum* est liée aux techniques d'examen dans la recherche des faibles parasitémies. Dans le Mayombe, elle variait de 80 à 90 % et restait constante jusqu'à 10 ans avant de diminuer légèrement [24]. Ces auteurs doutent qu'il y ait des sujets sans parasitémie, observation qui discrédite l'indice plasmodique comme critère de santé publique dans les zones de paludisme stable.
Les densités parasitaires caractéristiques de l'accès palustre sont très élevées : 12 000 parasites par mm³ chez les jeunes enfants, mais elles diminuent avec l'âge pour atteindre moins de 2 000 par mm³ chez les adultes [12]. La fréquence des accès palustres diminue avec l'âge. Elle est la cause de 14 % des consultations des sujets de moins de 2 ans mais de 1,2 % seulement des adultes dans le Mayombe. Elle y est

* *An. gambiae s.s. (sensu stricto)* désigne l'espèce prise dans son sens restreint, alors que *An. gambiae s.l. (sensu lato)* désigne l'ensemble des espèces du complexe *An. gambiae*.

Tableau 2

Faciès épidémiologiques primaires du paludisme en Afrique

Stable

1) **Équatorial : forêt et savanes postforestières**
Transmission pérenne : *An. gambiae, An. funestus, An. nili, An. moucheti*
Prémunition forte dès 5 ans
Morbidité : 30 à 50 % des cas fébriles, étalée sur toute l'année
N.B. Il n'y a pas d'anophèles vecteurs dans le sous-bois et ils n'ont pas été récoltés dans les huttes des Pygmées

2) **Tropical : savanes humides**
Transmission régulière saisonnière longue > 6 mois : *An. gambiae, An. arabiensis, An. funestus, An. nili*
Prémunition établie à 10 ans
Morbidité : 30 à 50 % des cas fébriles ; augmente en saison des pluies (transmission)

Intermédiaire

3) **Sahélien : savanes sèches et steppes**
Transmission saisonnière courte < 6 mois : *An. arabiensis, An. gambiae, An. funestus*
Morbidité > 70 % des cas fébriles en saison de transmission (pluies)
Prémunition plus longue à s'établir, liée à la régularité de la transmission

Instable

4) **Désertique : steppes sahélo-sahariennes ; déserts de la Corne de l'Afrique**
Transmission courte ou aléatoire, grande différence d'une année à l'autre : *An. arabiensis, An. gambiae*
Prémunition faible. Épidémies. Écotype mal connu

5) **Austral : plateaux du sud de l'Afrique** (Afrique du Sud, Swaziland, Botswana, Namibie, Zimbabwe, Zambie, Mozambique)
Transmission saisonnière. L'interruption de l'hiver s'ajoute à celle de la longue saison sèche : *An. arabiensis, An. funestus* (localement)
Immunité apparemment peu solide. Épidémies

6) **Montagnard : montagnes entre 1 000 et 2 000 m (suivant latitude)**
Transmission limitée par la température (cap des 18° C) et les pentes (gîtes) : *An. funestus, An. arabiensis*
Peu ou pas d'immunité. Épidémies violentes (Burundi, Madagascar)
Grandes variations inter-annuelles (température et pluies).
Problème du réchauffement

Primary epidemiological patterns of malaria in Africa

plus élevée en saison des pluies (9,6 % de l'ensemble des consultations, toutes classes d'âges confondues) qu'en saison « sèche » (3,6 %) [12].

D'après le seul diagnostic clinique, critère évalué par ailleurs et entaché de 50 % d'erreur [25, 26], la moitié des cas fébriles était attribuée au paludisme à Zanzibar.

Il est frappant de constater, en zone rurale congolaise, la rareté relative des accès graves et pernicieux [12, 14] qui ne peut être attribuée au seul recours aux médicaments.

La prémunition se développe progressivement jusqu'à 10 ans. Bien que l'incidence des accès diminue à partir de 2 ans, les densités parasitaires ne chutent réellement qu'à partir de 15 ans. Cette coexistence d'une charge élevée de parasites et d'une prémunition clinique illustre la complexité des mécanismes de protection.

Le faciès tropical

Il recouvre les savanes humides, guinéennes et soudaniennes *(cliché 4)* où les précipitations se produisent pendant les six mois d'été, boréal ou austral suivant l'hémisphère. Ce régime climatique impose à la transmission un caractère régulier saisonnier [27, 28]. Elle s'étale toujours sur plus de six mois.

Les vecteurs sont *An. gambiae, An. arabiensis, An. funestus. An. nili* est localement important, en Éthiopie par exemple [29].

Les deux espèces du complexe *gambiae* occupent des gîtes larvaires similaires et sont donc sympatriques. Au Burkina Faso, *An. gambiae s.s.* était 9 fois plus abondant qu'*An. arabiensis* au repos dans les maisons [30], mais à Kisumu (Kenya), les deux espèces se trouvaient à égalité numérique [31]. D'une façon générale, la proportion d'*An. arabiensis* augmente pendant la saison sèche [32-34]. Dans le Siné-Saloum au Sénégal, en fin de saison sèche, *An. arabiensis* est 7 fois plus abondant qu'*An. gambiae* dans les captures sur homme à l'extérieur des maisons, mais seulement 2 fois plus abondant dans les captures de faune résiduelle dans les chambres. Ces espèces sont le plus souvent tributaires des pluies mais peuvent aussi pulluler à contre-saison dans les mares résiduelles des cours d'eau en décrue, dans les rizières, etc.

An. funestus se développe dans les marais où l'eau s'accumule en saison des pluies et persiste ensuite plus ou moins longtemps en saison sèche. Il prolonge l'action de *An. gambiae* après les pluies [27, 35].

Les indices sporozoïtiques de ces trois espèces sont, en général, compris entre 1,5 et 5 %.

La période de transmission s'étale sur 6 à 8 mois, allant au-delà de la saison des pluies, grâce à *An. funestus*. Elle se poursuit localement, à bas bruit, pendant la majeure partie de la saison sèche, en fonction de la persistance de gîtes larvaires.

Les habitants de ces régions reçoivent de 100 à 400 piqûres infectées par an au Burkina Faso [30] et au nord du Nigeria [36], 200 piqûres au Siné-Saloun (Sénégal) dont 17 % en saison sèche en raison de la présence d'un marigot permanent [37] et 97 piqûres à Gambella (Éthiopie) [29]. Ce taux d'inoculation est similaire à celui enregistré dans le faciès équatorial mais les infections sont concentrées dans la longue saison des pluies.

Partout où la stabilité du paludisme a été calculée, elle dépasse le seuil de 2,5, au Burkina Faso, au Nigeria, au sud Soudan, etc.

L'indice plasmodique des enfants, au minimum à la fin de la saison sèche, augmente graduellement pendant la saison des pluies pour culminer à la fin de celles-ci, variant ainsi de 30 à 80 %. Il diminue chez les adultes de plus de 15 ans mais sans chute brutale. La prévalence des fortes charges parasitaires suit les mêmes fluctuations saisonnières [27, 35, 38-40].

La morbidité palustre globale, en zone rurale du Burkina Faso, est de 30 % des fébricitants et de 6,3 % des consultants. Elle est donc comparable à celle observée dans le faciès équatorial mais elle est répartie différemment, 88 % des accès survenant en saison des pluies lors de la pullulation des vecteurs. Cette morbidité diminue avec l'âge : elle touche 44 % des fébricitants de 2 à 9 ans contre seulement 7 % des adultes. Quelques accès pernicieux ont été observés dans des dispensaires ruraux, toujours chez des enfants de moins de 4 ans. En se basant sur un seuil discriminatoire de 10 000 parasites par mm³, le nombre annuel des cas estimé à 10 % de la population est concentré chez les enfants [41].

Faciès sahélien

Le terme est un peu abusif puisque ce faciès dépasse le Sahel ouest-africain et englobe les savanes sèches d'Afrique de l'Est.

La saison des pluies se réduit de 5 à 2 mois. Les vecteurs appartiennent surtout au complexe *An. gambiae (cliché 5)*, à savoir *An. gambiae s.s.* et *An. arabiensis* avec une dominance de ce dernier, sauf là où se rencontre la forme Mopti d'*An. gambiae s.s.* (Mali, Burkina). *An. funestus* est plus rare et localisé aux marécages des cuvettes. L'essentiel de la transmission est concentré pendant les 2 ou 3 mois de vraies pluies. Il est clair que la longueur de la saison sèche, sans transmission, sélectionne les souches de *P. falciparum* qui gardent leur pouvoir gamétocytogène pendant 10 mois. L'indice gamétocytaire était encore de 6 % chez les moins de 9 ans en fin de saison sèche, dans le Nord du Burkina Faso [42].

Il y a une très grande hétérogénéité dans la transmission suivant la présence de points d'eau permanents ou temporaires. Ce caractère est accentué par les variations inter-annuelles des précipitations qui présentent des déficits considérables certaines années, surtout depuis 1973. Dans la région de Dori, au Burkina Faso, l'indice sporozoïtique était seulement de 0,4 % du fait de la zoophilie importante des anophèles confortée par l'abondance du bétail. Dans ces conditions, le nombre de piqûres infectées était de 21 par homme et par an, concentré dans les trois mois de saison des pluies [43]. Au sud de la Mauritanie et au nord du Sénégal, on retrouve toujours ces indices sporozoïtiques très bas (de 0,3 à 0,5 %). Dans la région du Ferlo, au sud du fleuve Sénégal, la transmission était encore plus basse : 2 à 4 piqûres infectées par homme et par an [44]. Au Kordofan dans le moyen-Soudan le paludisme présentait une stabilité intermédiaire [40].

Dans la région de Dori, au Burkina Faso, la prévalence plasmodiale qui atteint 69 % chez les enfants en fin de saison des pluies, est encore de 24 % en fin de saison sèche, ce qui signe la longévité du parasite. Chez les adultes, la prévalence est de 24 % en fin de saison des pluies contre 2 % en fin de saison sèche. Dans un dispensaire

Cliché 2. Camp de Pygmées en RCA (cliché P. Carnevale).

Plate 2. Pygmy camp in CAR.

de l'Ouladan, dans la partie sahélienne de ce même pays, le paludisme justifiait 16 % des consultations des moins de 9 ans, 9 % des enfants de 10 ans à 15 ans et 1 % des adultes. Les accès pernicieux ont été notés chez des moins de 4 ans. Le paludisme pourrait constituer 10 % de la mortalité infantile [45]. La réduction des indices parasitaires et la faible morbidité chez les adultes montrent le développement d'une prémunition importante malgré une transmission réduite.

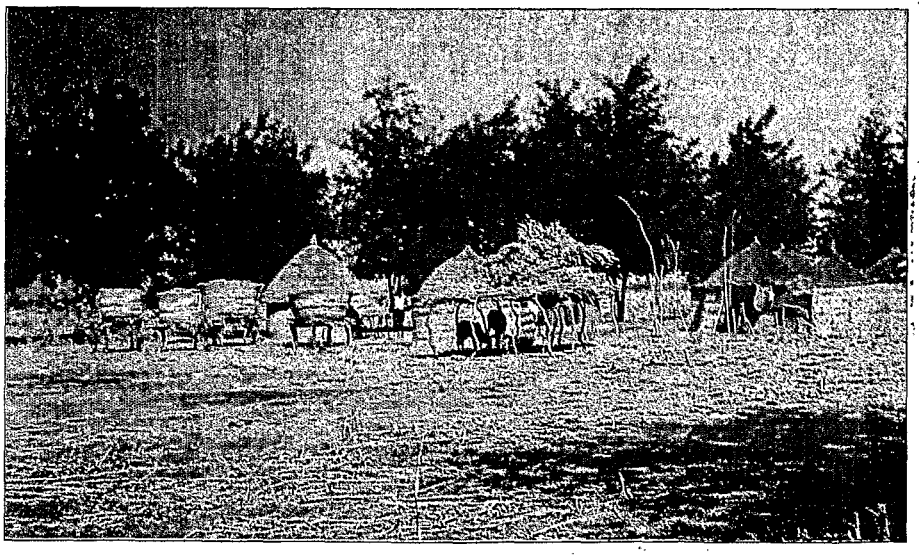
Faciès subdésertique et désertique

Au nord et à l'est du continent africain, les savanes sèches sont bordées par une bande subdésertique, transition avec le désert lui-même. Les précipitations irrégulières sont absentes certaines années, abondantes certaines autres où elles remontent assez profondément dans le sud du Sahara.

An. gambiae s.s., associé à *An. arabiensis*, a été signalé au nord du 20e parallèle dans le Sahara malien [46, 47] et au nord du Niger jusque dans l'Aïr, alors que Stafford-Smith [48] ne signalait que le seul *An. arabiensis* au Niger. Ces deux espèces, du complexe *An. gambiae*, calquent leur extension sur celle des pluies. Au Soudan, la limite nord d'*An. arabiensis* se situait entre 150 et 200 km de la frontière égyptienne, suivant les années [26]. A Djibouti, en 1970, il n'y avait ni vecteur ni paludisme autochtone [49]. Mais en 1973, *An. gambiae s.l.* était signalé [50], sa présence a été concomitante d'une épidémie de paludisme. Depuis cette date, cet anophèle s'est maintenu et occupe une grande variété de gîtes anthropiques. Si son invasion peut s'expliquer par une année pluvieuse, les facteurs qui ont permis son implantation durable sont mal cernés. On comprend l'inquiétude des pays du

Cliché 3. Gîtes à *An. gambiae* sur une piste de forêt au Cameroun (cliché J. Mouchet).

Plate 3. Breeding areas of *An. gambiae* along a forest trail in Cameroon.



Cliché 4. Village de la savane soudanienne, Cameroun (cliché J. Mouchet).

Plate 4. Village in the Sudanese savannah, Cameroon.

Summary

Typology of malaria in Africa
J. Mouchet, P. Carnevale, M. Coosemans, *et al.*

The highly variable outcomes of malaria campaigns have highlighted the disease's epidemiological diversity and the need to tailor intervention strategies to various situations. This variability of outcome is due in part to differences in the species of parasite and responses of populations to infection. Its major cause, however, is the different forms of transmission, which provoke morbidity and defence reactions, depending on the circumstances. Transmission depends on the presence of more-or-less competent vectors, and their abundance and seasonal distribution; these in turn depend to varying degrees on the environment.
At intercontinental level, biogeography governs the distribution of Anopheles *mosquitoes.* An. gambiae s.s., An. arabiensis *and* An. funestus *are ubiquitous in intertropical Africa, and often occur sympatrically. This explains why Africa is a continuous focus of* P. falciparum*; Africa accounts for just 8 % of the world's population, but 85 % of all cases of malaria.*
At the regional level, malaria in intertropical Africa has several epidemiological patterns:
— in equatorial and tropical areas, the entire population is affected, but malaria is stable and immunity develops in the early years of life. However, high infant-adolescent mortality is the price paid for the relative immunity of surviving adults;
— in sahalian areas, malaria shows intermediate stability;
— in sahalo-saharan, austral and mountain areas, malaria is unstable: its irregular transmission precludes the development of immunity; consequently, epidemics affecting people of all ages can spread in years when environmental conditions (wet and/or hot) favour mosquito proliferation.
Four of these forms of transmission occur in Madagascar, while the other periafrican islands fall into one of these categories.
At the local level, the above patterns can be modified by local conditions such as water courses, relief and soil type.
Concerning man and the environment, human activity modifies vegetation cover (especially deforestation) and water systems (drilling, dams, irrigation), and is accompanied by urbanization. Because malaria transmission is lower in urban than in rural areas, town-dwellers develop little immunity ; if infected they often develop serious malaria.
Malaria can be affected by events such as natural disasters, climate changes, migration of workers and political refugees, and insecticide campaigns. The increase in rapid transport risks dispersing parasites and vectors throughout the world.
The impact of events is dependent on the areas where they occur. The introduction of irrigated rice fields triggered a malaria epidemic in Burundi (which lies in a mountain area where the disease is unstable), whereas it had little effect in Burkina Faso (a tropical area, where malaria is stable).
The strata of diversification observed in Africa also occur on other continents.

Cahiers Santé 1993 ; 3 : 220-38.

Maghreb et de l'Égypte devant les risques d'implantation d'*An. gambiae s.l.*

A Fayat-Largeau, au Tchad, Rioux [51] rapporte la présence d'*An. gambiae s.l.* 2 mois par an, sans qu'il y ait apparemment transmission locale.

Le seul vecteur identifié au nord du Soudan est *An. arabiensis*. Sa survie, pendant les longues périodes sèches et froides, serait facilitée par son estivation [52], mais ce phénomène n'a été observé nulle part ailleurs. On ne peut éliminer l'hypothèse de déplacements anémochores lors de la remontée du front intertropical, à partir de gîtes plus au sud. Ce phénomène est bien connu dans le cas de *Simulium damnosum*. Les Touaregs ont observé depuis longtemps une augmentation des piqûres de moustiques avant les pluies, ce qui ne contredit aucune des deux hypothèses.

On a peu d'informations sur l'épidémiologie du paludisme dans cette région prédésertique, si ce n'est son instabilité dans le nord du Soudan [40] qui se traduit par des épidémies les années pluvieuses, entraînant une forte augmentation des accès dans les centres de santé. Mais, à vrai dire, on ignore l'incidence de la maladie, dans une population souvent nomade ainsi que sa répartition par classe d'âge et par ethnie.

Dans le Sahara au sud du Hoggar, d'affinité biogéographique afrotropicale (alors que le nord est paléarctique méditerranéen), les eaux de surface des gueltas et des puits sont fortement minéralisées. Leur faune anophélienne est essentiellement composée par *An. dthali*, non vecteur. Mais cette situation est susceptible d'être modifiée par les forages comme à Djibouti et à Bilma, au Niger (Julvez, comm. pers.).

Le faciès austral

Il recouvre les plateaux d'altitude au sud du bloc forestier centrafricain. L'altitude et la latitude se conjuguent pour entraîner une baisse de température en hiver, qui est aussi la saison sèche. La transmission est complètement interrompue soit par absence de vecteurs soit par leur incapacité à transmettre *P. falciparum* au-dessous d'un seuil de température moyenne de 18-20 °C. Le caractère saisonnier du paludisme est plus nettement marqué que dans les zones homologues de l'hémisphère Nord, de même latitude mais de moindre altitude.

Le complexe *An. gambiae* est surtout représenté par *An. arabiensis (cliché 6)* et *An. quadriannulatus*. Ce dernier, zoophile, n'est pas vecteur. *An. gambiae s.s.*, bien que signalé dans tous les pays [26], semble peu fréquent et a un rôle effacé.

Au Zimbabwe, *An. gambiae s.l.* et *An. funestus* disparaissent des hautes terres durant l'hiver mais pullulent dans les vallées basses d'où ils remontent en altitude pendant l'été [53]. Un comportement analogue a été observé en République sud-africaine [6]. Les vallées ont donc une importance considérable comme refuges hivernaux de la faune anophélienne.

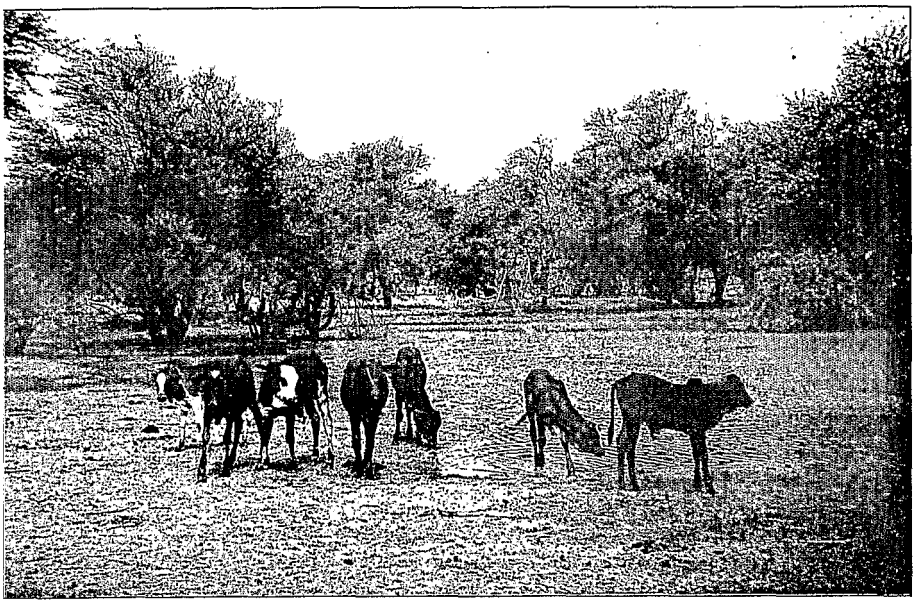
Les indices sporozoïtiques sont généralement bas : 0,5 % en Zambie chez *An. gambiae s.l.* d'après Hadjinicolaou (*in* [26]). Le paludisme est instable et procède par bouffées épidémiques meurtrières qui avaient justifié la mise en place d'un programme de lutte au Swaziland [54]. Les traitements intradomiciliaires au DDT avaient été particulièrement efficaces. *An. arabiensis* et le paludisme avaient disparu ; seul persistait *An. quadriannulatus* zoophile [54, 55]. Comme à cette époque on ne différenciait pas encore les espèces du complexe *An. gambiae*, on parla d'un changement de comportement d'*An. gambiae* face aux traitements insecticides, hypothèse marquée d'anthropomorphisme. A partir de 1980, la vigilance se relâcha et les traitements devinrent erratiques ; ils furent même abandonnés. Le nombre des cas augmenta et, à partir de 1984, une épidémie se déclencha [56]. Elle semble avoir été jugulée en 1989 lors de la reprise des pulvérisations de DDT.

A l'instar du Swaziland, la plupart des pays de cette région australe lancèrent des opérations de lutte antipaludique par aspersions intradomiciliaires, de plus ou moins grande envergure. Ils obtinrent des succès très importants au Zimbabwe et en République sud-africaine. Mais dans les pays peu ou plus protégés, des épidémies meurtrières éclatèrent pendant les années pluvieuses. En 1988, le Botswana et la Namibie furent très touchés [57]. Corollaire de l'instabilité, la prémunition était très faible. Des cas d'accès pernicieux furent constatés chez des adultes au Botswana en 1988 comme au Swaziland en 1987.

Le faciès montagnard

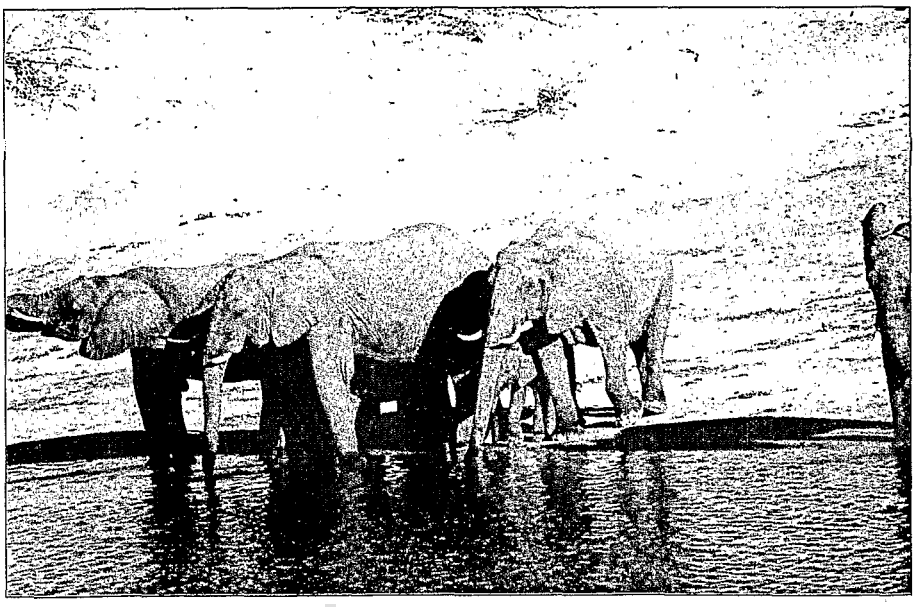
Au-dessus de 1 500 m en Afrique centrale et orientale et de 1 000 m à Madagascar, le paludisme revêt un aspect instable, disparaît parfois. La température est le facteur limitatif de la transmission. Les vecteurs y pallient par leur endophilie, l'intérieur des maisons constituant un microclimat plus « chaud » qui a permis la transmission jusqu'à 2 600 m au Kenya [58-60]. La présence de bétail intradomiciliaire est également de nature à augmenter la température de l'habitation et donc à favoriser la transmission comme l'ont suggéré Fontenille *et al.* [61] à Madagascar.

Dans ces conditions, on doit s'interroger sur les possibles relations entre l'explosion épidémique du paludisme en montagne, voire son apparition dans des zones considérées comme « saines », et l'augmentation de la température au cours de la dernière décennie, la plus « chaude » du siècle,



Cliché 5. Mare temporaire « tamourt », gîte à *An. gambiae* dans le Sahel mauritanien (cliché J. Hamon).

Plate 5. A temporary wetspot in the Mauritanian sahel ; breeding place for *An. gambiae*.



Cliché 6. Mare permanente, gîte à *An. arabiensis* au Kalahari, Botswana (cliché J. Mouchet).

Plate 6. A permanent pond in Kalahari, Botswana ; breeding place for *An. arabiensis*.

Cliché 7. Les montagnes du Burundi (cliché M. Coosemans).

Plate 7. Mountains of Burundi.

Cliché 8. Rizières et villages des plateaux de Madagascar (cliché J. Mouchet).

Plate 8. Paddy-fields and villages of the Madagascar plateaux.

d'autant que nombre de climatologues prédisent un réchauffement général de la planète.

Les zones d'altitude ne sont pas homogènes ; elles sont en général constituées de plateaux ou de montagnes plus ou moins abruptes entrecoupées de dépressions où se collectent les eaux. Sur les plateaux ou les sommets, le paludisme est très instable, éminemment épidémique à forte mortalité. En Éthiopie, en 1958, une épidémie qui s'est déroulée entre 1 600 et 2 150 m d'altitude a provoqué 3 000 000 de cas et 150 000 décès [62]. Le vecteur est surtout *An. arabiensis*, dont l'indice sporozoïtique est faible : 0,1 à 0,3 % en Éthiopie [63, 64], moins de 1 % au Burundi *(cliché 7)* [65] et de l'ordre de 0,1 % sur les plateaux de Madagascar [61].

Dans les dépressions souvent mal drainées, se forment des zones marécageuses, à dense végétation herbacée dressée, excellents gîtes pour *An. funestus* [66, 67]. Ces dépressions constituent des enclaves de paludisme endémique mais peu stable [68]. Ces vallées sont activement mises en valeur, ce qui change la végétation et favorise le développement d'*An. arabiensis* [65]. Les travailleurs venus souvent de la « montagne » se contaminent puis ramènent le parasite à leur foyer et peuvent être à l'origine de petites épidémies locales si les circonstances entomologiques s'y prêtent *(figure 3)*.

Madagascar

Malgré une endémicité marquée dans les domaines floristique et faunistique, le paludisme présente, à Madagascar, un caractère très « africain ». La grande île mérite bien son appellation de sous-continent et les homologues des faciès majeurs de l'Afrique s'y retrouvent, se traduisant par une très grande hétérogénéité de la transmission [69] :

— forêt tropicale très arrosée, avec tous ses stades de dégradation, sur la côte orientale ; les vecteurs sont *An. gambiae s.s.* et *An. funestus* ; la transmission est continue avec environ 100 piqûres infectées par homme et par an [70] ;

— savanes humides sur la côte occidentale (au nord de Tulear) et sur les pentes des plateaux ; les vecteurs sont *An. gambiae s.s.*, *An. arabiensis* et *An. funestus* ;

— savanes sèches dans le Sud ; le vecteur est *An. arabiensis* ;

— plateaux à caractère montagnard *(cliché 8)* au-dessus de 900-1 000 m ; l'anophèle dominant est *An. arabiensis*, à tendance zoophile, mais *An. funestus*, plus anthropophile, occupe les cuvettes mal drainées ; *An. gambiae s.s.* se raréfie avec l'altitude et sa présence sur les plateaux au-dessus de 1 000 m est mise en doute [71].

Les vecteurs, *An. gambiae s.s.*, *An. arabiensis* et *An. funestus* sont identiques à ceux du continent, ce qui plaiderait en faveur de leur installation « récente », soit par transport anémochore, soit par transport par l'homme à l'époque historique. Une seule espèce endémique, *An. mascarensis* (ou une espèce jumelle) a été trouvée infectée mais ne joue qu'un rôle très effacé et localisé [72].

Le paludisme, très stable sur les côtes, perd graduellement cette stabilité avec l'altitude et la latitude (au sud-ouest).

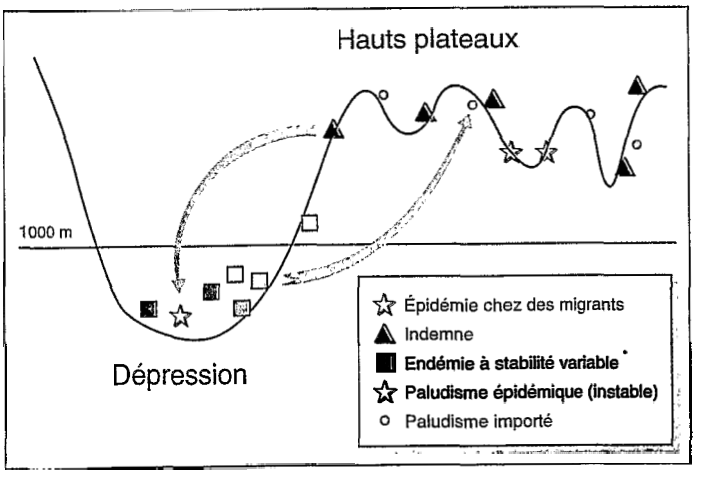


Figure 3. Coupe des zones de montagne au Burundi.

Figure 3. Cross-section of mountain region in Burundi.

Sur les plateaux, il avait disparu après les traitements insecticides des années 50. Il s'est progressivement réinstallé 25 ans plus tard et, à partir de 1983, a pris une allure épidémique touchant toutes les classes d'âge. Cette reprise de la transmission ne semble pas due à une cause unique. Plusieurs facteurs ont été évoqués :

— les cyclones, notamment ceux de 1982, 1983 et 1984 qui auraient contribué à la prolifération d'*An. arabiensis* et favorisé l'installation d'*An. funestus* qui semblait avoir disparu lors des traitements intradomiciliaires [73] ;

— une diminution numérique du bétail et sa stabulation dans les maisons par suite de l'insécurité favorisant le contact d'*An. arabiensis* avec l'homme [61]. De plus, la présence des animaux augmente la température ambiante des maisons et autorise l'accomplissement du cycle sporogonique ;

— une augmentation de la température moyenne [74].

La prévention des épidémies étant un des objectifs de la stratégie mondiale de la lutte contre le paludisme, la recherche des déterminants des épidémies devient une priorité. Le cas de Madagascar montre la complexité de l'approche.

Les îles périafricaines

Les îles voisines de la côte ne présentent aucun caractère différentiel vis-à-vis du continent (Zanzibar, Lamu, Paté, Sainte-Marie). Celles situées plus au large étaient, en général, inhabitées donc indemnes de paludisme lors de leur découverte par les navigateurs arabes ou européens. Si l'importation du parasite fut presque immédiate, l'implantation des vecteurs a été plus ou moins différée. Leur introduction peut résulter d'un déplacement anémochore mais aussi d'un transport par l'homme.

• Les îles atlantiques

Sainte-Hélène, Madère et les Açores sont restées vierges d'anophèles et de paludisme. Les îles du Cap-Vert, inhabitées lors de leur découverte en 1460, étaient infectées dès 1507. Le vecteur est *An. arabiensis* et le paludisme y est instable, de type sahélien, ce qui est en accord avec les faibles précipitations (200 mm) [75]. Les îles de Sao Tomé et du Prince étaient vierges lors de leur découverte mais le paludisme s'y installa immédiatement. Il est de type stable et le seul vecteur est *An. gambiae*. L'île de Malabo était déjà peuplée lorsque Fernando-Pô la visita et le paludisme y sévissait. Il est stable, de type équatorial [76].

• Les îles de l'océan Indien

Les Seychelles sont indemnes de paludisme [77], à l'exception des petites îles d'Aldabra et d'Assomption où des microépidémies ont été rapportées en 1908 et 1931 à la suite du passage de bateaux. *An. gambiae s.l.* a été signalé à Aldabra [78].

Les Mascareignes (Maurice, La Réunion et Rodrigue) étaient inhabitées lors de leur découverte. Jusqu'au milieu du XIXe siècle elles étaient un havre sanitaire pour les navigateurs et les Créoles vivant dans les îles impaludées. Les anophèles furent introduits à Maurice en 1865 ou 1866, peut-être à la suite de la mise en service de la navigation à vapeur ; ils ne gagnèrent La Réunion qu'en 1868 ou 1869 et pourraient être venus de Maurice par déplacement anémochore. Rodrigue, à l'écart des lignes de navigation et qui n'est pas sous le vent, est toujours indemne [79].

L'arrivée des anophèles fut suivie de violentes épidémies de paludisme puis la maladie s'installa dans les deux îles sur un mode endémo-épidémique. Elle fut éliminée dans les années 50 à La Réunion [80] et à Maurice [81]. Ces campagnes d'éradication ont tellement modifié la faune et le développement a changé l'environnement à tel point qu'il est impossible de rapporter le paludisme du début du siècle à l'un des schémas continentaux.

Actuellement, le seul vecteur présent à Maurice comme à La Réunion est *An. arabiensis*. A Maurice, il pullule dans les terrasses des toits après les pluies [82], à La Réunion il est exophile [26] et n'est plus vecteur pour l'heure [83]. L'hypothèse a été également émise qu'*An. gambiae s.s.* aurait été importé à Maurice et aurait été le responsable de l'épidémie initiale puis éliminé lors des opérations de lutte, mais ceci est contesté. Il semble bien qu'à Maurice au moins, *An. funestus* ait fait partie de la faune anophélienne [81] et qu'il ait été éliminé par les traitements domiciliaires. A La Réunion, les preuves manquent pour soutenir cette hypothèse.

Les quatre îles de l'archipel des Comores présentent un paludisme stable, de type équatorial avec quelques variantes locales, notamment à Anjouan [79, 84]. A la Grande Comore, le seul vecteur est *An. gambiae s.s.* Il s'est développé surtout depuis 1920, dans les citernes et les bassins d'ablution en l'absence d'eau de surface naturelle. Dans les autres îles, cet anophèle est accompagné d'*An. funestus* [85].

L'île yéménite de Socotra, au large de la Somalie, fait transition avec l'Asie. Le paludisme y est transmis par *An. culicifacies*, espèce orientale [26].

Les faciès secondaires

A l'intérieur de chacun de ces faciès, le paludisme est loin d'être homogène *(tableau 3)*, pas plus que ne le sont les reliefs, les sols et l'hydrographie.

Les reliefs

Outre les grandes zones de montagnes qui constituent un faciès individualisé, dans chacune des autres zones, les reliefs modifient l'épidémiologie du paludisme. Les pentes sont peu favorables à l'établissement des gîtes larvaires. Dans le faciès tropical des Monts Mandara, au Cameroun, autour de nombreux villages de crête il n'y a pas de gîte à anophèles ; ceux-ci viennent du piémont, et pour une courte saison, entraînant un paludisme endémo-épidémique [35].

Dans les régions de paludisme stable d'Afrique de l'Ouest et du Centre, les reliefs peu accusés, inférieurs à 1 500 m, ne semblent guère changer l'expression du paludisme, comme au Fouta Djalon, en Guinée, ou sur le plateau Bamoun au Cameroun [86]. Mais, dans les montagnes Bamiléké et le Manengouba, au Cameroun, les fortes pentes confinaient le paludisme aux fonds des vallées où le vecteur était *An. funestus*, les sommets étant indemnes [66]. Il semble que cette situation ait évolué ces dernières années et que le paludisme soit bien installé sur certains sommets comme à Dschang, naguère station climatique [87]. *An. gambiae s.s.*, vecteur princi-

Tableau 3

Facteurs secondaires de variation du paludisme en Afrique

A) Facteurs naturels
Reliefs : pentes
Grands fleuves : *An. gambiae* et *An. arabiensis* ;
allongement de la saison de transmission
Lagunes saumâtres : *An. melas* à l'ouest, *An. merus* à l'est ;
mauvais vecteurs du paludisme
Sols : perméabilité et absence d'eaux de surface

B) Facteurs anthropiques

- *Modifications des couverts végétaux*
  Déforestation : pénétration des espèces héliophiles : *An. gambiae*
  Désertification : gîtes de piétinement : *An. arabiensis*
- ***Modifications du réseau hydrographique***
  Barrages et irrigation, prolifération des anophèles surtout *An. gambiae* et *An. arabiensis* :
  — zone stable ; volant d'inertie de la prémunition absorbe variations locales
  — zone instable ; création de situations épidémiques ou endémisation plus forte
  Forages citernes : établissement de vecteurs
- *Urbanisation*
  Diminution des surfaces disponibles pour les gîtes : *An. gambiae, An. arabiensis*
  Pollution des eaux de surface
  Baisse de la transmission et de la prémunition
  Cas moins nombreux mais souvent sévères. Adultes touchés, se comportent comme migrants non immuns
- *Habitat et modes de stabulation du bétail*
- *Facteurs événementiels*
  Catastrophes naturelles ; changements climatiques
  Lutte antipaludique
  Migrations de population : problème des réfugiés
  Développement des transports aériens et terrestres ; l'implantation de nouveaux vecteurs pourrait être favorisée par des modifications climatiques ou anthropiques

Secondary factors accounting for malaria variation in Africa

pal, y est abondant (Petrarca, comm. pers.).

En Afrique de l'Est, sur un plateau d'une altitude moyenne de 1 000 m, la présence de reliefs plus élevés entraîne une diminution de l'endémie et, localement, son instabilité.

Dans les îles de La Réunion, Maurice, Mayotte, Anjouan, les zones d'altitude sont souvent indemnes de paludisme et ont servi de stations climatiques.

Les cours d'eau

Ils ont une double influence. Au moment de la décrue, les mares résiduelles qu'ils laissent constituent des gîtes très productifs pour les anophèles du complexe *An. gambiae*. Comme cette décrue se produit, en général, en saison sèche, il y a un allongement de la saison de transmission dans tous les faciès. Au Sud Cameroun, le lit de la Sanaga est un site de production d'*An. gambiae s.s.*, de janvier à mars, la transmission est alors très réduite en dehors des abords du fleuve [19, 88]. Mais ceci n'a guère de traduction épidémiologique dans cette région de paludisme stable. A Gambella, en Éthiopie, dans une zone de savanes humides, le même phénomène produit une transmission de saison sèche [29].

Dans les zones sahéliennes et sahélo-sahariennes, les abords des fleuves constituent des « manchons » de paludisme plus stable où la transmission se poursuit, par *An. gambiae* et *An. arabiensis*, une grande partie de l'année, comme au bord du Niger [89] *(cliché 9)*, du Logone au Tchad, du Nil au Soudan [90], de l'Uebbe Shebelli en Somalie.

Dans les régions de forêt tropicale, avant toute intervention humaine, les fleuves constituent des trouées par lesquelles s'introduisent les vecteurs héliophiles *(An. gambiae s.s.* et *An. moucheti)* qui se trouvent ainsi à pied d'œuvre lorsque l'homme s'installe.

Les lagunes saumâtres

Elles constituent les sites de développement d'espèces halophiles : *An. melas (cliché 10)* sur la côte occidentale et *An. merus* sur la côte orientale. Ce sont de mauvais vecteurs du paludisme qui entrent en compétition avec les espèces dulçaquicoles du complexe *An. gambiae*. Aussi, du fait de la présence de ces dernières, le paludisme garde-t-il une forte stabilité à Cotonou [91]. Mais à Lobito (Angola) où *An. melas* semblait le seul vecteur, l'indice parasitaire n'était que de 2 % [92].

Les sols

Au Congo et au Zaïre, les sols arénicoles des plateaux Batéké, très perméables, ne donnent qu'une végétation steppique. Les eaux de surface sont limitées à des dépressions. La transmission est très basse par rapport aux zones environnantes [93], mais ceci ne change pas fondamentalement le problème de santé publique.

Les faciès anthropiques

Depuis cinq à six millénaires, l'homme a modifié l'environnement pour ses activités agricoles et sociales *(tableau 3)*. Le processus s'est beaucoup accéléré depuis le début du siècle et surtout depuis 1950. L'expansion démographique entraîne une demande de produits vivriers et de biens de consommation tant de la part des autochtones que des pays industrialisés du Nord. Il s'ensuit une extension des zones cultivées aux dépens du milieu primaire et, notamment, de la forêt, ainsi qu'un remodelage du réseau hydrographique pour l'approvisionne

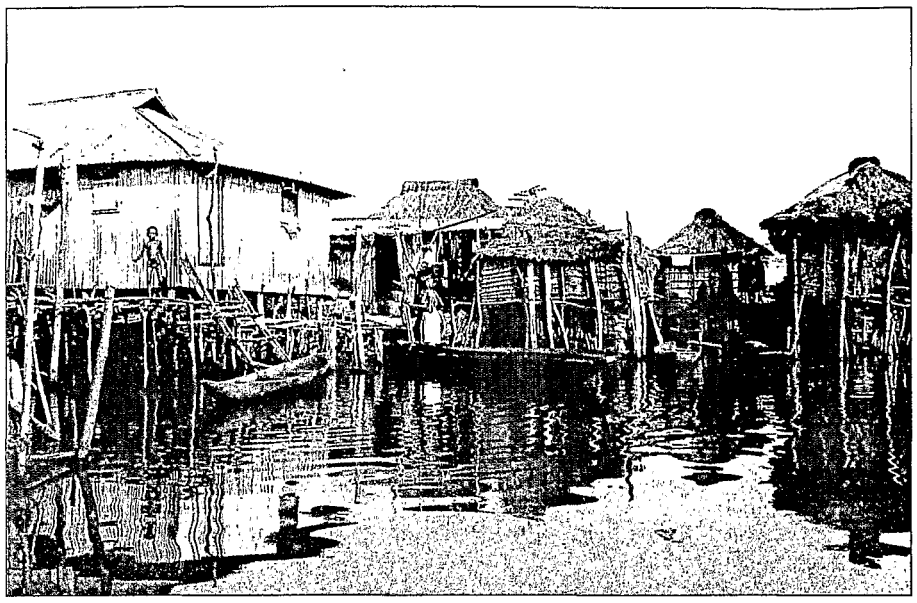
ment en eau des populations, la production d'énergie et l'irrigation. A ceci s'ajoutent l'urbanisation galopante et le développement rapide des échanges.

La déforestation

La forêt primaire n'était habitée que par des Pygmées. Dans leurs huttes, on ne trouve pas de vecteurs sauf lorsqu'elles sont construites à l'orée de la forêt. L'établissement de l'homme s'est traduit par une « ouverture » de la forêt pour les cultures et les voies de communications *(cliché 11)*. Dans les zones peu peuplées du Sud Cameroun, en 1958, *An. gambiae s.s.* était absolument inféodé aux activités humaines et présentait une très grande hétérogénéité d'un village à l'autre, suivant le degré d'anthropisation du milieu. La même hétérogénéité se retrouvait au Congo et en Côte-d'Ivoire. Cette situation tend à disparaître devant la destruction de la forêt *(cliché 12)*. Au Congo, par exemple, dans la région de Brazzaville, le paludisme tend à s'homogénéiser vers un niveau très élevé de transmission quasi permanente.

Les manipulations du réseau hydrographique

Les citernes destinées à fournir des eaux à usage domestique sont à l'origine d'un paludisme stable, dû à *An. gambiae s.s.* à la Grande Comore dans un faciès équatorial [84, 85], et

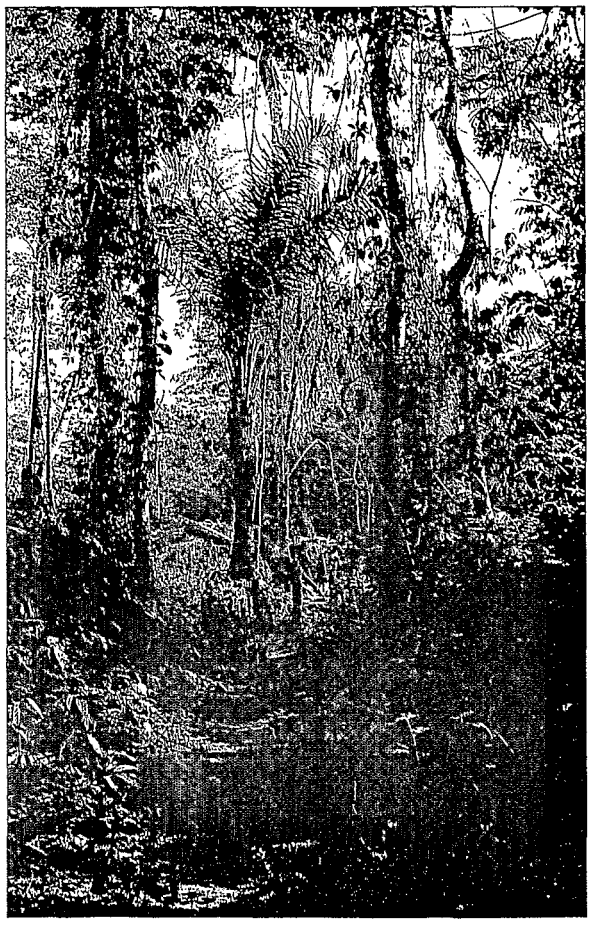


Cliché 10. Cité lacustre à Ganvié, Bénin. Domaine d'*An. melas* (cliché J. Mouchet).

Plate 10. Lakeside town in Ganvie, Benin ; home of *An. melas*.

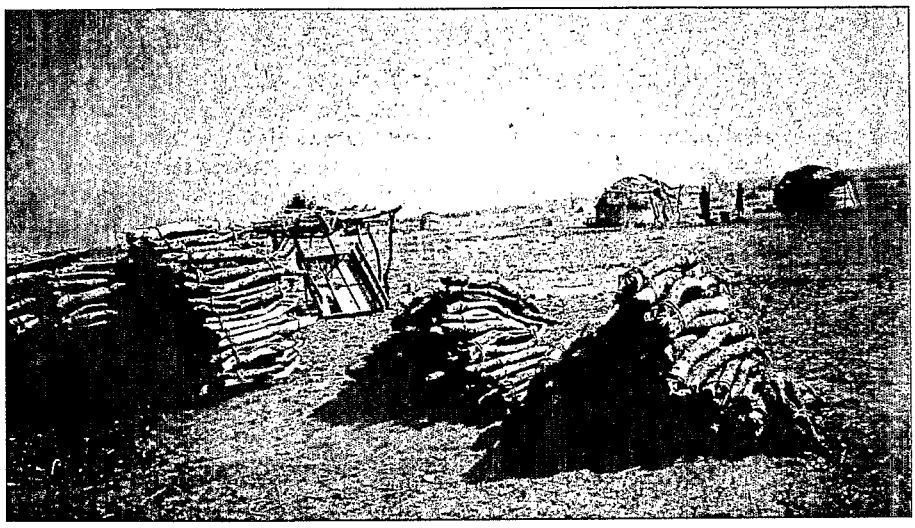
Cliché 9. Le Niger, source de vie... et de paludisme à Ayourou, Niger (cliché J. Mouchet).

Plate 9. The Niger, source of life... and malaria in Ayourou, Niger.



Cliché 11. Défrichement de la forêt au Cameroun (cliché J. Mouchet).

Plate 11. Forest clearing in Cameroon.



Cliché 12. Déboisement et désertification au Niger (cliché J. Mouchet).

Plate 12. Deforestation and desertification in Niger.

d'un paludisme instable dû à *An. arabiensis* en Somalie dans un faciès subdésertique [95]. A Djibouti, les puits jouent ces mêmes rôles [96]. Le paludisme endémique observé récemment dans l'oasis de Bilma au Niger pourrait être dû à l'apport d'eau douce par des forages profonds (Julvez, comm. pers.).

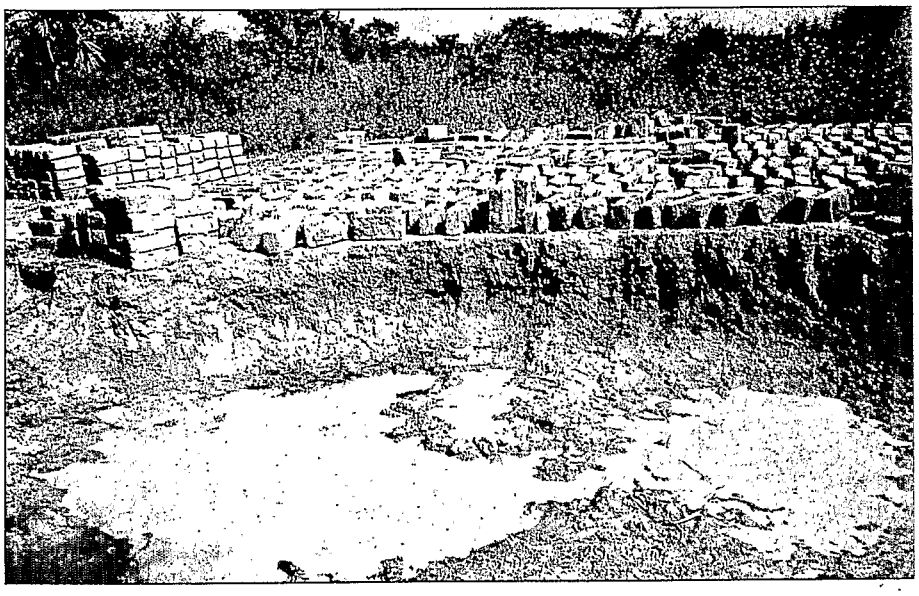
Les barrages, grands et petits, ainsi que les rizières avec leurs canaux d'amenée et de drainage entraînent des proliférations de vecteurs : *An. gambiae s.l.* dans les plans d'eau ensoleillés, *An. funestus* lorsqu'ils sont recouverts d'une végétation dressée. On a beaucoup écrit sur l'influence de l'irrigation sur la santé [97, 98]. Il faut considérer deux types de situation :

— dans les régions de paludisme instable, ces pratiques peuvent entraîner une forte augmentation de la maladie sur une population peu prémunie. Il se crée une situation épidémique qui peut ensuite évoluer vers une endémie comme dans le projet de développement de la Ruzizi, au Burundi [65] et dans celui du Nil Bleu près de Kharthoum au Soudan où l'indice parasitaire était de 28 % contre 3 % dans les villages hors projet [26] ;

— dans les zones de paludisme stable Waddy [99] ainsi que Philippon et Mouchet [100] avaient estimé que l'irrigation ne devait pas beaucoup changer la situation. Confirmation de l'hypothèse fut apportée dans la vallée de Kou, au Burkina Faso où la prolifération d'*An. gambiae* n'a pas provoqué d'augmentation de la transmission car les indices sporozoïtiques étaient très bas [101]. En revanche, au Kenya, dans l'Ahero Scheme, dans un faciès tropical voisin de celui du Burkina, les indices paludométriques et la mortalité infantile étaient plus élevés dans le périmètre irrigué que dans les villages hors projets [102]. Mais les

Cliché 13. Gîtes périurbains à *An. gambiae* à Yaoundé Cameroun (cliché P. Carnevale).

Plate 13. Semiurban breeding places of *An. gambiae* ; Yaounde, Cameroon.



Cliché 14. Fosses d'emprunt de terre, gîte à *An. gambiae*, Bobo-Dioulasso, Burkina Faso (cliché J.-P. Hervé).

Plate 14. Soil excavation pits in Bobo-Dioulasso, Burkina Faso ; breeding place of *An. gambiae*.

méthodes d'approche des deux situations étaient différentes.
Les études faites dans des zones irriguées, mais dans diverses situations, au Burundi, au Soudan et au Burkina, ont fait émerger une constatation jusque-là passée inaperçue : la corrélation inverse entre la densité anophélienne et leur indice sporozoïtique, si bien que c'est lorsque les anophèles sont peu nombreux que la transmission se produit [68, 103].

Dans les zones irriguées, l'amélioration du revenu des habitants leur permet un meilleur accès aux soins et à la protection individuelle contre les vecteurs. Dans la vallée du Kou, tout le monde dispose de chloroquine et de moustiquaires ; l'état sanitaire est meilleur que dans les villages de savane environnants. Mais l'emploi massif que les agriculteurs font souvent des insecticides contre les ravageurs de riz, et surtout du coton, a rendu les anophèles résistants à certains insecticides ce qui peut les rendre plus difficiles à contrôler à long terme [104, 105].

L'urbanisation

L'urbanisation, qui augmente de 6 % par an dans les pays en développement, est un des phénomènes majeurs de cette fin de siècle qui, selon toute vraisemblance, se poursuivra au siècle prochain.

En Afrique, il n'y a pas de paludisme spécifiquement urbain comme en Inde. En ville, les vecteurs sont des espèces rurales, surtout *An. gambiae s.s.* et *An. arabiensis*, qui pénètrent plus ou moins à l'intérieur des agglomérations suivant la densité des surfaces bâties ou viabilisées et la pollution des eaux de surface *(cliché 13)*.

Dans les cités qui se sont développées autour d'un centre organisé, il y a une diminution de la transmission et des indices parasitaires de la périphérie vers le centre. A Bobo-Dioulasso (Burkina Faso) *(cliché 14)*, le taux annuel d'inoculation est de 350 en milieu rural, 4,6 dans les quartiers suburbains et 0,4 au centre-ville [106] ; les indices plasmodiques sont de 65 à 90 % en milieu rural contre 21 à 48 % en milieu urbain [107]. Le schéma est identique à Brazzaville [108]. A Cotonou, ville bâtie entre la lagune et la mer, le paludisme urbain reste intense [91, 109].

A Pikine, ville satellite de Dakar (Sénégal), les habitants pratiquent le maréchage et creusent des puits où l'eau arrive à fleur de terre ; il y a une forte transmission par *An. arabiensis* dans les quartiers périphériques, plus élevée que dans la campagne environnante [44], mais qui reste limitée au voisinage immédiat des gîtes larvaires [110].

Le problème du paludisme urbain en Afrique dépend donc à la fois du faciès épidémiologique où la ville se situe et de la structure propre de la cité [111].

D'une façon générale, la diminution de la transmission et l'augmentation de la prise d'antimalariques en ville se traduisent par une moindre immunité de la population. Dès lors, les sujets contaminés, soit sur place, soit au cours de déplacements en région rurale, présentent des formes graves, voire des neuropaludismes dans toutes les classes d'âge.

Le cadre villageois et les rapports homme/bétail

• Position des habitations par rapport aux gîtes larvaires

Hippocrate conseillait de construire les habitations loin des marais pour éviter les fièvres. Cette prise en compte de l'environnement était parfaitement justifiée dans le périmètre méditerranéen. Qu'en est-il en Afrique tropicale ?

Tous les entomologistes ont constaté une corrélation entre la proximité des gîtes larvaires productifs et la densité de piqûres d'anophèles dans les villages. Au sein même d'un village, on a constaté souvent un rapport de 1 à 20 pour la densité des anophèles dans les différentes maisons suivant leur situation. La traduction de cette variabilité en termes d'épidémiologie et de clinique est très différente suivant le faciès épidémiologique et, donc, la stabilité du paludisme.
Au Congo, dans un faciès équatorial de paludisme très stable, on observe de grandes différences dans la transmission entre Djoumouna, avec 1 000 piqûres infectées par an [20], et deux villages très voisins du Mayombe, Kulila et Makaba, avec respectivement 237 et 80 piqûres infectées par an [21]. En revanche, il n'y a pas de différence significative des manifestations cliniques dans les trois situations.
Dans les montagnes Bamiléké, au Cameroun, où le paludisme est peu stable, les gîtes étaient concentrés dans les vallées ; on observait une réduction très sensible des indices paludométriques à mesure que l'on s'élevait sur les versants. Ils devenaient nuls à 300 m des gîtes [66].

• La cohabitation homme/bétail

On a observé depuis longtemps en Europe que la disparition du paludisme était concomitante de la séparation entre locaux de stabulation et logements des villageois. La situation inverse se produit dans certains pays, en particulier à Madagascar. La présence des animaux augmente la température ambiante et favorise le cycle sporogonique. Par ailleurs, elle attire près de l'homme des espèces plutôt zoophiles comme *An. arabiensis*. Cette cohabitation homme-bétail facilite la transmission, en particulier dans des zones où les conditions climatiques constituent une limitation.

Les facteurs événementiels

Changements climatiques et catastrophes naturelles

Il a été constaté qu'après les cyclones on assistait à des flambées de paludisme. C'est même à la suite de plusieurs cyclones que s'est manifestée l'épidémie de Madagascar. Ces calamités agiraient de deux façons : en créant un grand nombre de gîtes larvaires et en détruisant les infrastructures, notamment celles de drainage. Ce dernier point a été invoqué à Madagascar pour expliquer la recrudescence d'*An. funestus*, mais le manque d'entretien des drains ne peut être éludé.
La sécheresse en elle-même est un facteur défavorable au paludisme, mais la population a tendance à voir s'estomper son immunité. Aussi, lorsqu'une saison pluvieuse succède à plusieurs années de sécheresse, des épidémies surviennent comme au Botswana et en Namibie en 1988.
L'augmentation de la température a été invoquée comme cause d'épidémies

de paludisme dans des régions auparavant indemnes de la maladie. Une récente étude, au Rwanda [112] a fait ressortir une corrélation, en altitude, entre l'incidence des cas de paludisme et une augmentation de température. L'auteur excluait l'intervention d'autres facteurs. C'est un sujet très préoccupant dans la mesure où de nombreux météorologistes prévoient une augmentation de la température du globe. Ce qui se passe en altitude pourrait se produire en latitude, amenant une extension du paludisme à *P. falciparum*.

Les traitements insecticides

Les traitements insecticides intradomiciliaires par le DDT ou d'autres insecticides ont amené une disparition ou une régression du paludisme sporadique et, parfois, définitive, provenant d'une altération de la faune anophélienne, ou même de la disparition de certaines espèces qui se sont réinstallées ou non après la cessation des traitements. Dans le Sud Cameroun, *An. gambiae* et *An. funestus* avaient disparu de la zone pilote de Yaoundé. Ils sont revenus dès la cessation des opérations [113]. A Madagascar, *An. funestus* avait disparu de la majeure partie des plateaux et n'y est revenu que plusieurs années après la fin des traitements. A Maurice les campagnes ont fait disparaître *An. funestus* et peut-être *An. gambiae s.s.* qui n'y sont toujours pas revenus.

Actuellement, les pulvérisations intradomiciliaires visent à diminuer la transmission sans pour autant vouloir éliminer le vecteur. Au Burundi, un cycle par an au malathion, insecticide peu rémanent, permet d'endiguer la période de forte transmission qui est de courte durée. La densité du vecteur est restée quasiment inchangée et une faible transmission est maintenue toute l'année. Cette application, mieux ciblée, excerce une pression sélective réduite sur la population anophélienne : après huit années de traitement, la sensibilité du vecteur au malathion est restée inchangée [114].

De la même manière, les moustiquaires imprégnées ne visent pas l'arrêt de la transmission et encore moins l'éradication des vecteurs. Une diminution de la transmission permet d'éviter une surcharge parasitaire tout en permettant un contact régulier avec le parasite, condition *sine qua non* pour le développement de l'état de prémunition. Seules les mesures de la morbidité et de la mortalité permettent, aujourd'hui, d'apprécier cet état.

Ces précisions apportent une réponse à l'argument brandi à l'encontre de la lutte antivectorielle et des moustiquaires imprégnées, à savoir : la perte de l'immunité et le risque d'épidémies meurtrières lors de la cessation des opérations. Ce risque demande à être objectivé par des faits. Or, les rapports sur l'Afrique de l'Ouest et du Centre sont empreints de subjectivité.

De plus en plus, les populations participent à leur propre automédication et à leur protection individuelle, ce qui diminue à la fois l'incidence et la gravité de la maladie [115, 116].

L'intensification des échanges internationaux

Depuis l'Antiquité, l'homme et ses moyens de transport ont véhiculé parasites et vecteurs. Avec les transports modernes de plus en plus rapides, aucun pays n'est à l'abri de l'importation de l'un et/ou de l'autre. L'importation d'un parasite est peu dangereuse (sauf pour le patient) tant qu'il n'y a pas de vecteurs pour le transmettre.

La navigation à vapeur pourrait être à l'origine de l'invasion de l'île Maurice par des vecteurs ; l'avion ou des avisos rapides, selon les auteurs, ont été associés à l'invasion d'*An. gambiae s.l.* au Brésil d'où il a ensuite été éliminé. *An. arabiensis* a envahi plusieurs fois la Haute-Égypte, notamment en 1948, avant d'en être délogé [117].

L'important n'est pas l'introduction quasi inévitable d'un vecteur, mais son implantation durable. Dans ce domaine, nous ne pouvons que conjecturer. *An. arabiensis* pénétra fréquemment dans la République de Djibouti sans y faire souche. Depuis 1973 il y semble bien établi [118]. Pourquoi cette brusque adaptation ? Que se passerait-il si la température globale augmentait d'un à deux degrés ? Cette éventualité a été évoquée pour les régions montagneuses mais peut également favoriser l'implantation d'espèces tropicales dans des zones subtropicales ou même méditerranéennes.

Depuis la création du barrage d'Assouan, l'Égypte vit dans la crainte de voir *An. gambiae* s'installer sur son territoire à la faveur de la navigation sur le Nil.

Les États du Maghreb craignent que *P. falciparum*, d'origine africaine, ne s'adapte aux vecteurs locaux, notamment *An. labranchiae* qui pullule dans les nombreux petits barrages des collines. Ils s'inquiètent également d'une colonisation des oasis par *An. gambiae* et de l'installation de ce vecteur sur leur territoire à l'occasion des modifications climatiques. A cet égard, l'augmentation du trafic sud-nord sur la route transsaharienne accroît le risque d'importation d'*An. gambiae s.l.*

Les conséquences de l'importation et de l'implantation de vecteurs sont devenues des sujets d'actualité mais les informations disponibles, insuffisantes et fragmentaires, rendent toute prévision aléatoire.

Migrations et réfugiés

Les migrations des travailleurs agricoles, venant de zones fortement impaludées, créent un flux de parasites vers les zones indemnes. Dans les plantations de coton du Zimbabwe, les travailleurs saisonniers ramenaient le parasite aux sédentaires [119]. Réciproquement, les ouvriers venant de régions sans paludisme sont victimes de véritables épidémies à leur arrivée dans des zones impaludées comme la Ruzizi au Burundi [68].

L'arrivée massive de réfugiés d'Éthiopie à Kassala (Soudan) a provoqué de très graves épidémies, mises en relief par les médias, non seulement dans les camps mais aussi dans la population autochtone de cette région à paludisme instable.

Le polymorphisme du paludisme en Afrique

Ce travail est un essai de stratification du paludisme en Afrique tropicale, à différentes échelles, du faciès épidémiologique au cadre familial. Nous avons souhaité faire ressortir à la fois la spécificité du paludisme en Afrique et sa diversité au sein de ce que l'on peut considérer comme un « foyer continental ». Cependant, nous sommes conscients qu'il n'intègre pas toutes les

données, notamment dans le domaine socio-économique, dont la prise en compte est récente et qui reste très porteur au niveau de la recherche.
Notre but est de provoquer une réflexion sur la définition de stratégies spécifiques de lutte en fonction de ces caractéristiques. En effet, la situation africaine n'est comparable ni à celle de l'Asie, ni à celle des Amériques, mosaïques de foyers spatialement limités. Les méthodes de lutte, en particulier contre les vecteurs, doivent cesser d'être une simple transposition de celles appliquées, avec plus ou moins de succès, dans d'autres continents. L'Afrique doit élaborer ses propres stratégies en tournant le dos au concept de stratégie globale, survivance du concept d'éradication, qui régissait jusqu'alors les sommets internationaux. La prise en compte de la diversité épidémiologique est incontournable dans les opérations de lutte [120]. Toutefois, poussée à l'extrême, elle peut donner une image d'une situation tellement complexe qu'aucune action n'est envisageable hors d'un contexte local. Ce serait une erreur d'en rester là. C'est pourquoi la notion de faciès, ou de strate éco-épidémiologique, a été dégagée. Elle a permis de définir de vastes zones globalement comparables, suffisamment homogènes pour que la validité et l'efficience d'un ensemble de moyens de lutte antipaludique puissent être établies ■

Résumé

Les résultats très inégaux des campagnes de lutte antipaludique ont fait ressortir la diversité épidémiologique du paludisme et la nécessité d'adapter les stratégies d'interventions aux diverses situations.
Cette diversité est due, certes, aux espèces parasitaires et à la réponse des populations face à l'infection, mais surtout aux modalités de la transmission qui provoquent à la fois les phénomènes morbides et les réactions de défense de l'homme. La transmission est liée à la présence de vecteurs plus ou moins compétents, à leur abondance et à leur rythme saisonnier, facteurs qui dépendent tous, à différents niveaux, de l'environnement.

Au niveau intercontinental, la biogéographie régit la répartition des diverses espèces d'anophèles. Dans l'Afrique intertropicale, on trouve partout *An. gambiae s.s.* ou *An. arabiensis* ou *An. funestus* et, plus souvent, plusieurs de ces espèces ensemble. C'est pourquoi ce continent constitue un énorme foyer ininterrompu de *Plasmodium falciparum* qui produit 85 % des cas de paludisme du monde alors qu'il n'héberge que 8 % de sa population.

Au niveau régional, et dans l'Afrique intertropicale en particulier, le paludisme présente plusieurs faciès épidémiologiques :
— les faciès équatorial et tropical où le paludisme est stable. Toute la population est touchée et développe une prémunition pendant la prime enfance au prix d'une mortalité infanto-juvénile élevée, les adultes sont ensuite peu touchés par la maladie ;
— le faciès sahélien où la stabilité du paludisme est intermédiaire ;
— les faciès sahélo-saharien, austral et montagnard, où le paludisme est instable. L'irrégularité de la transmission n'entraîne pas le développement d'une prémunition et, au cours de certaines années pluvieuses et/ou chaudes, des épidémies, touchant toutes les classes d'âges, peuvent éclater.
Quatre de ces faciès se retrouvent à Madagascar. Les autres îles périafricaines se rattachent à l'un ou l'autre de ces types.

Au niveau local, ces faciès peuvent être localement modifiés par les cours d'eau, les reliefs et les sols.

Quant à l'anthropisation du milieu, elle se traduit par une modification des couverts végétaux (notamment la déforestation), des modifications du réseau hydrographique (forages, barrages, irrigation), et par l'urbanisation. En ville, il y a beaucoup moins de transmission que dans les zones rurales, l'immunité des citadins en est réduite et, lorsqu'ils sont contaminés, ils présentent souvent des formes graves de la maladie.

Il faut également tenir compte des facteurs événementiels que sont les catastrophes naturelles et les changements climatiques, les déplacements des travailleurs et des réfugiés politiques, ainsi que les traitements insecticides. Le développement rapide des transports crée un risque d'importation de parasites et de vecteurs dans le monde entier.
Les facteurs intervenant au niveau local, avec l'anthropisation du milieu, ont des conséquences différentes suivant les faciès où ils se produisent et, *a fortiori*, suivant les régions biogéographiques. La riziculture irriguée, par exemple, a provoqué une épidémie de paludisme au Burundi, en faciès montagnard, où la maladie était instable ; elle a été neutre au Burkina Faso, en faciès tropical, où elle était stable.

Les niveaux de diversifications rencontrés en Afrique se retrouvent dans les autres continents.

Références

1. OMS. *Stratégies de lutte contre le paludisme dans la Région Africaine et Étapes pour leur mise en œuvre.* Résumé du rapport de la Conférence inter-régionale sur le paludisme en Afrique, Brazzaville, 21-25 octobre 1991 ; 12 p.

2. Mouchet J, Carnevale P. Le paludisme, composante de l'environnement africain. *ORSTOM Actualités* 1988 ; 20 : I-VIII.

3. Macdonald G. *The Epidemiology and control of Malaria.* Oxford Univ Press, 1957 ; 201 p.

4. Wilson DB, Boyd MF. *Malariology,* Philadelphia : Saunders Ed, 1949.

5. De Meillon B. *The Anophelini of the Ethiopian Geographical Region.* Publ Sth Afr Inst Med Res 1947 ; 49.

6. Gillies MT, de Meillon B. *The* Anophelinae *of Africa south of Sahara (Ethiopian) zoogeographical Region.* Johannesburg : South Afr Inst Med Research 1968 ; 343 p.

7. Ambroise-Thomas P. Physiopathologie, réceptivité, résistance innée. *Paludisme.* Paris : Ellipses/AUPELF, 1991 : 60-5.

8. Danis M. Symptomatologie. *Paludisme.* Paris : Ellipses/AUPELF, 1991 : 87-99.

9. Bruce-Chwatt LS. Paleogenesis and Paleo Epidemiology of Primate Malaria. *Bull WHO* 1965 ; 32 : 363-87.

10. Cox FEG. Malaria immunity. Indonesian and Sudanese style. *Nature* 1984 ; 309 : 402-3.

11. Camus D. La réponse immune de l'hôte et l'adaptation du parasite. *Paludisme.* Paris : Ellipses/AUPELF, 1991 : 66-71.

12. Richard A, Lallemant M, Trape JF, Carnevale P, Mouchet J. Le paludisme dans la région forestière du Mayombé, RP Congo. III. Place du paludisme dans la morbidité générale. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1988 ; 68 : 317-29.

13. Abel L, Cot M, Mulder L, Carnevale P, Feingold J. A major gene controls blood infection levels in human malaria. *Am J Hum Gen* 1992 ; 50 : 1308-17.

14. Guillo du Bodan H. Contribution à l'étude de la mortalité et de la morbidité chez l'enfant de moins de 5 ans en milieu tropical. A propos d'une étude effectuée dans un secteur de la région de Brazzaville (RP Congo). Thèse Doc Méd, Université de Paris-Sud, 1982.

15. Carnevale P, Robert V, Molez JF, Baudon D. Faciès épidémiologiques des paludismes en Afrique subsaharienne. *Études médicales* 1984 ; 3 : 123-33.

16. Mouchet J, Gariou J. Répartition géographique et écologique des anophèles au Cameroun. *Bull Soc Path Exot* 1961 ; 54 : 102-7.

17. Livadas G, Mouchet J, Gariou J, Chastang R. Peut-on envisager l'éradication du paludisme dans la région forestière du Sud Cameroun ? *Rivista di Malariologia* 1958 ; 37 : 229-56.

18. Coz J, Hamon J, Sales S, Eyraud M, Brengues J, Subra R, Accrombessi R. Études entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense dans la région de Sassandra, Côte-d'Ivoire. *Cah ORSTOM, Sér Ent Méd et Parasitol* 1966 ; 4 : 13-42.

19. Carnevale P, Le Goff G, Toto JC, Robert V. *Anopheles nili* as the main vector of human malaria in villages of southern Cameroon. *Med Vet Entomol* 1992 ; 6 : 135-8.

20. Carnevale P. Le paludisme dans un village des environs de Brazzaville. *Thèse Doc Sc, Univ Paris Sud,* n° 2175, 1979.

21. Richard A, Zoulani A, Lallemant M, Trape JF, Carnevale P, Mouchet J. Le paludisme dans la région forestière du Mayombé, RP Congo. I. Présentation de la région et données entomologiques. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1988 ; 68 : 293-303.

22. Davidson G, Draper CC. Field studies of some basic factors concerned in the transmission of malaria. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 1953 ; 47 : 522-35.

23. Davidson G. Further studies of the basic factors concerned in the transmission of malaria. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 1955 ; 49 : 339-50.

24. Richard A, Lallemant M, Trape JF, Carnevale P, Mouchet J. Le paludisme dans la région forestière du Mayombé, RP Congo. II. Observations parasitologiques. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1988 ; 68 : 305-16.

25. Baudon D, Gazin P, Galaup B, *et al.* Fiabilité de l'examen clinique dans le diagnostic des fièvres palustres en zone d'endémie ouest-africaine. *Med Trop* (Marseille) 1988 ; 48 : 123-6.

26. Zahar AR. Vector bionomics in the Epidemiology and Control of Malaria Part. 1. The WHO African Region and the Southern WHO Eastern Mediterranean Region. *VBC/85.3,* 1985 ; 244 p.

27. Choumara R, Hamon J, Ricossé J, Bailly H, Adam JP. Le paludisme dans la zone pilote de Bobo-Dioulasso. *Cahiers ORSTOM, Sér Ent* 1959 ; 1 : 125 p.

28. Onori E, Benthein G. An investigation of the annual cycle of malaria in an area of Uganda. *Parassitologia* 1969 ; 11 : 251-70.

29. Krafsur ES. Malaria transmission in Gambella, Illubabor province. *Eth Med J* 1971 ; 9 : 75-94.

30. Robert V, Carnevale P, Ouedraogo V, Petrarca V, Coluzzi M. La transmission du paludisme humain dans un village de savane du sud-ouest du Burkina Faso. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1988 ; 68 : 107-21.

31. Service MW, Joshi GP, Pradham GD. A survey of *Anopheles gambiae* and *An. arabiensis* in the Kisumu area of Kenya following insecticidal spraying with OMS 43 (Fenitrothion). *Ann Trop Med Parasit* 1978 ; 72 : 377-86.

32. Coz J. Contribution à l'étude du complexe *An. gambiae.* Répartition géographique et saisonnière en Afrique de l'Ouest. *Cah ORSTOM, Sér Ent Méd et Parasitol* 1973 ; 11 : 3-31.

33. Joshi CP, Service MW, Pradhan GD. A survey of species A and B of the *Anopheles gambiae* complex in Kisumu area of Kenya, prior to insecticidal spraying with fenitrothion. *Ann Trop Med Parasit* 1975 ; 69 : 91-104.

34. White GB. The *Anopheles gambiae* complex and malaria transmission around Kisumu, Kenya. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 1972 ; 66 : 572-81.

35. Cavalié P, Mouchet J. Les campagnes expérimentales d'éradication du paludisme dans le nord de la République du Cameroun - I - Les vecteurs et l'épidémiologie du paludisme dans le Nord-Cameroun. *Méd Trop* (Marseille) 1961 ; 21 : 847-70.

36. Molineaux L, Gramiccia G. The Garki Project : Research on epidemiology and control of Malaria in the Sudan Savana of West Africa. Genève : OMS, 1980.

37. Konaté L. Épidémiologie du paludisme dans un village de savane soudanienne : Dielmo, Sénégal. Thèse doctorat 3e cycle, Dakar, 1991.

38. Boudin C, Robert V, Verhave JP, Carnevale P, Ambroise-Thomas P. *Plasmodium falciparum* and *P. malariae* epidemiology in a West African village. *Bull WHO* 1991 ; 69 : 199-205.

39. Gazin P, Robert V, Carnevale P. Étude longitudinale des indices paludologiques dans deux villages de la région de Bobo-Dioulasso, Burkina Fasso. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1985 ; 65 (suppl. 2) : 181-6.

40. Wernsdorfer G, Wernsdorfer W. Malaria in mittleren Nilbecken and dessen Randgebeitem. *Ztschr Tropenmed Parasit* 1967 ; 8 : 11-44.

41. Baudon D, Gazin P, Rea D, Carnevale P. A study of malaria morbidity in a rural area of Burkina Faso (West Africa). *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 1985 ; 79 : 283-4.

42. Gazin P, Robert V, Cot M, *et al.* Le paludisme dans l'Oudalan, région sahélienne du Burkina Faso. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1988 ; 68 : 255-64.

43. Hamon J, Coz J, Sales S, Ouedraogo C. Études entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de steppe boisée, la région de Dori (République de Haute-Volta). *Bull IFAN* 1965 ; 27 : 1115-50.

44. Vercruysse J, Jancloes. Étude entomologique sur la transmission du paludisme humain dans la zone de Pikine (Sénégal). *Cah ORSTOM, Sér Ent Méd Parasitol* 1981 ; 19 : 165-78.

45. Gazin P, Cot M, Sana S, *et al.* La part du paludisme dans les consultations d'un dispensaire sahélien. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1988 ; 68 : 15-25.

46. Doumbo O, Keita O, Traoré SF, *et al.* Les aspects parasitologiques de l'épidémiologie du paludisme dans le sahara malien. *Médecine d'Afrique noire* 1991 ; 38 (2) : 103-9.

47. Chauvet G, Benzerroug EH, Djibo A, Doumbo O, Robert V, Touré Y. Potentiel de transmission du paludisme dans la zone saharo-sahélienne de la route transsaharienne. *Bull Soc Franç Parasitol* 1990 ; 8 (suppl. 2) : 724.

48. Stafford Smith DM. Mosquito records from the Republic of Niger, with reference to the construction of the new « Trans-Sahara Highway ». *J Trop Med Hyg* 1981 ; 84 : 95-100.

49. Courtois D, Mouchet J. Étude des populations de culicides dans le territoire français des Afars et des Issas. *Méd Trop* (Marseille) 1970 ; 30 : 837-46.

50. Rodhain F, *et al.* Les culicidés du territoire français des Afars et des Issas. I. Le genre *Anopheles. Bull Soc Path Exot* 1977 ; 70 : 302-8.

51. Rioux JA. Contribution à l'étude des culicidés au Nord Tchad. *Mission épidémiologique au Nord-Tchad,* Paris : Arts et Mét Graph, 1960 : 54-63.

52. Omer SM, Cloudsley-Thompson JL. Dry season biology of *An. gambiae* in the Sudan. *Nature* 1968 ; 217 : 879-80.

53. Alves W, Blair DM. Malaria control in Southern Rhodesia. *J Trop Med Hyg* 1955 ; 58 : 273-80.

54. Mastbaum O. Observations of two epidemic malaria seasons (1946 and 1953) before and after malaria control in Swaziland. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 1954 ; 48 : 325-31.

55. Ramsdale CD, Rivola E. A note on the response of *An. gambiae* to spraying with HCH in Swaziland. WHO/MAL/481.64, 1964.

56. Mouchet J. Mission in Swaziland - June 14-21 1987, Rpt to WHO Regional Office for Africa, 1987 ; 19 p.

57. Anonyme. Progrès réalisés dans la lutte antipaludique. Doc AFR/RC 38/5. 38e session du Comité régional de l'OMS pour l'Afrique, Brazzaville, 7-14 septembre 1988.

58. Meyus H, Lips M, Caubergh H. L'état actuel du paludisme d'altitude au Rwanda-Burundi. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1962 ; 42 : 771-82.

59. Garnham PCC. Malaria epidemics at exceptionally high altitude in Kenya. *Brit Med J* 1945 ; 11 : 45-67.

60. Roberts JMD. The control of epidemic malaria in the highlands of western Kenya. I. Before the campaign. *J Trop Med Hyg* 1964 ; 67 : 161-8.

61. Fontenille D, Lepers JP, Campbell GH, Coluzzi M, Rakotoarivony I, Coulanges P. Malaria transmission and vector biology in Manarintsoa, high plateaux of Madagascar. *Am J Trop Med Hyg* 1990 ; 43 (2) : 107-15.

62. Fontaine RE, Najjar AE, Prince JD. The 1958 malaria epidemic in Ethiopia. *Am J Trop Med Hyg* 1961 ; 10 : 795-803.

63. Rishikesh N. Observations on anopheline vectors in an upland valley of Ethiopia. WHO/MAL/66.554 : 1966.

64. White GB, *et al.* Malaria vector capacity of *Anopheles arabiensis* and *An. quadriannulatus* in Ethiopia. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 1980 ; 74 : 383-4.

65. Coosemans M. Comparaison de l'endémie malarienne dans une zone de riziculture et dans une zone de culture du coton dans la plaine de la Ruzizi, Burundi. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1985 ; 65 (suppl. 2) : 187-200.

66. Mouchet J, Gariou J. Anophélisme et paludisme dans le département Bamiléké. *Rech et Études Camerounaises* 1960 ; 1 : 92-114.

67. Severini C, Fontenille D, Ramiakajato MR. Importance d'*Anopheles funestus* dans la transmission du paludisme au hameau de Mahitsy à Tananarive, Madagascar. *Bull Soc Path Exot* 1990 ; 83 : 114-6.

68. Coosemans M. Épidémiologie du paludisme dans la plaine de la Ruzizi, Burundi. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1984 ; 64 : 135-58.

69. Fontenille D. Hétérogénéité de la transmission du paludisme à Madagascar. *Mem Soc Royale Belge Entomol* 1991 ; 35 (sous presse).

70. Fontenille D, Lepers JP, Coluzzi M, Campbell GH, Rakotoarivony I, Coulanges P. Malaria transmission and vector biology on Sainte-Marie Island, Madagascar. *J Med Entomol* 1992 ; 29 (2) : 197-202.

71. Ralisoa. Rapport Université Antananarivo, 1991.

72. Fontenille D, Campbell GH. Is *Anopheles mascarensis* a new malaria vector in Madagascar ? *Am J Trop Med Hyg* 1992 ; 46 (2) : 28-30.

73. Ravaonjanahary C. Rapport OMS, 1988.

74. De Zulueta. Rapport OMS, 1987.

75. Cambournac JFC, Santa Rita Vieita H, Coutinho MA, Soares FA, Brito Soares A, Janz GJ. Note sur l'éradication du paludisme dans l'île de Santiago (République du Cap Vert). *Anais Do Inst Hig Méd Trop* 1984 ; 10 : 23-34.

76. Roche S, De Diego JA, Penin P, Santos M, Del Rey J. An epidemiological study of malaria in Bioko an Annobon islands (Equatorial Guinea). *Ann Trop Med Parasitol* 1991 ; 85 : 477-87.

77. Lambrecht FL. Notes on the ecology of Seychelles mosquitoes. *Bull Entomol Res* 1971 ; 60 : 513-32.

78. Bruce-Chwatt LS. Malaria threat to the Seychelles. *Brit Med J* 1976 ; 2 : 754-5.

79. Julvez J, Galtier J, Ali Halidi M, Henry M, Mouchet J. Épidémiologie du paludisme et lutte antipaludique à Mayotte (Archipel des Comores, océan Indien) ; évolution de la situation de 1976 à 1986 : perspectives. *Bull Soc Path Exot* 1987 ; 80 : 505-19.

80. Hamon J, Dufour G. La lutte antipaludique à La Réunion. *Bull WHO* 1954 ; 11 : 525-56.

81. Dowling MAC. Control of Malaria in Mauritius : eradication of *Anopheles funestus* and *Aedes aegypti*. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 1953 ; 47 : 177-98.

82. Gopaul AR, Konfortion P. Roof top breeding of *Anopheles arabiensis* and spread of malaria in Mauritius. *The Mauritius Inst Bull* 1988 ; 10 (2).

83. Denys JC, Isautier N. Le maintien de l'éradication du paludisme dans l'île de La Réunion (1979-1990). *Ann Soc Belge Méd Trop* 1991 ; 71 : 209-19.

84. Blanchy S, Benthein F, Sabatinelli G. Épidémiologie du paludisme en République fédérale islamique de Comores. *Cah ORSTOM, Sér Ent Méd Parasitol* 1987 ; 25 (n° spécial) : 45-52.

85. Brunhes J. Les moustiques de l'archipel des Comores. I. Inventaire, répartition et description de quatre espèces ou sous-espèces nouvelles. *Cah ORSTOM, Sér Ent Méd Parasitol* 1977 ; 15 : 131-52.

86. Languillon J. Carte épidémiologique du paludisme au Cameroun. *Bull Soc Path Exot* 1957 ; 50 : 585-600.

87. Cot M, Garde X, Miailhes P, Louis JP, Carnevale P, Louis FJ. Paludisme en zone d'altitude : résultats d'une enquête à Dschang (Ouest Cameroun). *Bull Liais Doc OCEAC* 1992 : 100 : 9-13.

88. Mouchet J. Influence des fleuves sur la biologie d'*Anopheles gambiae* en saison sèche dans le Sud Cameroun. *Bull Soc Path Exot* 1962 ; 55 : 1163-71.

89. Baudon D, Carnevale P, Robert V, Peyron F, Sibi Sona L, Gniminou L. Étude épidémiologique du paludisme dans la région de Tillaberi, nord-ouest du Niger. *Méd Afr Noire* 1986 ; 33 : 281-90.

90. Nasr A. The factor involved in the selection of the appropriate antimalaria measures in the Sudan. Mal/IRC/72-70. Conférence interrégionale du paludisme pour les pays où l'éradication est actuellement impossible, Brazzaville, 30 oct. 1972.

91. Chippaux JP, Akogbeto M. Le paludisme urbain lagunaire. *Le paludisme en Afrique de l'Ouest.* Paris : ORSTOM, 1991 ; 37-53.

92. Ribeiro R, Casaca VMH, Cochofel JAIP. A malaria survey in the Lobito-Catumbela region, Angola. *An Inst Med Trop* (Lisbonne). 1964 ; 21 : 337-51.

93. Carnevale P, Bosseno MF, Zoulani A, Michel R, Molez JF. La dynamique de la transmission en zone de savane herbeuse et de forêt dégradée aux environs nord et sud de Brazzaville (RP Congo). *Cah ORSTOM, Sér Ent Méd Parasitol* 1985 ; 23 : 95-115.

94. Carnevale P, Mouchet J. Le paludisme en zone de transmission continue en région afrotropicale. *Cah ORSTOM, Sér Ent Méd Parasitol* 1980 ; 18 : 149-86.

95. Alio AY, Isaq MA. Field trial on the impact of *Oreichromis spilurus* on malaria transmission in northern Somalia. *WHO/EMRO/MAL* 1982 ; 181.

96. Louis JP, Albert JP. Le paludisme en République de Djibouti : stratégie de contrôle par la lutte antilarvaire biologique par des poissons autochtones *(Aphaenus dispar)* et des toxines bactériennes. *Méd Trop* (Marseille) 1988 ; 48 : 127-31.

97. Mouchet J. Les maladies à vecteurs dans un monde en mutation. *Bull Séanc Acad R Sci Outre-Mer* 1989 ; 35 : 369-87.

98. Mouchet J, Brengues J. Interfaces agriculture-santé dans les domaines de l'épidémiologie des maladies à vecteurs et de la lutte antivectorielle. *Bull Soc Path Exot* 1990 ; 83 : 376-93.

99. Waddy BB. Mosquitoes, malaria and man. *Man-made Lakes and Human Health.* In : Stanley et Alpers eds. London : Academic Press ; 1975 : 7-20.

100. Philippon B, Mouchet J. Répercussion des aménagements hydrauliques à usage agricole sur l'épidémiologie des maladies à vecteurs en Afrique inter-tropicale. *Cahiers du CENECA, Coll. Intern.* Paris, 3-5 mars 1976, doc. 3-12-13 : 14 p.

101. Robert V, Gazin P, Boudin C, Molez JF, Ouedraogo V, Carnevale P. La transmission du paludisme en zone de savane arborée et en zone rizicole des environs de Bobo-Dioulasso. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1985 ; 65 (suppl. 2) : 201-4.

102. Simpson DIH. The Kisumu study. *Man-made lake and human health.* In : Stanley and Alpers eds. London : Academic Press, 1975 : 193-208.

103. Robert V, Ouedraogo V, Carnevale P. La transmission du paludisme humain dans un village au centre de la rizière de la vallée du Kou, Burkina Faso. In : *Le paludisme en Afrique de l'Ouest.* Paris : ORSTOM, 1991 ; coll. Études et Thèses : 5-15.

104. Mouchet J. *Vector Control at Community level.* WHO/VBC/82 : 847.

105. Mouchet J. Agriculture and vector resistance. *Insect Sc Appl* (Nairobi) 1988 ; 9 : 297-307.

106. Robert V, Gazin P, Ouedraogo V, Carnevale P. Le paludisme urbain à Bobo-Dioulasso - 1 - Étude entomologique de la transmission. *Cah ORSTOM, sér Ent Méd Parasitol* 1986 ; 24 : 121-8.

107. Gazin P, Robert V, Carnevale P. Le paludisme urbain à Bobo-Dioulasso - 2 - Les indices paludométriques. *Cah ORSTOM, Sér Ent Méd Parasitol* 1987 ; 25 : 27-31.

108. Trape JF, Zoulani P. Malaria and urbanization in Central Africa : the example of Brazzaville. Part II : results of entomological surveys and epidemiological analysis. *Trans Roy Soc Trop Med Hyg* 1987 ; 81 (suppl. 2) : 10-8.

109. Chippaux JP, Akogbeto M, Massougbodji A. Le paludisme urbain-lagunaire : étude de la morbidité palustre dans un dispensaire périphérique de Cotonou (Bénin). *Le paludisme en Afrique de l'Ouest.* Paris : ORSTOM, 1991 ; 67-75.

110. Trape JF, Lefebvre-Zante E, Legros F, Ndiaye G, Benganali H, Druilhe P, Salem G. Vector density gradients and the epidemiology of urban malaria in Dakar, Senegal. *Am J Trop Med Hyg* 1992 ; 47 : 181-9.

111. Données entomologiques sur le paludisme urbain en Afrique tropicale. *Cahiers Santé* 1993 ; 3 : 239-45.

112. Loevinsohn. Rapport de l'Université du Rwanda 1992.

113. Gariou J, Mouchet J. Apparition d'une souche d'*Anopheles gambiae* résistante à la dieldrine dans la zone de campagne antipaludique du Sud Cameroun. *Bull Soc Path Exot* 1961 ; 54 : 870-5.

114. Barutwanayo M, Coosemans M, Delacollette C, Bisore S, Mpitabakana P, Seruzingo D. La lutte contre les vecteurs du paludisme dans le cadre d'un projet de développement rural au Burundi. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1991 ; 71 (suppl. 1) : 113-25.

115. Desfontaine M, Gelas H, Cabon H, Goghomu A, Kouka-Bemba D, Carnevale P. Évaluation des pratiques et des coûts de lutte antivectorielle à l'échelon familial en Afrique centrale. II. Ville de Douala (Cameroun), juillet 1988. *Ann Soc Belge Méd Trop* 1990 ; 70 : 137-44.

116. Desfontaine M, Gelas H, Goghomu A, Kouka-Bemba D, Carnevale P. Évaluation des pratiques et des coûts de lutte antivectorielle à l'échelon familial en Afrique centrale. I. Ville de Yaoundé (mars 1988). *Bull Soc Path Ex* 1989 ; 82 : 558-65.

117. Shousha AT. Species-eradication. The eradication of *Anopheles gambiae* from Upper Egypt. *Bull WHO* 1948 ; 1 : 309-52.

118. Carteron B, Morvan D, Rodhain F. Le problème de l'endémie palustre dans la République de Djibouti. *Méd Trop* (Marseille) 1978 ; 38 : 299-304.

119. Harwin RM. Malaria control in Rhodesia. *Rhodesia Sc News* 1969 ; 3 : 31-2.

120. Mouchet J, Robert V, Carnevale P, Ravaonjanahary Ch, Coosemans M, Fontenille D, Lochouarn L. Le défi de la lutte contre le paludisme en Afrique : place et limite de la lutte antivectorielle. *Cahiers Santé* 1991 ; 1 : 277-88.