

Les insectes comme vecteurs : systématique et biologie

F. Rodhain

Académie nationale de médecine, Académie vétérinaire de France, 132, boulevard du Montparnasse, 75014
Paris, France
Courriel: f.rodhain@noos.fr

Résumé

Parmi les multiples et complexes relations nouées entre les Insectes et des micro-organismes comme les virus, les bactéries et les parasites, certaines ont abouti à la constitution de systèmes biologiques au sein desquels l'insecte joue le rôle de vecteur biologique pour les agents infectieux. Il convient donc, pour définir les modalités de la surveillance épidémiologique et pour arrêter les méthodes de lutte anti-vectorielle, de bien connaître l'identité et la biologie de ces vecteurs. Sont ainsi successivement passés en revue dans ce chapitre : les Anoploures (poux), les Siphonaptères (puces), les Hétéroptères (punaises : Cimicidés, triatomes, bélostomes), les Psychodidae (phlébotomes), les Simuliidae (simulies), les Ceratopogonidae (culicoïdes), les Culicidae (moustiques), les Tabanidae (taons), les Muscidae (glossines, stomoxes et pupipares). Pour chacun de ces groupes de vecteurs sont rapidement abordés les caractères morphologiques, la systématique, le cycle de développement et la bio-écologie ; enfin, leur importance médico-vétérinaire est brièvement rappelée.

Mots-clés

Écologie vectorielle – Épidémiologie – Insecte – Maladie à transmission vectorielle – Vecteur – Zoonose.

Introduction

Au cours de dizaines de millions d'années, les Arthropodes d'une part, les virus, bactéries et parasites d'autre part ont eu tout le loisir de se côtoyer et de nouer des relations de nature variée. Au fil de l'évolution des uns et des autres, certaines de ces relations ont abouti à la constitution de « systèmes vectoriels » impliquant des vertébrés, des arthropodes (insectes, acariens) et des micro-organismes. Dans le cadre de ces systèmes biologiques complexes, l'arthropode joue le rôle de « vecteur » en assurant la transmission, d'un vertébré à un autre, du micro-organisme, que celui-ci soit pathogène ou non pour le vertébré considéré. En outre, ce vecteur peut, dans certains cas, constituer pour le micro-organisme un réservoir ou un disséminateur.

On distingue souvent des « vecteurs mécaniques », qui ne sont en fait que des transporteurs de germes, et des « vecteurs biologiques », dans l'organisme desquels l'agent infectieux effectue une partie de son cycle. Seuls les insectes vecteurs biologiques seront considérés ici.

Les différents groupes d'insectes vecteurs : systématique et biologie

Dans leur immense majorité, les Arthropodes agissant en tant que vecteurs biologiques d'agents infectieux appartiennent à la classe des Insectes et à celle des Acariens. Seuls les premiers seront abordés ici. Pour être en mesure d'aborder l'épidémiologie des affections transmises par les Insectes, il convient de connaître quelques notions de base relatives à leur bio-écologie. Des éléments plus détaillés pourront être trouvés dans des ouvrages spécialisés (1, 2, 3, 4, 5, 6).

Les espèces incriminées dans la transmission d'agents infectieux appartiennent à quatre ordres d'insectes : les Phthiraptères, les Siphonaptères, les Hétéroptères et les Diptères.

Les Phthiraptères : Anoploures (poux)

L'ordre des Phthiraptères regroupe deux sous-ordres : les Anoploures (poux) et les Mallophages. Tous sont des ectoparasites permanents mais seuls les premiers sont hématophages.

Les Anoploures : caractères morphologiques, systématique

L'aspect général des Anoploures est celui que chacun connaît pour le pou de l'homme : insecte aptère, de couleur grise ou brune, aplati dorso-ventralement, long de 0,5 à 8 mm. Leurs pièces buccales piqueuses constituent une trompe courte et rétractable ; leurs pattes présentent des tarsi munis de fortes griffes qui leur permettent de s'accrocher aux poils ou aux cheveux. Les pattes sont trapues, le tibia portant sur son bord interne une forte dent qui forme, avec la griffe tarsale puissante, une pince très efficace. L'abdomen présente neuf segments dont sept seulement sont distincts (Fig. 1).

Le sous-ordre des Anoploures regroupe plus de 500 espèces, habituellement réparties en trois familles (ou davantage selon certains auteurs) : les Pediculidae qui comportent les parasites de l'homme, les Hematopinidae (parasites de différents mammifères) et les Haematomyzidae (parasites des éléphants et des rhinocéros).

Les Anoploures : cycle de développement, bio-écologie

Les Anoploures sont des insectes hétérométaboles, hématophages à tous les stades et dans les deux sexes.

La femelle commence à pondre 24 h après la fécondation. Elle pondra une centaine d'œufs dans sa vie. Émis au rythme d'une dizaine par jour, ces œufs, ou lentes, sont enrobés d'une sécrétion collante grâce à laquelle ils sont fixés sur un support constitué par un poil. La durée d'incubation de l'œuf est habituellement de huit à dix jours. Les stades préimaginaux (larves ou nymphes), présentent le même aspect général que les adultes en plus petit. On distingue trois stades successifs, d'une durée totale de huit à douze jours. La longévité de l'adulte est d'un mois environ.

Les Anoploures sont des ectoparasites permanents et obligatoires de mammifères. Ils présentent généralement une spécificité parasitaire stricte. Ces insectes doivent effectuer des repas de sang à intervalles rapprochés. Dans le cas contraire, ils ne survivent guère plus de 48 h. La transmission d'un hôte à un autre a lieu par contact direct. Spontanément, ils n'ont guère tendance à quitter leur hôte (7).

Les poux de l'homme, *Pediculus humanus* (poux de corps), prolifèrent lorsqu'existent des conditions favorables : climat

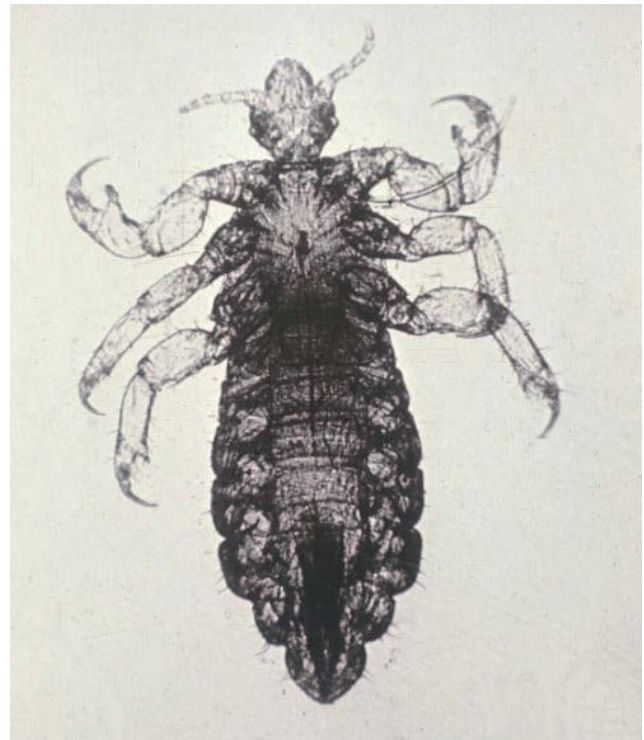


Fig. 1

Pou (*Pediculus humanus*)

Photo : F. Rodhain

froid, mauvaises conditions socio-économiques entraînant promiscuité, hygiène individuelle et collective défectueuse, etc., telles qu'on les trouve en pays pauvres en cas de guerre, dans les prisons, les camps de réfugiés.

Les Anoploures : importance médico-vétérinaire

La présence permanente des Anoploures à la surface du corps de leurs hôtes entraîne un ensemble de troubles connu sous les noms de pédiculose ou de phtiriose (ou phtirose). Chez les animaux, ces affections, caractérisées par une squamose, un prurit, des lésions dues au grattage, sont cosmopolites, surtout fréquentes en hiver dans les élevages.

Par ailleurs, chez l'homme, les poux de corps, *Pediculus humanus*, sont les vecteurs des bactéries responsables du typhus exanthématique à *Rickettsia prowazekii*, de la fièvre des tranchées à *Bartonella quintana* et ses nombreux aspects cliniques (transmission par les déjections des poux) ainsi que de la fièvre récurrente cosmopolite à *Borrelia recurrentis* (transmission par issue d'hémolymphe).

Les Siphonaptères (puces)

Les Siphonaptères, ou puces, constituent un ordre très homogène, tant sur le plan morphologique que par leur bioécologie.

Les Siphonaptères : caractères morphologiques, systématique

Au stade adulte, les puces sont des insectes de petite taille (0,5 à 8 mm), de couleur brune, aplatis latéralement. Toujours aptères, elles sont notamment caractérisées par un appareil buccal piqueur, des yeux simples, des antennes trisegmentées en massue, des pattes dont la 3^e paire, très développée, est adaptée au saut, un abdomen de 10 segments dont les trois derniers au moins sont transformés pour constituer l'appareil copulateur ; chez les mâles, la morphologie de cet appareil est utilisée en systématique comme le sont, chez la femelle, les spermathèques dont le nombre (1 ou 2) et la forme varient. En outre, le tégument est orné de nombreuses soies et, chez certaines espèces, d'une ou plusieurs rangées d'épines (peignes ou cténidies) en situation céphalique et/ou thoracique (Fig. 2).

L'ordre des Siphonaptères renferme aujourd'hui environ 2 500 espèces et sous-espèces, qui ne peuvent guère s'identifier qu'au stade adulte. La plupart des auteurs regroupent ces différentes espèces en une quinzaine de familles (8)

Les Siphonaptères : cycle de développement, bio-écologie

Existant sur tous les continents, les puces sont des insectes holométaboles (métamorphoses complètes).

Selon les espèces, les œufs sont pondus dans les habitations, dans la litière de l'hôte, plus rarement dans le pelage de cet hôte sans y être fixés. Ces œufs éclosent quatre à six jours plus tard. Dans sa vie, une femelle peut pondre de 200 à 500 œufs ou plus (plusieurs milliers chez les *Tunga*).



Fig. 2
Puce (*Xenopsylla cheopis*)

Photo : F. Rodhain

Les larves des puces sont vermiformes, apodes, dépourvues d'yeux mais munies d'une capsule céphalique à pièces buccales broyeuses ; leur tégument thoraco-abdominal est blanchâtre. Le dernier des dix segments abdominaux porte des appendices digitiformes. On distingue trois stades larvaires successifs qui se succèdent dans l'habitat de l'hôte. Le dernier stade larvaire mesure de 5 à 10 mm. Habituellement détritiphages, les larves de puces se nourrissent de squames, de poils ou de plumes, et de déjections des puces adultes qui contiennent de l'hémoglobine plus ou moins dégradée.

La nymphe, immobile dans un cocon de soie et de débris divers agglutinés, présente déjà la plupart des caractères morphologiques de l'adulte. À l'issue du stade nymphal, l'adulte se trouve donc enfermé dans son cocon et n'en sortira qu'à la faveur d'un stimulus, habituellement constitué par la perception de vibrations occasionnées par les pas d'un animal ou d'une personne qui approche. En l'absence de ce stimulus, l'insecte peut demeurer inactif dans le cocon durant des mois. Assez souvent, existe en effet une diapause nymphale pouvant durer plusieurs mois. Lorsque les circonstances sont favorables et que cette diapause n'a pas lieu, la totalité du développement pré-imaginal durera trois semaines à un mois.

Chez les puces adultes, les deux sexes sont hémato-phages, piquant des homéothermes, principalement des mammifères (rongeurs, carnivores, lagomorphes, chauves-souris), parfois des oiseaux. Le rythme des repas sanguins varie, selon les espèces, de quatre par jour pour les espèces vivant sur hôte à un repas tous les quatre jours pour celles qui sont inféodées à un terrier ou un nid. Elles peuvent jeûner durant plusieurs mois si la température et l'humidité s'abaissent ou en l'absence de l'hôte adéquat. La longévité moyenne des adultes est de l'ordre de dix mois. Il est vraisemblable qu'en région de climat tempéré, il n'existe qu'une génération annuelle.

Ces insectes sont caractérisés, sur le plan de leur biologie, par un contact étroit avec leurs hôtes. En effet, alors que certaines espèces, dites nidicoles, vivent dans le nid ou le terrier de l'hôte et ne parasitent celui-ci qu'au moment des repas de sang, d'autres sont, en revanche, des ectoparasites permanents, vivant constamment dans sa fourrure ou son plumage ; d'autres encore vivent fixées, parfois de façon permanente, sur le tégument de l'hôte vertébré. La spécificité des puces pour leurs hôtes est néanmoins assez faible ; elle peut, dans certains cas, être phylétique (association avec un groupe zoologique particulier, par exemple des chauves-souris) ou, plus souvent semble-t-il, être d'origine écologique, c'est-à-dire plus inféodées à un microclimat donné qu'à un hôte précis (divers hôtes potentiels fréquentant ce milieu sont alors susceptibles d'être parasités).

Les Siphonaptères : importance médico-vétérinaire

Les piqûres délivrées par les puces sont habituellement prurigineuses et provoquent souvent une réaction érythémateuse et œdémateuse. Les piqûres répétées de ces insectes entraînent des pulicoses et parfois des dermatites par hypersensibilité de l'hôte. Les femelles des puces-chiques (*Tunga*) vivent fixées, peu à peu enchâssées dans le tégument de leurs hôtes (pattes des animaux, membres inférieurs de l'homme) ; elles y provoquent une inflammation des tissus autour d'une petite plaie facilement surinfectée.

Les Siphonaptères peuvent aussi servir d'hôtes intermédiaires pour différents Cestodes en permettant le développement de leurs larves cysticercoïdes (*Dipylidium*, *Hymenolepis*).

Le rôle vecteur des puces concerne plusieurs types de micro-organismes (9) et admet différents mécanismes de transmission (selon les cas, transmission par la salive, par les fèces, par régurgitation, par ingestion lors du *grooming* ; le *grooming* est un comportement individuel ou mutuel qui consiste, chez les mammifères et les oiseaux, à lisser le pelage ou le plumage, à se gratter ou se mordre la peau afin de se débarrasser de squames et de déloger les ectoparasites ou de les supprimer en les tuant ou en les ingérant). D'une part, des virus sont assez régulièrement transmis par ces insectes, comme celui de la myxomatose des lagomorphes (transmission mécanique). En second lieu, des trypanosomes de rongeurs ont des puces pour vecteurs naturels. Enfin, les puces peuvent avoir un rôle occasionnel dans la dissémination du bacille de la tularémie (*Francisella tularensis*). Mais c'est dans la transmission de certaines rickettsioses (comme le typhus murin à *Rickettsia typhi*), de bartonelloses (par exemple la maladie des griffures de chat due à *Bartonella henselae*) et, surtout, de la peste (infection par *Yersinia pestis*), que réside l'essentiel de leur importance médicale. Plusieurs autres micro-organismes ont été isolés de puces sans toutefois que le rôle de vecteurs puisse être prouvé.

Les Hétéroptères (punaises)

La grande majorité des insectes de l'ordre des Hétéroptères sont des suceurs de sève (ils peuvent ainsi transmettre des virus de végétaux). D'autres sont des prédateurs. Trois familles comportent cependant des espèces hématophages susceptibles de piquer l'homme et les animaux : les Cimicidae, les Polyctenidae (ectoparasites permanents de chauves-souris, sans rôle médical connu) et les Reduviidae. De plus, certaines punaises aquatiques, appartenant notamment à la famille des *Belostomatidae*, ont été soupçonnées de jouer un rôle dans la circulation de mycobactéries.

Les Cimicidae

Il s'agit d'insectes aplatis dorso-ventralement, de couleur brune, dépourvus d'ailes fonctionnelles, longs d'environ

5 mm au stade adulte. On compte habituellement cinq stades pré-imaginaux dont la morphologie rappelle en plus petit celle des adultes. Ces insectes, qui présentent des pièces buccales de type piqueur, sont hématophages dans les deux sexes et à tous les stades. Ils vivent dans l'habitat de l'hôte. Actifs la nuit, ils se réfugient durant la journée dans des abris comme des crevasses des parois des grottes et, pour les deux espèces associées à l'homme, dans les fentes des murs ou de la toiture, dans les boiseries, etc.

On connaît près de 100 espèces dans la famille des Cimicidae ; si quelques-unes sont associées à des oiseaux, la plupart le sont à des chauves-souris et deux seulement à d'autres mammifères.

Sans être réellement spécifiques, deux espèces domestiques (« punaises des lits ») parasitent l'homme de manière habituelle : *Cimex lectularius*, *C. hemipterus* ; elles sont bien connues par la gêne qu'occasionnent leurs piqûres. Une troisième, *Leptocimex boueti*, associée à des chauves-souris en Afrique, peut parfois piquer l'homme. Ces punaises ne transmettant aucun germe pathogène, leur importance médicale est des plus réduites (réactions allergiques aux piqûres répétées). De même, les Cimicidae parasites des volailles peuvent entraîner chez leurs hôtes des dermatites sévères, une anémie et une perte de poids. Quelques Cimicidés sont cependant connus pour transmettre différents agents infectieux aux animaux (trypanosomes de chauves-souris et peut-être plusieurs arbovirus d'importance mineure chez des oiseaux par des *Oeciacus* aux États-Unis).

Les Reduviidae

Au sein de cette grande famille, seuls seront examinés ici les membres de la sous-famille des Triatominae (triatomes), qui ont un régime hématophage (alors que les autres réduves sont généralement des punaises prédatrices d'insectes).

Les Triatominae : caractères morphologiques, systématique

Les triatomes adultes sont des punaises de grande taille (de 5 à 45 mm selon les espèces), de couleur brune avec des taches rouges ou jaunes sur le thorax et l'abdomen. Leurs pièces buccales piqueuses constituent une trompe allongée, qui, au repos, est repliée à la face inférieure du corps. Sur le thorax s'insèrent deux paires d'ailes, les antérieures présentant une partie basale coriacée et une partie apicale membraneuse ; les postérieures sont, elles, entièrement membraneuses. Les pattes sont longues : ces insectes sont surtout coureurs et volent assez mal. L'abdomen est aplati chez l'insecte à jeun mais se distend pour prendre une forme globuleuse chez l'animal gorgé.

Les larves (ou nymphes) présentent la même morphologie générale que l'adulte mais leur taille est plus réduite et les ailes ne sont ébauchées qu'à partir du 4^e stade (Fig. 3).

La famille des Reduviidae comporte plus de 6000 espèces répandues dans le monde entier. Certaines seulement, appartenant à la sous-famille des *Triatominae* (120 espèces environ), sont hématophages ; la plupart sont exclusivement néotropicales. L'identification des espèces est généralement assez facile, du moins chez les adultes.

Les Triatominae : cycle de développement, bio-écologie

Les œufs, longs de 1,5 à 2,5 mm et operculés, sont déposés dans des fentes ou des crevasses, par lots de 10 à 20 ou isolément ; leur incubation dure une douzaine de jours, si les conditions de température et d'humidité sont favorables. Une femelle pond de 100 à 600 œufs dans sa vie.

On distingue cinq stades successifs séparés par des mues. Chacun de ces stades prend au moins un repas de sang, mais ces larves peuvent survivre longtemps à jeun (plusieurs mois). Dans les conditions optimales, le cycle de développement des triatomines dure de trois à six mois.

Les nombreuses espèces selvatiques de triatomines de la région néotropicale vivent dans les nids d'oiseaux, dans les palmiers, sous les écorces et dans les creux des arbres, dans les terriers, etc. Associées à des animaux sauvages très variés (oiseaux, rongeurs, opossums, tatous...), elles n'ont habituellement aucun contact avec l'homme. Il s'agit d'insectes assez sédentaires, mais qui peuvent, par le vol, chercher si nécessaire de nouveaux abris (10).

Quelques espèces se sont secondairement adaptées à un environnement péri-domestique ou domestique. Ces dernières vivent donc en étroite association avec l'homme et/ou les animaux domestiques, dans les habitations, les



Fig. 3
Triatome (*Rhodnius prolixus* mutant aux yeux rouges)

Photo : J.-F. Pays

étables, etc., même si certaines d'entre elles ont conservé des populations plus ou moins selvatiques.

Hématophages dans les deux sexes et à tous les stades, les triatomines vivent probablement un ou deux ans, peut-être plus. Généralement nocturnes et peu exigeantes quant à leurs préférences trophiques, les espèces domestiques effectuent leurs repas de sang (un repas tous les 4 à 9 jours) sur les hommes ou les animaux endormis et se trouvent, durant la journée, à l'abri dans les fentes du sol, les crevasses des murs (habitations et étables en pisé), dans les toitures (en palmes, en chaume...). Dans certaines habitations, elles peuvent être extrêmement nombreuses (parfois plusieurs centaines). Le repas (2 à 3 ml pour l'adulte), non douloureux, dure une vingtaine de minutes et s'accompagne généralement de la libération, sur l'hôte lui-même, de déjections liquides.

Les Triatominae : importance médico-vétérinaire

Lorsque les triatomines sont nombreux dans les habitations humaines, la perte de sang qui résulte de la prise des repas de sang peut être suffisante pour entraîner une anémie chronique.

En outre, en Amérique tropicale, cette famille de punaises comporte les vecteurs de *Trypanosoma cruzii*, l'agent de la redoutable maladie de Chagas, ou trypanosomose humaine américaine (transmission par les déjections des insectes). À cet égard, trois genres sont particulièrement importants pour la transmission de ce parasite : *Panstrongylus*, *Triatoma* et *Rhodnius*. Les espèces selvatiques peuvent néanmoins assurer la circulation de trypanosomes parmi les nombreux vertébrés réservoirs et avoir ainsi un rôle épidémiologique non négligeable. Certains *Rhodnius* sont également impliqués dans la transmission de *Trypanosoma rangeli*, un parasite, non pathogène semble-t-il, de mammifères sauvages et domestiques.

Les Belostomatidae

Les bélostomes sont des punaises aquatiques de grande taille (jusqu'à 5 cm), répandues dans les régions tropicales d'Afrique et d'Asie. Prédateurs, ces insectes peuvent infliger à l'homme (et sans doute aux animaux) des piqûres très douloureuses. On les soupçonne de jouer un rôle dans la circulation – et peut-être la transmission – de mycobactéries, en particulier *Mycobacterium ulcerans*, l'agent de l'ulcère de Buruli.

Les Diptères

Parmi les Insectes, l'ordre des Diptères est numériquement très important. Il rassemble quelque 120 000 espèces décrites. Celles de ces espèces qui, en raison de leur

hémaphagie, sont susceptibles de servir de vecteurs pour des agents infectieux sont réparties dans sept groupes (phlébotomes, simulies, moustiques, culicoïdes, taons, glossines, pupipares) appartenant à différentes familles.

Les Psychodidae

La grande famille des Psychodidae rassemble des insectes assez différents par leurs modes de vie. Au sein de cette famille, seule la sous-famille des Phlebotominae (phlébotomes) est intéressante pour les médecins et les vétérinaires en raison de l'hémaphagie présentée par les femelles et sera abordée ici.

Les phlébotomes :

caractères morphologiques, systématique

Les phlébotomes adultes sont des insectes de très petite taille (1 à 4 mm), de couleur pâle, velus, d'aspect bossu. Ils sont, en outre, caractérisés par leurs pièces buccales piqueuses formant une trompe assez courte, leurs ailes de forme lancéolée et dépourvues de nervures transversales mais couvertes de soies, leurs pattes longues et grêles, et par le grand développement des organes génitaux externes des mâles (Fig. 4).

Les larves, vermiformes ont un aspect de petites chenilles, longues d'environ 8 mm (4^e stade), munies de pièces buccales broyeuses. Le tégument du thorax et de l'abdomen est blanchâtre, orné sur chaque segment de soies courtes et trapues ; de plus, de longues soies, généralement au nombre de quatre, s'insèrent sur le dernier segment.

Les nymphes, blanchâtres également, comportent un céphalothorax et un abdomen dont les deux derniers segments restent habituellement insérés dans la dépouille larvaire, ce qui maintient ces nymphes fixées au substrat.

Les espèces connues de phlébotomes sont au nombre de 700 environ (11). L'identification des phlébotomes est souvent délicate, d'autant plus qu'existent des complexes d'espèces jumelles qui ne peuvent être distinguées sur des caractères morphologiques, mais dont, cependant, les compétences vectorielles peuvent s'avérer fort différentes. Plusieurs classifications ont été proposées. La plupart des espèces d'importance médico-vétérinaire sont réparties dans les genres *Phlebotomus* (vecteurs notamment de leishmanioses eurasiatiques et africaines) et *Lutzomyia* (vecteurs des leishmanioses américaines).

Les phlébotomes : cycle de développement, bio-écologie

Pondus isolément par les femelles dans des lieux abrités, les œufs éclosent en une ou deux semaines (cependant, quelques phlébotomes peuvent hiberner sous forme d'œufs en diapause). Les larves et les nymphes sont terricoles,



Fig. 4
Phlébotome

Photo : Nil Rahola © IRD

confinées dans des gîtes caractérisés par la permanence de certains facteurs d'environnement : lieux sombres, calmes, assez humides (creux d'arbres, anfractuosités du sol ou des murs, terriers de rongeurs, etc...). Les quatre stades larvaires des phlébotomes sont saprophages, se nourrissant de débris d'origine végétale. L'ensemble du développement pré-imaginal, depuis l'éclosion de l'œuf jusqu'à l'émergence de l'adulte, dure de 20 à 75 jours suivant les conditions climatologiques locales.

Les adultes fréquentent, eux aussi, des microhabitats calmes, sombres et humides, souvent proches des habitats des hôtes vertébrés et par conséquent variables selon les préférences trophiques des femelles qui, seules, sont hémaphages. La plupart des espèces vivent dans des terriers de rongeurs ou de reptiles, dans des creux d'arbres, les termitières, les litières de feuilles mortes en forêt, les cavernes, etc. Quelques-unes sont domestiques ou péri-domestiques, fréquentant les habitations humaines ou leur proximité (caves, anfractuosités des vieux murs...). Généralement actifs au crépuscule et durant la nuit, les phlébotomes se déplacent peu, volant assez mal. Beaucoup restent près du sol ; cependant, en milieu forestier, certaines espèces peuvent vivre en hauteur, jusque dans les frondaisons des arbres ; quelques-unes présentent même des déplacements alternatifs journaliers, entre la canopée et le niveau du sol, ce qui peut avoir une grande importance sur le plan épidémiologique. L'intervalle séparant les repas sanguins est de l'ordre de trois à dix jours. Dans les régions tempérées, la plupart des phlébotomes n'ont qu'une génération par an, ce qui entraînera l'existence d'une unique période de transmission d'agents infectieux. Certains sont cependant bivoltines (deux générations par an). De nombreuses espèces piquent préférentiellement des mammifères

(rongeurs, carnivores...), d'autres des oiseaux, ou encore des reptiles ; les espèces attirées par l'homme sont relativement peu nombreuses. En fait, les préférences trophiques apparaissent souvent liées aux milieux écologiques dans la mesure où ces derniers conditionnent les contacts avec tel ou tel hôte vertébré présent dans le biotope. Il en résulte une répartition en foyers naturels des maladies transmises par ces insectes. Quelques espèces seulement entrent dans les habitations pour se gorger sur l'homme. À côté des repas sanguins des femelles, les phlébotomes des deux sexes se nourrissent de jus sucrés et, parfois, de miellat de pucerons. L'étude de la biologie des phlébotomes sur le terrain est toujours délicate, de sorte que beaucoup d'inconnues demeurent quant à la bio-écologie des phlébotomes et donc quant aux modalités de la transmission d'agents pathogènes par ces diptères (12).

La plupart des espèces de phlébotomes vivent en zone intertropicale, mais quelques-unes sont présentes en régions de climat tempéré, notamment dans le bassin méditerranéen et en Asie centrale et orientale. Ils peuvent s'observer jusqu'à une altitude de 2 800 m. Les phlébotomes n'existent pas dans les îles du Pacifique.

Les phlébotomes : importance médico-vétérinaire

Dans certaines circonstances, les phlébotomes peuvent être abondants et, par leurs seules piqûres, qui sont douloureuses et prurigineuses, ils peuvent alors constituer une nuisance importante et parfois des réactions urticariennes sévères (« harara »).

Mais surtout, les phlébotomes sont responsables de la transmission des leishmanioses, de diverses arboviroses, et d'une bartonellose. Au total, environ 70 espèces se trouvent ainsi impliquées en médecine humaine et animale.

Les phlébotomes assurent la transmission, par régurgitation, des différentes leishmanioses des carnivores (notamment canines), des rongeurs et de l'homme, principalement dans les zones subtropicales et tempérées, souvent sèches, de l'Ancien Monde ainsi que dans les régions intertropicales humides des Amériques.

Transmis par la salive, les virus que transmettent les phlébotomes appartiennent, pour la plupart, à trois genres répartis dans trois familles différentes : les *Phlebovirus* (famille : *Bunyaviridae*), les *Vesiculovirus* (famille : *Rhabdoviridae*) et les *Orbivirus* (famille : *Reoviridae*). Ces virus infectent surtout des rongeurs mais quelques-uns d'entre eux, surtout des *Phlebovirus*, peuvent infecter l'homme et sont alors responsables des « fièvres à phlébotomes ».

Enfin, une bartonelle est transmise par phlébotomes: il s'agit de *Bartonella bacilliformis*, agent de la maladie de Carrion ou verruga péruvienne, maladie sévissant en altitude dans certains pays andins.

Les Simuliidae (simulies)

Cette famille est très homogène et pratiquement cosmopolite ; elle rassemble les simulies, de petits Diptères dont certaines espèces présentent, dans nombre de pays d'Afrique et d'Amérique latine, une grande importance médico-vétérinaire (13).

Les simulies : caractères morphologiques, systématique

Les simulies adultes sont des insectes de petite taille (1 à 6 mm), d'aspect trapu et de couleur habituellement sombre. Les yeux sont très volumineux, jointifs chez les mâles, séparés chez les femelles ; bien que courtes, les antennes sont constituées, dans la plupart des cas, de 11 segments cylindriques, et les pièces buccales piqueuses forment une trompe courte. Le thorax, très développé, donne insertion à une paire d'ailes assez courtes mais larges, soutenues par un nombre réduit de nervures et à des pattes courtes et fortes. L'abdomen, comportant 10 segments, est court lui aussi ; les deux derniers segments constituent les organes génitaux. La femelle ne possède qu'une seule spermathèque (Fig. 5).

Les larves, aquatiques, de forme allongée et renflée au niveau de l'abdomen, mesurent, au dernier stade, de 5 à 12 mm. Elles présentent une capsule céphalique avec deux antennes, des pièces buccales broyeuses et deux prémandibules munies de longues soies disposées en éventail lorsqu'elles sont déployées. Le thorax arbore, en position ventrale, un pseudopode muni de crochets apicaux. Quant à l'abdomen, il est surtout caractérisé par la présence, à son extrémité, d'une couronne de crochets destinés à amarrer solidement la larve sur le substrat. Également aquatiques, les nymphes sont logées dans un cocon de fils de soie de forme triangulaire, ouvert du côté de la tête et fixé sur un support. Sur le thorax, s'insère une paire de branchies en forme de filaments ramifiés.

On connaît environ 1 700 espèces de simulies, réparties en quelque 25 genres. Dans la famille des Simuliidae ont été reconnus de nombreux complexes d'espèces-jumelles ; c'est, en particulier, le cas du complexe *Simulium damnosum* qui pourrait regrouper une quarantaine d'espèces. Il s'agit, nous le verrons, d'authentiques espèces, éventuellement sympatriques, qu'il est très difficile ou impossible de distinguer les unes des autres par la morphologie, mais qui présentent néanmoins des biologies différentes.

Les simulies : cycle de développement, bio-écologie

Les femelles ont pour habitude de déposer leurs œufs sur un support totalement ou partiellement immergé. Elles pondent, dans leur vie, de 800 à 1 000 œufs en quatre ou cinq pontes. Au bout d'une semaine en moyenne, ces œufs éclosent et libèrent des larves de 1^{er} stade. Chez la grande majorité des espèces, les larves et les nymphes vivent



Fig. 5
Simulie

© OMS

dans des eaux douces courantes. Les larves des similies sont fixées par leurs crochets abdominaux à des substrats immergés tels que des pierres ou des branchages ; certaines espèces demeurent fixées sur la carapace de crustacés ou d'insectes aquatiques. Les larves peuvent en outre tisser un réseau de fils de soie auquel elles demeurent amarrées lors de leurs déplacements d'un support à un autre pour éviter d'être emportées par le courant souvent violent. En effet, les gîtes larvaires se rencontrent au niveau de sites particuliers où les eaux sont très courantes et oxygénées : gués, rapides, cascades, radiers, pentes de barrages, canaux d'irrigation... Ces larves se nourrissent de proies vivantes et d'éléments du plancton qu'elles capturent à l'aide des éventails de soies de leurs prémandibules qui font office de filtres. Le nombre des stades larvaires successifs est variable, même dans une espèce donnée : entre 6 et 9 habituellement (parfois jusqu'à 11), l'ensemble durant, en milieu tropical, de 5 à 15 jours. En zone de climat froid, certaines espèces peuvent hiberner durant plusieurs mois à l'état larvaire. Les nymphes, quant à elles, se trouvent, également fixées par leur cocon, dans les mêmes gîtes. Immobiles, elles ne prennent pas de nourriture. Ce stade dure de deux à dix jours. L'émergence de l'adulte a lieu sous l'eau, durant la journée, et l'insecte gagne immédiatement la surface.

La bio-écologie des similies adultes demeure encore assez mal connue. Seules les femelles sont hématophages ; les repas de sang, qui durent de trois à six minutes, sont toujours pris à l'extérieur durant la journée, sur un mammifère ou un oiseau en fonction des préférences trophiques de l'espèce. Les similies existent sur l'ensemble du globe, depuis l'Équateur jusqu'aux régions arctiques. Elles sont observées jusqu'à 4 500 m d'altitude dans les Andes. Quelle que soit la région, on observe d'importantes variations saisonnières dans la dynamique des populations de similies. Des

pullulations extraordinaires sont observées durant l'été dans les régions arctiques, à l'origine de nuisances considérables. Chez certaines espèces au moins, la dispersion peut être considérable ; leur vol puissant peut permettre aux similies d'effectuer des déplacements de plusieurs dizaines (voire centaines) de kilomètres. On connaît mal la longévité des similies adultes femelles ; dans les régions tropicales, elle paraît être de l'ordre de deux à quatre semaines, le cycle gonotrophique étant habituellement de trois à sept jours. Ainsi, dans le complexe *S. damnosum*, on peut observer de 15 à 20 générations par an. À l'opposé, ce sont des espèces univoltines (une génération annuelle) qui persistent dans les zones arctiques.

Les similies : importance médico-vétérinaire

L'importance médicale des similies est surtout liée à leur rôle de vecteurs des onchocercs. Chez l'homme, la filaire *Onchocerca volvulus* est l'agent de l'onchocercose, maladie potentiellement invalidante par ses atteintes oculaires et répandue par foyers ruraux en Afrique sub-saharienne et en Amérique latine. Toujours transmises par similies, d'autres espèces d'onchocercs existent chez les animaux sauvages et domestiques, notamment chez les bovins ou les canards. De plus, les similies sont également vectrices de la filaire humaine *Mansonella ozzardi* en Amérique tropicale, ainsi que de protozoaires d'oiseaux comme les *Leucocytozoon* des dindes, des oies et des canards. Par ailleurs, les piqûres infligées par les similies peuvent être, lorsqu'elles sont nombreuses, à l'origine de réactions parfois sévères, chez l'homme comme chez l'animal. Enfin, les similies pourraient être impliquées dans la transmission de virus comme celui de la stomatite vésiculeuse.

Les Ceratopogonidae

La famille des Ceratopogonidae regroupe de nombreuses espèces de petits Diptères, dont la biologie est assez mal connue. On les désigne parfois sous le nom, au demeurant peu précis, de « culicoïdes ».

Les Cératopogonides : caractères morphologiques, systématique

Les Cératopogonides adultes, qui ont une taille de 0,6 à 5 mm, présentent une trompe courte, des pattes courtes et trapues, des ailes souvent tachetées (Fig. 6).

Les larves, aquatiques ou semi-aquatiques, sont vermiformes, avec une capsule céphalique bien sclérifiée à pièces buccales broyeuses. La nymphe est munie de deux cornes respiratoires prothoraciques,

Répandue dans le monde entier, la famille des Ceratopogonidae est vaste et complexe. On compte plus de 4 000 espèces, réparties en une soixantaine de genres,

dont un, le genre *Culicoides*, regroupant à lui seul plus de 1000 espèces, présente une réelle importance médico-vétérinaire.

Les Cératopogonides : cycle de développement, bio-écologie

Les femelles pondent des œufs, au nombre de 60 à 200 environ par ponte, réunis en chapelet qui vont éclore deux à quinze jours plus tard. Les larves, aquatiques ou semi-aquatiques vivent dans la vase ou la boue des rives de collections d'eau douces, saumâtres ou même salées, peu profondes. Certaines se développent dans des végétaux en décomposition (troncs de bananiers sectionnés, fumier, feuilles mortes, creux d'arbres).

Suivant les espèces et en fonction de la température, le développement larvaire peut durer de deux semaines à plus de sept mois (larves en hibernation en pays tempéré froid). Une nymphe leur succède, peu mobile, d'où émergera l'adulte au bout de deux à dix jours.

Le plus souvent, les femelles adultes sont hématophages, piquant des vertébrés à sang chaud ou froid. Elles sont habituellement exophages et exophiles, mais certaines sont diurnes alors que d'autres sont nocturnes.

On sait très peu de choses sur l'écologie des Cératopogonides, qui paraît d'ailleurs très variée selon les espèces. Leur dispersion est faible, de l'ordre de 500 m ; par ailleurs, des transports sur de grandes distances (plusieurs centaines de kilomètres) grâce aux vents ont été observés à plusieurs reprises. La longévité des femelles est d'environ un mois. Dans les quelques cas où il fut observé, le cycle gonotrophique était de l'ordre de deux à quatre jours. Dans les régions tempérées, la plupart des espèces sont univoltines ; ailleurs, trois ou quatre générations se succèdent dans l'année.



Fig. 6
Cératopogonide (*Culicoides nubeculosus*)

Photo : J.-B. Ferré © EID Méditerranée

Les Cératopogonides : importance médico-vétérinaire

Ces insectes, principalement ceux du genre *Culicoides*, sont responsables de la transmission de nombreux virus (14) ; un seul d'entre eux est réellement pathogène pour l'homme en Amérique du Sud : le virus Oropouche. En revanche, pour ce qui concerne la pathologie vétérinaire, plusieurs viroses importantes ont des Cératopogonides pour vecteurs et présentent une importance économique considérable : la fièvre éphémère des bovidés, due à un *Rhabdovirus*, présente en Asie, en Australie et en Afrique ; l'*Orbivirus* de la fièvre catarrhale ovine (*bluetongue*), une maladie très sévère des ruminants, en particulier du mouton (15, 16) ; les chevaux sont, quant à eux, victimes d'un autre *Orbivirus*, celui de la peste équine (*African horse sickness*), qui sévit en Afrique et au Moyen-Orient et est susceptible d'entraîner une mortalité atteignant 90 % ; enfin, le virus Schmallenberg qui, depuis son émergence en 2011, s'étend en Europe où il cause des avortements et des malformations chez les agneaux et les veaux nouveau-nés. Ces insectes pourraient encore être impliqués dans la transmission du virus de la stomatite vésiculeuse.

Chez l'homme, trois espèces filariennes du genre *Mansonella* sont en outre transmises par des *Culicoides* : *Mansonella ozzardi* en Amérique latine et aux Antilles, *M. perstans*, d'Afrique occidentale et centrale et d'Amérique tropicale, *M. streptocerca* enfin, localisée dans les massifs forestiers de l'Afrique de l'Ouest et du Centre. Des filaires d'animaux sont encore transmises, comme des onchocercques de chevaux et de bovins et d'autres filaires d'oiseaux et de batraciens.

Enfin, divers protozoaires de singes et d'oiseaux ont pour vecteurs des Cératopogonides.

Les Culicidae (moustiques)

Cette famille de Diptères revêt une importance médico-vétérinaire considérable. Les moustiques comptent en effet parmi les vecteurs les plus dangereux pour l'espèce humaine et sont impliqués dans la transmission de nombreux agents pathogènes pour les animaux.

Les moustiques : caractères morphologiques, systématique

Les moustiques adultes sont des insectes ailés, longs de 3 à 20 mm, caractérisés notamment par des pièces buccales piqueuses formant une longue trompe protégée, au repos, dans une gaine souple, le labium. La tête, globuleuse, porte aussi deux yeux composés, une paire de palpes maxillaires, une paire d'antennes. Sur le thorax s'insèrent une paire d'ailes membraneuses, une paire de balanciers (deuxième paire d'ailes vestigiales) et les trois paires de pattes. L'abdomen, quant à lui, comporte dix segments,

dont les deux derniers sont morphologiquement modifiés pour constituer les organes génitaux externes. Chez les mâles, les derniers segments abdominaux présentent une morphologie très complexe utilisée en taxinomie (Fig. 7).

Les œufs des Culicidés ont une forme variée selon les genres et mesurent de 0,5 à 1 mm. Chez certaines espèces, ces œufs sont munis de flotteurs en position latérale ou apicale.

Les larves des moustiques présentent une tête bien individualisée, chitinisée, munie de deux antennes et de pièces buccales broyeuses, un thorax large, un abdomen de neuf segments visibles. Chez les moustiques autres que les anophèles, les spiracles s'ouvrent à l'apex d'un siphon respiratoire, organe unique en forme de tronc de cône. Chacun de ces organes présente des caractères qui varient beaucoup d'une espèce à l'autre.

Quant à la nymphe des Culicidés, elle comprend un céphalothorax et un abdomen de neuf segments visibles, dont le dernier porte une paire de nageoires en forme de raquettes. Au repos, la nymphe se tient sous la surface de l'eau, respirant l'air grâce à ses deux cornes prothoraciques.

La famille des Culicidae regroupe quelque 3 600 espèces connues. On a l'habitude de subdiviser cette famille en trois sous-familles : les Toxorhynchitinae, les Anophelinae et les Culicinae au sein desquelles sont individualisés une quarantaine de genres, comme les *Culex*, les *Aedes*, les *Ochlerotatus*, les *Mansonia*, les *Anopheles*, les *Toxorhynchites*, etc.

Les moustiques : cycle de développement, bio-écologie

Les moustiques sont des insectes à métamorphoses complètes, c'est-à-dire qu'un individu passe, durant sa vie, par plusieurs stades successifs: œuf, larve, nymphe, adulte, les trois premiers de ces stades étant aquatiques (17, 18).

Les œufs sont généralement pondus isolément par la femelle à la surface d'une collection d'eau (*Anopheles*), parfois collés sur un support inerte (*Aedes*) ; chez certains, tous les œufs d'une même ponte sont agglomérés en une sorte de radeau flottant (*Culex*), ou une masse fixée (*Mansonia*). Ce stade dure habituellement deux à trois jours, mais les œufs de certains moustiques (*Aedes*, *Haemagogus*) ont un chorion étanche leur permettant de supporter la dessiccation durant plusieurs semaines ou mois (œufs « durables ») et d'attendre ainsi les premières pluies pour éclore. Chaque ponte comporte de l'ordre de 50 à 500 œufs, de sorte que, dans sa vie, une femelle peut, en plusieurs fois, pondre de 1 000 à 2 500 œufs.

L'éclosion de l'œuf, qui a toujours lieu dans l'eau, aboutit à la libération d'une larve. Il existe, chez les moustiques, quatre stades larvaires successifs, chacun étant séparé du



Fig. 7
Moustique (*Aedes*)

© Institut Pasteur

suivant par une mue qui permet un brusque accroissement de taille : de 1 mm pour la larve de 1^{er} stade à 2,5 cm environ pour la larve du 4^e stade. Ces larves, très mobiles, se nourrissent de micro-organismes planctoniques : bactéries, algues, protozoaires, ou parfois de proies vivantes plus volumineuses comme des larves d'autres insectes ou d'autres espèces culicidiennes. Lorsque les conditions climatiques sont satisfaisantes, la durée totale du stade larvaire est de l'ordre de huit à douze jours. Dans le cas contraire, par exemple durant l'hiver en Eurasie, le développement larvaire peut demander plusieurs mois.

À l'issue du 4^e stade larvaire, une mue transforme l'insecte en nymphe : organisme aquatique mobile, ne prenant aucune nourriture, d'une durée de deux ou trois jours durant laquelle se forme l'adulte. Le phénomène de l'émergence représente la libération de l'adulte, et assure ainsi le passage de la vie aquatique à la vie aérienne. Cette émergence doit avoir lieu à l'abri de toute turbulence et, durant cette phase, l'insecte se trouve souvent sans défense face aux prédateurs de surface.

L'écologie des stades pré-imaginaux est tout entière dominée par le type de gîte larvaire (19). À cet égard, chaque espèce a des préférences plus ou moins strictes. Les différents types de gîtes peuvent ainsi se caractériser par de nombreux facteurs tels que les mouvements de l'eau, sa température et son pH, la teneur en sels minéraux, l'ensoleillement, la taille du gîte, son caractère permanent ou temporaire, naturel ou artificiel, les caractères de la végétation, les pratiques agricoles en cas de cultures irriguées, le degré de pollution organique ou chimique, etc.

Pour ce qui est des adultes, il convient de distinguer d'emblée le cas des mâles de celui des femelles. Les premiers, non hématophages, ont un mode de vie caractérisé par une longévité et une dispersion faibles. Quant aux femelles, qui sont, pour la plupart, hématophages, leur durée de

vie est, en moyenne, de l'ordre d'un à deux mois (parfois beaucoup plus), leur dispersion est conditionnée par la recherche d'un hôte vertébré adéquat en fonction de leurs préférences trophiques (des mammifères, des oiseaux, des reptiles, des batraciens suivant les espèces) et par celle d'un gîte de ponte. La dispersion par le vol des moustiques est de l'ordre de quelques centaines de mètres ou de quelques kilomètres, mais à cette dispersion active peut s'ajouter une dispersion passive, grâce aux vents et surtout aux moyens de transport de l'homme, ce qui peut poser de délicats problèmes aux épidémiologistes car on peut y voir l'origine de certaines émergences inattendues. Certaines espèces sont zoophiles ou anthropophiles strictes ou préférentielles et, parmi ces dernières, on peut distinguer les moustiques endophages, entrant dans les habitations pour piquer, et les moustiques exophages, se gorgeant à l'extérieur (20). Habituellement, chaque repas de sang est suivi d'une ponte deux ou trois jours plus tard. Suivant les espèces, l'horaire des piqûres varie. Les anophèles sont surtout nocturnes, alors que beaucoup d'*Aedes* piquent durant la journée. Il est important de connaître les gîtes de repos fréquentés par les moustiques entre les repas sanguins car c'est souvent là que l'on pourra les atteindre à l'aide d'insecticides rémanents.

Ces insectes sont présents sur la Terre entière où ils peuvent coloniser des milieux très variés, depuis les forêts humides jusqu'aux zones semi-arides, en passant par les agglomérations urbaines. Durant les périodes défavorables à la vie active (hiver en région tempérée, saison sèche en région tropicale), les moustiques persistent soit sous forme de femelles fécondées au repos (ne prenant pas de repas de sang ou dont les ovaires n'évoluent pas), soit sous forme d'œufs « durables » dont l'éclosion aura lieu dès les premières pluies.

Les moustiques : importance médico-vétérinaire

Les moustiques revêtent une importance considérable en médecine humaine et vétérinaire en raison de leur rôle dans la transmission de maladies qui comptent parmi les tout premiers problèmes de santé publique : arboviroses, paludismes, filarioses. Ils peuvent aussi constituer, dans certaines circonstances, une nuisance considérable (21).

Les arbovirus transmis par les moustiques sont extrêmement nombreux ; ils appartiennent principalement aux genres *Alphavirus*, *Flavivirus*, *Phlebovirus* et *Orthobunyavirus*. La plupart sont des agents de zoonoses et certains figurent parmi les plus dangereux pour l'espèce humaine, comme ceux de la fièvre jaune, de la dengue ou de l'encéphalite japonaise, mais aussi le virus Chikungunya, les virus des encéphalites équine américaine, les virus des encéphalites de la vallée de la Murray, de Saint-Louis, de Californie, les virus West Nile, Rocio,

Ross River, celui de la fièvre de la vallée du Rift, et bien d'autres. Dans le fonctionnement de ces divers systèmes arboviraux, les Culicidés peuvent être des réservoirs, au moins temporaires, de virus et, en fonction de leurs préférences trophiques, ils en sont les vecteurs intervenant dans la transmission à l'homme ou à tel animal sauvage ou domestique. Comme à l'habitude, tout est ici fonction des contacts écologiques entre populations naturelles des uns et des autres.

Parmi les Sporozoaires du genre *Plasmodium*, quatre sont responsables des paludismes humains mais, plus généralement, tous les *Plasmodium* de primates sont transmis par des moustiques du genre *Anopheles*.

Enfin, trois espèces de Nématodes, responsables de filarioses lymphatiques chez l'homme sont, toutes les trois, transmises par des moustiques. Il s'agit de la filaire de Bancroft, *Wuchereria bancrofti*, de loin l'espèce la plus répandue et spécifique de l'homme, de la filaire de Malaisie, *Brugia malayi*, propre à l'Asie, qui peut aussi parasiter des animaux sauvages et domestiques, enfin de la filaire de Timor, *Brugia timori*, qui n'existe que dans certaines petites îles de la Sonde. Nombreuses sont, en outre, les filaires d'animaux transmises par des moustiques, comme les *Brugia*, les *Dirofilaria*, les *Setaria*, les *Wuchereria*, et bien d'autres.

Les Tabanidae (taons)

Les Tabanidae ou taons, sont des Diptères répandus dans le monde entier et dont les femelles sont hématophages dans la plupart des cas. Ils sont connus de tous en raison de leurs piqûres souvent assez désagréables.

Les taons : caractères morphologiques, systématique

Les taons adultes sont des insectes Diptères d'assez grande taille (5 à 25 mm de long). Ils ont un aspect de grosses mouches de couleur sombre. Leur tête porte de gros yeux parfois ornés de bandes vivement colorées. Les pièces buccales forment une trompe courte et robuste, du moins chez les espèces hématophages. Les ailes sont hyalines, entièrement transparentes ou ornées de taches brunes.

Les larves des Tabanides sont allongées, de couleur grise ou brune. Elles comportent une capsule céphalique rétractable, un thorax trisegmenté, un abdomen de huit segments dont certains présentent souvent des pseudopodes ; à l'extrémité postérieure du corps, on peut distinguer un organe analogue à un siphon respiratoire, en position dorsale.

La grande famille des Tabanidae, qui comporte quelque 4000 espèces, est habituellement subdivisée en trois sous-familles principales :

- les Pangoniinae (non hématophages et donc sans intérêt médical ou vétérinaire),
- les Chrysopsinae, qui comportent notamment le genre *Chrysops*, caractérisé par des taches jaunes sur le thorax et l'abdomen, et des ailes aux taches enfumées,
- les Tabaninae parmi lesquels figurent des genres importants sur les plans médical et surtout vétérinaire comme les *Atylotus*, les *Haematopota*, les *Tabanus*, les *Hybomitra*, etc. Les *Tabanus* sont de gros insectes aux ailes entièrement hyalines ou enfumées ; les *Haematopota*, en revanche, sont de petits Tabanides aux ailes enfumées ornées de nombreuses petites taches claires.

Les larves et les nymphes de nombreuses espèces sont encore inconnues ; les identifications de ces stades sont souvent très délicates, voire impossibles.

Les taons : cycle de développement, bio-écologie

Les œufs sont pondus en masses compactes déposées sur un support (végétal, rocher...) à proximité de l'eau. Au bout de quelques jours, leur éclosion donne issue à des larves qui se laissent tomber sur le substrat. Ces larves sont aquatiques ou semi-aquatiques ; leur développement, très lent (six mois à trois ans), comprend 7 à 13 stades successifs. Au dernier de ces stades, leur taille peut atteindre jusqu'à 3 cm. Une mue transforme ensuite l'insecte en une nymphe, immobile, ne prenant pas de nourriture. Une à deux semaines plus tard émerge l'adulte.

Les larves se développent dans les creux d'arbres, dans la vase ou la boue au bord de certaines collections d'eau dans des prairies humides, parfois dans des marais salés ou même dans des zones à forte pollution organique. Beaucoup sont carnivores, voire prédatrices d'arthropodes, mais d'autres sont saprophages. Le stade nymphal a lieu dans les mêmes habitats.

Absents en milieu urbain, les taons sont des insectes fréquentant des milieux écologiquement peu modifiés : prairies et savanes, canopées forestières, marécages. La plupart des femelles sont hématophages, attirées par des mammifères de la faune sauvage ou le bétail domestique. Presque toujours exophages et exophiles, elles effectuent leur repas (de 20 à 200 mg) généralement en plusieurs fois durant la journée. Bien que leur vol soit puissant, ces insectes se déplacent assez peu (quelques kilomètres). La longévité des femelles paraît être de l'ordre de deux à six semaines. Une femelle effectue généralement cinq ou six pontes. La plupart des taons vivent en région tempérée n'ont qu'une génération par an et, parfois, subissent une diapause obligatoire.

Les taons : importance médico-vétérinaire

Beaucoup de Tabanides sont des vecteurs mécaniques de différents trypanosomes de mammifères, en particulier

Trypanosoma evansi, responsable du « surra » des chevaux, des camélidés, et d'autres animaux en Afrique, en Asie tropicale, et introduit en Amérique du Sud. Ils transmettent également mécaniquement *Besnoitia besnoiti*, agent de la besnoitiose (souvent appelée anasarque), différentes bactéries comme des *Anaplasma*, ou *Francisella tularensis* (agent de la tularémie) et sans doute l'agent du charbon. Les taons transmettent aussi des rétrovirus comme le virus de l'anémie infectieuse des équidés. Enfin, cette famille comprend des vecteurs biologiques de différentes filaires de mammifères ainsi que *Loa loa*, filaire africaine pathogène pour l'homme.

Les Muscidae

Les Muscidae constituent une énorme famille de Diptères mais seules deux sous-familles comportent des espèces hématophages susceptibles de transmettre des agents infectieux : les Glossininae (glossines) et les Stomoxyinae (stomoxes).

Les glossines : caractères morphologiques, systématique

Les glossines adultes sont des insectes piqueurs de 6 à 16 mm de long, elles ont l'aspect d'une mouche de couleur brune ou grise. On peut néanmoins facilement les reconnaître à leurs antennes munies d'une soie plumeuse, à la nervation particulière de leurs ailes et surtout à leurs pièces buccales formant une trompe longue, dirigée vers l'avant au repos (Fig. 8).

La morphologie des larves des glossines évoque grossièrement celle d'un asticot (5 à 8 mm) mais elle est munie, à l'extrémité postérieure, de deux protubérances sombres et sclérifiées portant des spiracles respiratoires. Quant à la nymphe (ou puppe), elle est enfermée dans un puparium, sorte de coque rigide et brune en forme de tonnelet, présentant lui aussi deux protubérances à l'un des pôles.

Les glossines, ou mouches tsé-tsé, constituent un petit groupe de Diptères aux caractères morphologiques et biologiques très particuliers et homogènes (certains entomologistes estiment d'ailleurs justifié d'individualiser pour ces insectes une famille des *Glossinidae*). On en connaît 31 espèces ou sous-espèces, toutes regroupées au sein du genre *Glossina*, et propres à l'Afrique sub-saharienne (deux ou trois espèces existent aussi dans une petite zone de la péninsule arabique) à l'exception du sud, tempéré, du continent, et bien sûr, des zones d'altitude, trop froides. On reconnaît classiquement trois sous-genres au sein du genre *Glossina* :

- le sous-genre *Nemorhina* (espèces assez petites, hygrophiles, vivant de préférence en zone pré-forestière ou forestière, parfois en mangrove ou dans des plantations),

- le sous-genre *Glossina* (espèces de taille moyenne, xérophiles localisées dans les savanes arborées, les fourrés et buissons denses, parfois aussi dans des forêts claires),
- le sous-genre *Austenina* (espèces de grande taille, surtout répandues dans les forêts denses humides, aussi parfois en zone de mosaïque forêt-savane ou dans des galeries forestières larges et denses.

Les glossines : cycle de développement, bio-écologie

Les glossines femelles ne s'accouplent habituellement qu'une fois dans leur vie et leur longévité moyenne est au moins de deux à trois mois (voire jusqu'à neuf mois pour certaines femelles). Les glossines sont des Diptères larvipares. Les trois stades larvaires se déroulent en effet dans l'utérus de la femelle qui donne par conséquent naissance à une larve en fin de stade 3. Une seule larve est déposée à la fois et, dans sa vie, une même femelle ne « pond » guère que 6 à 13 larves. Une fois déposée par la femelle, la larve s'enfonce rapidement dans le sol, à quelques centimètres de profondeur pour s'y transformer en larve 4 puis en puppe (nymphe). Les pupes se trouvent dans le sol, concentrées dans des « gîtes à pupes » localisés dans des lieux ombragés, au pied des arbres et des buissons. Ce stade pupal dure environ un mois.

Quant aux adultes, ils montrent, eux aussi, des exigences écologiques assez strictes. Beaucoup de glossines sont observées au niveau d'écotones (zone de contact entre deux écosystèmes, par exemple une lisière de forêt) tels que les lisières de zones boisées, les sentiers forestiers, les galeries forestières (22). Certaines espèces peuvent être amenées à fréquenter les abords des villages, parfois même les espaces verts au sein des villes. On peut distinguer à cet égard :



Fig. 8
Glossine (*Glossina morsitans*)

Photo : Jean-Paul Hervy © IRD

- les espèces de savane, comme *Glossina morsitans* : elles vivent en savane arborée, parfois dans des faciès plus arides, concentrées, en saison sèche, dans les zones plus boisées, près des points d'eau,
- les espèces riveraines, liées aux cours d'eau et localisées par conséquent en galerie forestière, dans des îlots de forêt, dans les mangroves, sur les rives des lacs (*G. palpalis*, *G. tachinoides*),
- les espèces de forêt qui exigent un fort degré d'hygrométrie, mais s'aventurant aussi en lisière de forêt, le long des pistes ou dans des plantations (*G. fusca*).

Ces mouches volent rapidement pour rechercher leurs hôtes, avec lesquels le contact, bref, a lieu en des sites privilégiés : bord des pistes, parcs à bétail, périphérie des villages et des plantations, à proximité des points d'eau, etc. Chez les glossines, les deux sexes sont hémato-phages. Les repas de sang sont pris durant la journée sur la faune sauvage (antilopes, buffles, phacochères, crocodiles...) ou sur les animaux domestiques et parfois sur l'homme. Au repos, les glossines peuvent être retrouvées sur la végétation (tronc, branches, feuilles), à des hauteurs variables suivant les espèces, suivant la saison, suivant l'heure.

Les glossines : importance médico-vétérinaire

Les glossines sont responsables de la transmission de plusieurs espèces de trypanosomes parasitant certains vertébrés sauvages ou domestiques. Les trypanosomoses du bétail entraînent des pertes économiques considérables ; il s'agit des plus importantes maladies à vecteurs du continent africain. L'homme est également l'hôte de deux formes de *Trypanosoma brucei* qui entraînent chez lui la redoutable affection qu'est la maladie du sommeil.

Les stomoxes

Ces insectes piqueurs constituent, au sein de la famille des Muscidae, la sous-famille des Stomoxyinae. S'ils n'ont guère d'intérêt en médecine humaine, les stomoxes revêtent, en revanche, une grande importance pour les vétérinaires.

Les stomoxes : caractères morphologiques, systématique

Sur le plan morphologique, ces mouches hémato-phages de petite taille (3 à 7 mm) sont reconnaissables à leurs pièces buccales formant une trompe dont l'aspect rappelle celle des glossines.

La sous-famille des *Stomoxyinae* rassemble une cinquantaine d'espèces de mouches. Seuls deux genres sont à prendre en considération : *Stomoxys* et *Haematobia* ; on les distingue par la morphologie de leurs palpes (23) (Fig. 9).

Les stomoxes : cycle de développement, bio-écologie

Les larves de ces mouches se développent dans tous les types de matières organiques à forte humidité, en particulier les bouses et les crottins ou encore au niveau de végétaux en décomposition. Les femelles y déposent leurs œufs ; le stade larvaire dure de six à dix jours et le stade pupal de cinq à sept jours en moyenne. Au total, la durée du cycle varie de deux à six semaines selon la température.

Les adultes des deux sexes, hématophages, se nourrissent sur les mammifères domestiques ou sauvages, et n'agressent l'homme qu'occasionnellement. On les trouve en abondance autour des troupeaux de bovins dans les pâturages, ou à proximité des parcs à bétail et dans les étables.

Pour les espèces associées aux animaux domestiques, en particulier l'espèce cosmopolite *Stomoxys calcitrans*, les hôtes majeurs sont des bovidés et des équidés, plus rarement des chiens ou l'homme. On peut parfois observer sur les animaux d'énormes densités de ces mouches qui, en pratique, ne quittent guère leur hôte et dont les femelles doivent, chacune, effectuer deux ou trois repas de sang par jour. De plus, les repas interrompus sont très fréquents, en raison des comportements de défense opposés par les hôtes.

Les stomoxes : importance médico-vétérinaire

Les piqûres incessantes de ces insectes constituent une nuisance parfois considérable pour les animaux et parfois pour l'homme. D'autre part, certaines espèces



Fig. 9
Stomoxe (*Stomoxys calcitrans*)

Photo : G. Duvallat

sont des hôtes intermédiaires de nématodes, comme les *Habronema*, parasites de l'estomac des chevaux, ou encore de filaires de bovidés (*Stephanofilaria*). Enfin, grâce à leurs repas fréquents et souvent interrompus, ces diptères pourraient intervenir ponctuellement en tant que vecteurs mécaniques de divers virus (anémie infectieuse équine, dermatose nodulaire contagieuse, peste porcine africaine...) et bactéries (24).

Les Pupipares

Les Pupipares constituent un très curieux ensemble de Diptères hématophages regroupant trois familles, caractérisées par leur morphologie très particulière : les Hippoboscidae, les Nycteribiidae et les Streblidae. Les deux dernières ne comportent que des espèces inféodées aux chauves-souris, alors que les Hippobosques sont des ectoparasites d'oiseaux et de mammifères (et parfois de l'homme).

Les Hippoboscidae sont des mouches au corps large, aplati dorso-ventralement, dont les pattes sont munies de fortes griffes, et dont les pièces buccales piqueuses rappellent celles des glossines; leurs ailes sont parfois normalement développées, mais parfois réduites ou, dans certaines espèces, caduques, voire totalement absentes. D'autre part, ces diptères sont « pupipares », ce qui signifie que l'œuf et la larve se développent à l'intérieur du corps de la femelle ; celle-ci dépose par conséquent une larve âgée qui se transforme en pupe quelques minutes plus tard (25).

Ces insectes parasitent de nombreuses espèces d'oiseaux ainsi que des mammifères sauvages (cervidés...) et domestiques (équidés, bovidés, canidés, camélidés, ovidés...). L'importance vétérinaire des Hippobosques réside dans la survenue, en cas de très forte infestation, de perte de poids et d'anémie, ainsi que dans la transmission de parasites, comme des trypanosomes de ruminants ou des *Haemoproteus* d'oiseaux.

Conclusion : importance des insectes vecteurs pour la surveillance et la lutte

On conçoit facilement que la compréhension du fonctionnement des systèmes vectoriels est un préalable indispensable pour définir les modalités de la surveillance (en ayant conscience de l'évolution permanente des situations épidémiologiques) et pour arrêter les méthodes de lutte anti-vectorielle dans le cadre de la prévention des maladies concernées.

Or, pour comprendre le fonctionnement d'un système vectoriel, il convient de mettre en parallèle la biologie du (ou des) vecteurs(s), celle du (ou des) vertébré(s) et celle du micro-organisme. Ceci nécessite en premier lieu d'identifier les vecteurs, puis de connaître tous les aspects de leur bio-écologie (répartition géographique, densité de population, préférences écologiques, préférences trophiques, rythme

d'agressivité, durée du cycle gonotrophique, longévité, modalités d'hibernation/estivation, etc.) afin d'être en mesure d'évaluer correctement leur capacité vectorielle. Telle est la tâche de l'entomologiste médico-vétérinaire. ■

Los insectos como vectores : sistemática y biología

F. Rodhain

Resumen

De entre las múltiples relaciones establecidas entre los insectos y microorganismos como virus, bacterias o parásitos, algunas han desembocado en la construcción de sistemas biológicos en los que el insecto cumple la función de vector biológico de los agentes infecciosos. Por ello, para definir las modalidades de vigilancia epidemiológica y determinar los métodos de lucha antivectorial, conviene conocer debidamente la identidad y biología de esos vectores. En este artículo el autor pasa revista, sucesivamente, a: los anopluros (piojos), los sifonápteros (pulgas), los heterópteros (chinchas: cimícidos, triatominos, belostomas), los psicódidos (flebotomos), los simúlidos (simulios), los ceratopogónidos (culicoides), los culícidos (mosquitos), los tabánidos (tábanos) y los múscidos (glosinas, estomoxos y pupíparas), describiendo por encima las características morfológicas, la sistemática, el ciclo de desarrollo y la bioecología de cada uno de estos grupos de vectores y recordando brevemente, por último, su importancia para la medicina y la veterinaria.

Palabras clave

Ecología de los vectores – Enfermedad transmitida por vectores – Epidemiología – Insecto – Vector – Zoonosis. ■

Références

1. Lane R.P. & Crosskey R.W. (1993). – Medical insects and arachnids. Chapman & Hall, Londres, 723 pp.
2. Kettle D.S. (1995). – Medical and veterinary entomology, 2^e éd. CAB International, Wallingford, Royaume-Uni, 725 pp.
3. Beaty B.J. & Marquardt W.C. (édit.) (1996). – The biology of disease vectors. University Press of Colorado, Niwot, Colorado, États-Unis, 632 pp.
4. Rodhain F. & Pérez C. (1985). – Précis d'entomologie médicale et vétérinaire. Maloine, Paris, 458 pp.
5. Marshall A.G. (1981). – The ecology of ectoparasitic insects. Academic Press, Londres, 459 pp.
6. Lehane M.J. (2005). – Biology of blood-sucking in insects, 2^e éd. Cambridge University Press, Cambridge, 321 pp.

7. Raoult D. & Roux V. (1999). – The body louse as a vector or reemerging human diseases. *Clin. Infect. Dis.*, **29**, 888–911.
8. Lewis R.E. (1998). – Résumé of the Siphonaptera (Insecta) of the world. *J. Med. Entomol.*, **35** (4), 377–389.
9. Bibikova V.A. (1977). – Contemporary views on the interrelationships between fleas and the pathogens of human and animal diseases. *Annu. Rev. Entomol.*, **22**, 23–32.
10. Lazzari C.R., Pereira M.H. & Lorenzo M.G. (2013). – Behavioural biology of Chagas disease vectors. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **108** (suppl. 1), 34–47.
11. Léger N. & Depaquit J. (2002). – Systématique et biogéographie des phlébotomes (Diptera : Psychodidae). *Ann. Soc. Entomol. France (NS)*, **38** (1-2), 163–175.
12. Ready P.D. (2013). – Biology of phlebotomine sand flies as vectors of disease agents. *Annu. Rev. Entomol.*, **58**, 227–250.
13. Organisation mondiale de la santé (OMS) (1991). – *Simulium*. Training and information guide. Vector Control Series, WHO/VBC/91.992, OMS, Genève.
14. Mellor P.S., Boorman J. & Baylis M. (2000). – *Culicoides* biting midges: their role as arbovirus vectors. *Annu. Rev. Entomol.*, **45**, 307–340.
15. Balenghien T. & Delécolle J.-C. (2009). – Les *Culicoides* moucheron vecteurs du virus de la fièvre catarrhale ovine. *Insectes*, **154**, 25–30.
16. Zimmer J.-Y., Losson B., Saegerman C., Haubruge E. & Francis F. (2013). – Breeding sites and species association of the main bluetongue and Schmallenberg virus vectors, the *Culicoides* species (Diptera: Ceratopogonidae) in northern Europe. *Ann. Soc. Entomol. France (NS)*, **49** (3), 335–344.
17. Gillett J.D. (1971). – Mosquitos. Weidenfeld & Nicolson, Londres, 274 pp.
18. Clements A.N. (1993-2012). – The biology of mosquitoes. 3 vol., CABI International, Wallingford, Royaume-Uni.
19. Service M.W. (1995). – Mosquito ecology: field sampling methods, 2^e éd. Chapman & Hall, Londres, 750 pp.
20. Takken W. & Verhulst N.O. (2013). – Host preferences of blood-feeding mosquitoes. *Annu. Rev. Entomol.*, **58**, 433–453.
21. Pates H. & Curtis C. (2005). – Mosquito behavior and vector control. *Annu. Rev. Entomol.*, **50**, 53–70.
22. Van den Bossche P., de La Rocque S., Hendrickx G. & Bouyer J. (2010). – A changing environment and the epidemiology of tsetse-transmitted livestock trypanosomiasis. *Trends Parasitol.*, **26** (5), 236–243.
23. Zumpt F. (1973). – The Stomoxyinae biting flies of the world. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
24. Baldacchino F., Muenwom V., Desquesnes M., Desoli F., Charoenyiriyaphap T. & Duvallet G. (2013). – Transmission of pathogens by *Stomoxys* flies (Diptera, Muscidae): a review. *Parasite*, **20**, 26–38.
25. Bequaert J.C. (1953–1954). – The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds, Part I: Structure, physiology and natural history, Part II: Taxonomy, evolution and revision of American genera and species. *Entomol. Am.*, **32**, 1–209 & **34**, 1–232.