

*Ce rapport exprime les vues collectives d'un groupe international d'experts et ne représente pas nécessairement les décisions ou la politique officiellement adoptées par l'Organisation mondiale de la Santé.*

ORGANISATION MONDIALE DE LA SANTÉ  
SÉRIE DE RAPPORTS TECHNIQUES

N° 501

# **L'ÉCOLOGIE DES VECTEURS**

**Rapport d'un groupe scientifique de l'OMS**

ORGANISATION MONDIALE DE LA SANTÉ

GENÈVE

1972

© Organisation mondiale de la Santé 1972

Les publications de l'Organisation mondiale de la Santé bénéficient de la protection prévue par les dispositions du Protocole N° 2 de la Convention universelle pour la Protection du Droit d'Auteur. Les institutions gouvernementales et les sociétés savantes ou professionnelles peuvent, toutefois, reproduire des données, des extraits ou des illustrations provenant de ces publications, sans en demander l'autorisation à l'Organisation mondiale de la Santé.

Pour toute reproduction ou traduction intégrale, une autorisation doit être demandée au Bureau des Publications et Traductions, Organisation mondiale de la Santé, Genève, Suisse. L'Organisation mondiale de la Santé sera toujours très heureuse de recevoir des demandes à cet effet.

Les désignations utilisées dans ce volume et la présentation des données qui y figurent n'impliquent, de la part du Directeur général de l'Organisation mondiale de la Santé, aucune prise de position quant au statut juridique de tel ou tel pays ou territoire, ou de ses autorités, ni quant au tracé de ses frontières.

La mention de firmes et de produits commerciaux n'implique pas que ces firmes et produits commerciaux sont agréés ou recommandés par l'Organisation mondiale de la Santé de préférence à d'autres. Sauf erreur ou omission, une majuscule initiale indique qu'il s'agit d'un nom déposé.

IMPRIMÉ EN FRANCE

## TABLE DES MATIÈRES

|  | <i>Pages</i> |
|--|--------------|
| 1. Introduction . . . . .                                    | 5            |
| 2. Etudes écologiques intensives . . . . .                   | 6            |
| 2.1 L'analyse de système . . . . .                           | 6            |
| 2.2 Variables écologiques importantes . . . . .              | 10           |
| 2.2.1 Capacité vectorielle . . . . .                         | 10           |
| 2.2.2 Taille et structure par âge de la population . . . . . | 11           |
| 2.2.3 Analyse du budget vital . . . . .                      | 17           |
| 2.2.4 Habitats larvaires . . . . .                           | 18           |
| 2.2.5 Accouplement . . . . .                                 | 19           |
| 2.2.6 Contact hôte-vecteur . . . . .                         | 19           |
| 2.2.7 Sensibilité des vecteurs à l'infection . . . . .       | 22           |
| 2.2.8 Dispersion et distance de vol . . . . .                | 22           |
| 2.2.9 Lieux de repos . . . . .                               | 24           |
| 2.2.10 Hibernation et estivation . . . . .                   | 24           |
| 2.2.11 Cycles journaliers et cycles saisonniers . . . . .    | 26           |
| 3. Relations entre l'écologie et la surveillance . . . . .   | 28           |
| 3.1 Réservoirs constitués par des vertébrés . . . . .        | 28           |
| 3.2 Surveillance nationale . . . . .                         | 29           |
| 3.3 Surveillance internationale . . . . .                    | 30           |
| 3.4 Techniques de surveillance . . . . .                     | 30           |
| 3.4.1 Anophèles . . . . .                                    | 31           |
| 3.4.2 <i>Aedes aegypti</i> . . . . .                         | 33           |
| 3.4.3 Autres espèces de moustiques . . . . .                 | 34           |
| 3.4.4 Puces . . . . .  | 35           |
| 3.4.5 Autres espèces de vecteurs . . . . .                   | 36           |
| 3.5 Evaluation et diffusion des données . . . . .            | 38           |

## GRUPE SCIENTIFIQUE DE L'OMS SUR L'ÉCOLOGIE DES VECTEURS

Genève, 6-10 décembre 1971

### *Membres :*

- D<sup>r</sup> A. D. Hess, Chief, Fort Collins Laboratories, Ecological Investigations Program, US Public Health Service, Fort Collins (Colo.), Etats-Unis d'Amérique (*Président*)
- D<sup>r</sup> F. Kuhlow, Directeur du Département d'Entomologie, Institut Bernhard Nocht pour les Maladies maritimes et tropicales, Hambourg, République fédérale d'Allemagne
- D<sup>r</sup> W. W. MacDonald, Head, Sub-department of Entomology, Liverpool School of Tropical Medicine, Angleterre (*Rapporteur*)
- D<sup>r</sup> J. Mouchet, Chef de la Mission ORSTOM auprès de l'OCCGE, Centre Muraz, Bobo Dioulasso, Haute-Volta
- D<sup>r</sup> A. Nadim, Directeur adjoint, Institut de Recherches sur la Santé publique, Université de Téhéran, Iran
- D<sup>r</sup> T. R. Odhiambo, Director, International Centre for Physiology and Ecology, University of Nairobi, Kenya (*Vice-Président*)
- D<sup>r</sup> G. Sacca, Département d'Entomologie, Istituto Superiore di Sanità, Rome, Italie
- D<sup>r</sup> T. R. E. Southwood, Professor of Zoology and Applied Entomology, Imperial College, London, et Director, Imperial College Field Station, Ascot, Angleterre

### *Secrétariat :*

- D<sup>r</sup> A. W. A. Brown, Biologie des Vecteurs et Lutte antivectorielle, OMS, Genève, Suisse (*Secrétaire*)

# L'ÉCOLOGIE DES VECTEURS

## Rapport d'un groupe scientifique de l'OMS

Le Groupe scientifique OMS sur l'écologie des vecteurs s'est réuni à Genève du 6 au 10 décembre 1971. La réunion a été ouverte par le Dr L. Bernard, Sous-Directeur général, qui a souhaité la bienvenue aux participants au nom du Directeur général.

### 1. INTRODUCTION

La remarquable efficacité des insecticides de synthèse organochlorés et organophosphorés et des carbamates contre les arthropodes vecteurs a permis d'entreprendre une lutte à grande échelle et de caractère décisif contre les maladies à transmission vectorielle. Ces insecticides donnent depuis 30 ans d'excellents résultats. Cependant, leur emploi a récemment provoqué deux complications: l'apparition d'une résistance chez les vecteurs et l'inquiétante accumulation de ces produits chimiques dans l'environnement. Il est donc devenu nécessaire de mettre au point d'autres méthodes de lutte — génétiques, biologiques et écologiques. Cette révision de la stratégie suppose que l'on connaisse les mécanismes fondamentaux qui régissent la prolifération des vecteurs. On voit donc toute l'importance que présente l'écologie dans tout programme de lutte contre les maladies transmises par des vecteurs.

Le Groupe scientifique sur l'écologie des moustiques réuni par l'OMS il y a cinq ans avait souligné la nécessité d'obtenir des estimations quantitatives du nombre de vecteurs par unité de surface ou par unité de population humaine. Aussi un important travail de mesure a-t-il été effectué depuis lors sur le terrain, notamment par les unités interrégionales de recherche de l'OMS.

A son tour, le présent Groupe scientifique sur l'écologie des vecteurs a consacré son attention à l'examen et à l'évaluation des données quantitatives qui ont été recueillies principalement sur les moustiques, mais aussi sur d'autres arthropodes vecteurs. A partir de cette évaluation, le Groupe a pu esquisser un cadre qui, lorsque les données pertinentes y auront trouvé place, en montrera l'utilité aussi bien dans le domaine des maladies transmises par des vecteurs que dans celui de la planification et de l'application des stratégies de lutte.

On admet qu'il y a trois grandes méthodes de collecte des données écologiques relatives aux vecteurs, à savoir: *a)* les enquêtes, *b)* les études écologiques intensives, *c)* les techniques de surveillance. Les enquêtes sont des opérations visant à mesurer, à un moment et en un lieu déterminés, la répartition et/ou la prévalence d'un vecteur donné; toutefois, les résultats que l'on obtient sont sujets à des changements rapides et, par leur nature même, ne fournissent pas les renseignements détaillés qu'exigent la plupart des travaux de planification. L'objet des études écologiques intensives est de faire apparaître en détail une ou plusieurs des relations quantitatives qui existent dans le système vecteur-organisme pathogène-hôte; de telles études détaillées devraient donner des indications sur les approches à adopter pour manipuler la population de vecteurs et permettre d'identifier les indices sensibles qui, une fois normalisés, pourraient être utilisés pour la surveillance. La surveillance, système permanent d'évaluation périodique de divers indices, permet de repérer le risque d'infection. Quelles que soient les méthodes mises au point et appliquées, il est important d'énoncer clairement dès le départ les objectifs de l'étude qu'on se propose d'entreprendre et de planifier l'utilisation ultérieure des données.

## 2. ÉTUDES ÉCOLOGIQUES INTENSIVES

### 2.1 L'analyse de système

La dynamique d'une population de vecteurs et l'interaction de cette population, des germes pathogènes et des hôtes vertébrés forment un système complexe comportant de nombreuses variables. L'utilisation récente de l'analyse des systèmes par ordinateur et des techniques de simulation (MacDonald et al., 1968; Cuellar, 1969; Mills, 1969; Conway, 1970; McDonald & Rai, 1970;<sup>1</sup> Moor & Steffens, 1970; Curtis & Hill, 1971; Patten, 1971; Conway & Murdie, 1972) peut aider beaucoup à la compréhension de systèmes complexes de ce genre.

La construction de modèles de systèmes est utile parce qu'elle permet:

- a)* l'analyse logique des éléments des systèmes et de leurs interactions;
- b)* la vérification quantitative d'hypothèses biologiques;
- c)* la simulation du système étudié et la prédiction des effets de modifications naturelles ou d'interventions humaines affectant divers paramètres.

On peut considérer qu'un système vecteur-maladie, avec une population autochtone de vecteurs, comporte quatre sous-modèles fondamentaux:

- 1) le budget vital des stades immatures du vecteur;

<sup>1</sup> Document non publié WHO/VBC/70.226.

- 2) l'infection du vecteur;
- 3) le cycle extrinsèque;
- 4) l'infection de l'hôte.

Chacun de ces quatre sous-modèles fournit une valeur (sortie) qui est utilisée dans le sous-modèle suivant; le dernier sous-modèle, celui de l'hôte, permet de calculer sur ordinateur le nombre d'hôtes nouvellement infectés. La Fig. 1 montre les relations de ces sous-modèles entre eux et les paramètres d'entrée. Ces derniers seront examinés en détail plus loin; leurs principaux caractères sont les suivants:

*Facteurs écologiques.* Ce sont des variables, soit naturelles, soit imposées par l'homme, qui peuvent influencer sur la plupart des paramètres introduits dans le modèle (paramètres d'entrée) et qui comprennent notamment: l'existence de gîtes larvaires et de lieux de repos possibles; le nombre de prédateurs; la topographie; les caractères du climat et de la végétation et leurs modifications saisonnières; et enfin les incidences des interventions directes de l'homme, par exemple emploi de pesticides et de médicaments qui modifient le milieu. Le rôle de ces différents facteurs peut donner lieu à la construction de modèles le cas échéant.

*Nombre de vecteurs adultes.* Comme l'a montré un précédent groupe scientifique,<sup>1</sup> l'effectif absolu de la population de vecteurs adultes, la proportion relative des sexes et le taux de survie sont nécessaires pour l'établissement du budget vital du vecteur.

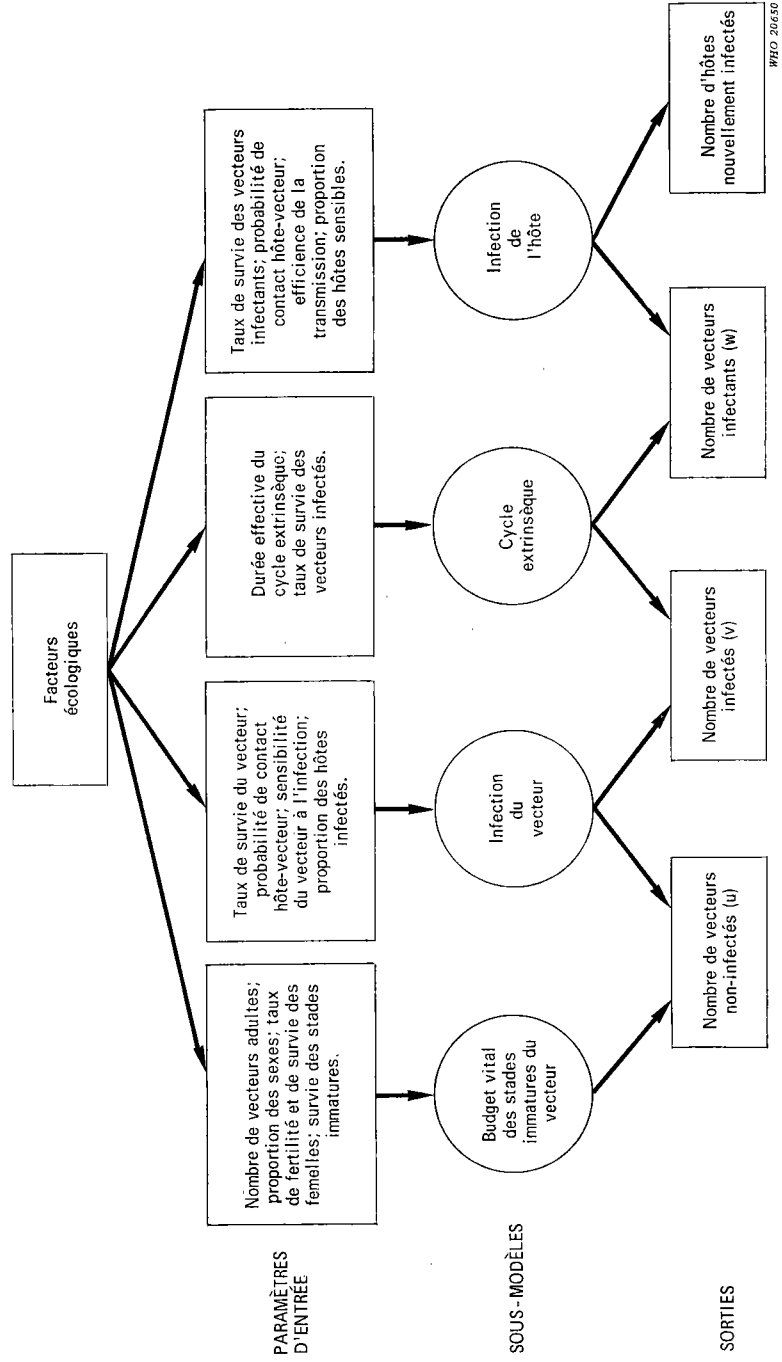
*Fécondité et survie des femelles.* Les données requises à cet égard doivent permettre d'établir une table de fécondité (série des taux de fécondité par âge) pour la population visée; elles seront obtenues grâce à des études de fécondité et à des estimations de survie des femelles.

*Taux de survie des stades immatures.* Ce paramètre sera tiré d'estimations absolues faites sur le terrain, du nombre d'œufs, de larves et de nymphes ainsi que, quand la chose est possible, d'une détermination directe de la mortalité.

*Taux de survie du vecteur.* Ce paramètre est requis pour les vecteurs non infectés (u), infectés (v) et infectants (w); lorsque l'organisme pathogène en cause est, par exemple, du genre *Plasmodium*, les trois taux peuvent être analogues, mais on sait que d'autres organismes pathogènes — tel *Wuchereria bancrofti* — provoquent une diminution de la longévité; dans le cas de certains arbovirus, les adultes émigrés seront comptés comme « morts » pour le système de population considéré. En décomposant le taux de survie en ses éléments, on obtiendrait une distinction entre le niveau d'activité migratoire et la mortalité réelle.

<sup>1</sup> *Org.mond. Santé Sér. Rapp. techn.* 1967, N° 368.

FIG. 1. ORDINOGRAMME DE L'INFORMATION POUR UN SYSTÈME VECTEUR-MALADE



*Probabilité de contact hôte-vecteur.* Cet important paramètre a trait à la probabilité qu'un vecteur individuel se livre à l'activité (habituellement l'alimentation) qui peut permettre un échange de germes pathogènes entre l'hôte et le vecteur. La détermination de ce paramètre est généralement d'une extrême difficulté, mais l'indice de sélectivité (voir page 20) est également un indice de cette probabilité et peut être utilisé comme tel. Cet indice dépend en même temps de l'effectif de l'espèce hôte, du rapport de cet effectif avec celui des hôtes vicariants (s'il en existe), des périodes d'activité des hôtes et du vecteur, des microhabitats des hôtes et du vecteur, des préférences du vecteur pour différents hôtes, de l'état physiologique du vecteur lorsqu'il se pose sur l'hôte et de l'irritabilité de l'hôte.

*Sensibilité du vecteur à l'infection.* Ce paramètre sert à mesurer la probabilité qu'un vecteur soit infecté par l'organisme pathogène après s'être nourri sur un hôte infectant. Ce fait dépend fondamentalement de la sensibilité génétique de la population vectrice, mais la sensibilité dépend aussi de la quantité de sang ingérée, et par conséquent du nombre d'organismes pathogènes.

*Cycle extrinsèque effectif de l'organisme pathogène chez le vecteur.* La période d'incubation de l'organisme pathogène chez le vecteur est souvent influencée par la température. Dans un cas comme celui des moustiques, le cycle alimentaire (qui dépend du cycle gonotrophique) étant par exemple de trois jours, la valeur de ce paramètre devra être exprimée en multiples de la durée du cycle pour donner un cycle extrinsèque effectif de 9, 12 ou 15 jours par exemple.

*Efficiencé de la transmission.* Ce paramètre est censé exprimer la probabilité qu'un vecteur infectant transmette l'organisme pathogène à un hôte sensible après entrée en contact. Il peut être influencé, par exemple, par le degré d'immunité de l'hôte et par l'administration de médicaments à celui-ci.

*Modifications de la population hôte en ce qui concerne la maladie considérée.* Il convient d'établir les proportions d'hôtes infectants pour le vecteur et d'hôtes sensibles à la maladie. Dans le présent contexte on se référera uniquement à ces deux classes d'hôtes (Cvjetanović et al., 1971).

Le modèle (Fig. 1) pourrait être étendu aux vecteurs immigrants qui viennent de gîtes larvaires situés hors de l'habitat considéré et dont le pouvoir infectant devrait être déterminé. L'identification des vecteurs immigrants pose des problèmes particuliers, et la mesure de la distance de vol est examinée page 22.

L'attribution de valeurs à un paramètre se justifie dans un modèle même s'il n'existe aucune méthode permettant de déterminer ce paramètre sur le terrain; par exemple, la probabilité qu'un vecteur s'alimente sur un être humain est un paramètre qui peut être clairement défini, mais qu'il est généralement impossible de mesurer exactement sur le terrain. Néan-

moins, il est possible grâce à la simulation d'éprouver les effets des variations de ce paramètre dans tout intervalle donné.

Pour déterminer quelles sont les parties d'un système vecteur-maladie dont il y a lieu de construire le modèle, il faut tenir compte de deux éléments qui sont partiellement contradictoires :

a) La combinaison des paramètres et la mesure de leur résultante fournit des données statistiquement plus sûres, pour la simulation, que la mesure de leurs divers éléments. Par exemple si, pour une simulation d'infection de l'hôte, on possédait une mesure adéquate des vecteurs infectants, on n'aurait besoin d'aucun des paramètres servant à construire les sous-modèles relatifs au budget vital du vecteur, à l'infection de celui-ci et à son cycle extrinsèque. De même, s'il est extrêmement difficile d'estimer la probabilité du contact hôte-vecteur, il est par contre possible de mesurer le produit de cette probabilité par la population de vecteurs, — c'est-à-dire le taux d'agressivité pour l'homme par 24 heures.

b) L'analyse des causes de variation de toute sortie exigera qu'on mesure les modifications des éléments de la sortie considérée et qu'on les introduise dans le modèle. Le modèle sera donc, du point de vue écologique, étendu au maximum d'éléments distincts et de mesures des paramètres, de façon que l'on parvienne à identifier le paramètre clé commandant la variation et si possible à agir sur lui. Si l'on observe, par exemple, que le nombre des nouveaux cas d'infection varie en fonction du nombre des vecteurs infectants ( $w$ ) plutôt qu'en fonction de modifications survenues dans la sensibilité de l'hôte ou dans l'efficacité de la transmission, il y aura avantage à déterminer quel est, parmi les nombreux paramètres énumérés sur la fig. 1, celui qui a produit la modification de la valeur de  $w$ . Des études plus poussées peuvent révéler qu'il s'agit du résultat de changements intervenus dans le nombre des vecteurs adultes, ce qui indiquerait qu'il y a intérêt à entreprendre une analyse de budget vital.

Les études écologiques intensives sont donc utiles pour l'élaboration des programmes de surveillance et d'endigement des maladies, de même qu'elles contribuent, à long terme, à la planification d'une meilleure gestion de l'environnement. Il faut espérer que des études de ce genre seront entreprises dans les pays où se posent des problèmes de morbidité, éventuellement sous la forme de travaux collectifs bénéficiant de la collaboration d'institutions scientifiques et notamment de départements universitaires.

## 2.2 Variables écologiques importantes

### 2.2.1 Capacité vectorielle

La capacité vectorielle est le produit de tous les facteurs dont l'interaction fait qu'un arthropode vecteur est infecté par un agent pathogène

donné et le transmet à son hôte vertébré. On a cherché à exprimer cette notion générale en termes quantitatifs, mais jusqu'à présent on n'a pas trouvé d'indice convenable. Néanmoins, la capacité vectorielle constitue un moyen opérationnel de déterminer l'importance relative d'un vecteur particulier pour une maladie donnée transmise par des arthropodes.

Deux séries d'éléments sont à considérer à propos de la capacité vectorielle:

a) Les facteurs physiologiques, ou intrinsèques, qui déterminent la capacité qu'a une espèce d'arthropode d'être infectante en transmettant un organisme pathogène. Parmi ces facteurs figurent la variation génétique de la virulence de l'agent pathogène pour l'arthropode et l'hôte vertébré; la sensibilité du vecteur à l'infection par l'organisme pathogène (et les éléments génétiques de cette sensibilité); les facteurs physiologiques qui, chez le vecteur, régissent le développement de l'organisme pathogène; et le pouvoir infectant de l'organisme pathogène pour les hôtes sensibles.

b) L'expression écologique de la capacité physiologique, par les interactions qui se produisent entre le vecteur et l'homme et les autres hôtes vertébrés. Les facteurs les plus importants sont à cet égard: la densité et la longévité de la population; la préférence trophique et le comportement alimentaire; la dispersion et la distance de vol.

### 2.2.2 Taille et structure par âge de la population

Les estimations concernant la population sont de deux sortes: relatives et absolues (Southwood 1966).<sup>1</sup> Les premières sont exprimées en une unité dont la relation avec la population totale n'est pas bien claire, alors que les secondes sont faites en nombre d'individus par unité de surface.

Les premières sont toutefois généralement plus faciles à établir et elles fournissent:

a) des indices utilisables dans certaines parties des modèles de système (par exemple le taux d'agressivité);

b) des contrôles utiles de l'ordre de grandeur des variations des estimations absolues.

Les tableaux 1 et 2, fondés sur des travaux récemment effectués par des équipes de l'OMS, fournissent des indications montrant la corrélation entre les estimations relatives et les estimations absolues. Les types d'indice que l'on peut obtenir grâce aux méthodes de mesure relative des populations sont particulièrement utiles pour la surveillance, et il en sera question plus loin (voir page 28).

<sup>1</sup> Voir également: *Org. mond. Santé Sér. Rapp. techn.* 1967, N° 368.

TABLEAU 1. COMPARAISON DES NOMBRES ABSOLUS D'ADULTES  
AVEC L'INDICE D'AGRESSIVITE: *AE. AEGYPTI*

|                                 | Adultes par hectare |                    | Indice d'agressivité |                  |
|---------------------------------|---------------------|--------------------|----------------------|------------------|
|                                 | Mâles               | Femelles           | Mâles                | Femelles         |
| Wat Samphaya, Thaïlande         |                     |                    |                      |                  |
| Août 1967                       | 560                 | 1 381 <sup>a</sup> | 1,9                  | 4,3 <sup>b</sup> |
| Décembre 1967                   | 500                 | 1 225              | 1,0                  | 2,4              |
| Buguruni, Tanzanie <sup>c</sup> |                     |                    |                      |                  |
| Septembre 1969                  | —                   | 14 750             | —                    | 9,6              |
| 4 novembre 1969                 | —                   | 8 112              | —                    | 5,3              |
| 24 novembre 1969                | —                   | 5 921              | —                    | 4,1              |

<sup>a</sup> D'après Sheppard, P.M. et al. (1969) *J. Anim. Ecol.*, 38, 661.

<sup>b</sup> D'après Yasuno, M. & Tonn, R. J. (1970) *Bull. Org. mond. Santé*, 43, 319.

<sup>c</sup> Valeurs de l'indice de Lincoln d'après Trpiš, M. (1971), document non publié WHO/VBC/71.291.

TABLEAU 2. COMPARAISON DES NOMBRES ABSOLUS DE LARVES  
AVEC LES INDICES LARVAIRES DE RÉCIPIENTS: *AE. AEGYPTI*

|                                   | Larves par hectare | Indice de réceptiers |
|-----------------------------------|--------------------|----------------------|
| Bang Khen, Thaïlande <sup>a</sup> |                    |                      |
| Février 1969                      | 3 161              | 38                   |
| Buguruni, Tanzanie <sup>b</sup>   |                    |                      |
| Mai 1969                          | 23 853             | 25                   |
| Juillet 1969                      | 14 611             | 17                   |
| Août 1969                         | 233                | 2                    |
| Msasani, Tanzanie                 |                    |                      |
| Mai 1969                          | 4 058              | 49                   |
| Août 1969                         | 91                 | 23                   |

<sup>a</sup> D'après le Service OMS de recherches sur *Aedes*, Bangkok (rapport mensuel non publié, février 1969)

<sup>b</sup> D'après Trpiš, M. (1970), document non publié WHO/VBC/70.227.

Cinq méthodes fondamentales sont employées pour l'établissement d'estimations absolues:

1) L'addition des nombres d'individus trouvés dans des unités échantillons de l'habitat — par exemple, nombre de larves de moustiques par cristalliseur lorsque le nombre total des cristalliseurs est connu, ou bien nombre de *Cératopogonides* adultes émergeant par m<sup>2</sup> de marécage;

2) l'analyse de la recapture d'insectes marqués, utilisée par Sheppard et al. (1969) pour les moustiques à Wat Samphaya, Bangkok;

3) Le piégeage d'élimination — c'est-à-dire l'élimination d'un certain nombre de vecteurs par unité de travail. La population étant réduite par « l'élimination », on capture moins d'individus par unité de travail. Une extrapolation du graphique fournit l'effectif total de la population — exemple de la méthode: collecte successive de larves aquatiques au moyen d'une louche dans des trous d'eau irréguliers (Wada, 1962a, 1962b);

4) la technique du voisin le plus proche: si les vecteurs sont distribués au hasard, la densité peut être déterminée d'après les distances moyennes

entre vecteurs voisins; c'est une méthode qui n'a qu'une utilité limitée dans les études sur les vecteurs mais qui a été employée pour les populations de mollusques (Keuls et al., 1963);

5) la distorsion de la structure de la population: on élimine ou on ajoute des nombres connus de vecteurs, généralement du même sexe, provoquant ainsi une distorsion de la structure de la population (Kelker, 1940).

Pour obtenir des estimations absolues s'appliquant aux quatre stades du développement — œufs, larves, nymphes et adultes —, on a utilisé les méthodes d'échantillonnage ci-après:

*Oeufs*: l'estimation du nombre d'œufs se fait normalement par échantillonnage de l'habitat. Des estimations de la population d'*Ae. aegypti* ont été faites sur une superficie limitée, à Bangkok, en utilisant des habitats simulés (Southwood et al., 1972). Plus récemment, on a cherché à estimer le nombre absolu d'œufs de *Culex fatigans* dans plusieurs villages proches de Delhi en utilisant l'échantillonnage aréolaire des habitats (canalisations, flaques et puits).

*Larves*. Les larves de nombreux vecteurs étant mobiles, il est parfois possible de les dénombrer dans les unités de sondage par des méthodes basées sur leur comportement, ou par des moyens mécaniques (Southwood, 1966). On a également eu recours, pour obtenir des estimations, au comptage direct de la totalité des larves se trouvant dans des unités, ou des unités de surface, d'habitat. Cette dernière méthode est pratique pour des espèces comme *Ae. aegypti* (Southwood et al., 1972), *Ae. togoi* et *Anopheles gambiae* (Christie, 1954), tous ces vecteurs se reproduisant dans des récipients ou dans de petites collections d'eau au sol. De même, on a estimé le nombre d'anophèles se reproduisant dans les rizières ou les étangs au moyen d'un échantillonnage par unité de surface (Cambournac, 1939; Goodwin & Eyles, 1942; Service, 1970<sup>1</sup>). Il est possible, en se servant d'une pompe, de recueillir la totalité de la population larvaire d'une grande flaque d'eau (Christie, 1954) et le nombre d'*An. quadrimaculatus* par unité de surface a pu être estimé en utilisant une épuisette (Hess, 1941). Une autre méthode — encore celle de l'élimination — a été utilisée pour estimer les populations larvaires de *C. pipiens* et d'*Ae. togoi* dans des trous irréguliers (Wada, 1962a, 1962b).

La méthode de recapture après marquage a été utilisée pour obtenir des estimations absolues de populations larvaires. Les larves de moustiques peuvent être marquées d'une manière satisfaisante au moyen de radio-isotopes (Welch, 1960; Garby et al., 1966) et de colorants. Certains colorants se sont révélés particulièrement propres à marquer les stades immatures de certaines espèces d'insectes phytophages (Heron, 1968;

<sup>1</sup> Service, M. W. (1970), document non publié WHO/VCB/247—WHO/Ma1/731.

Graham & Mangum, 1971) et plus récemment le bleu Nil A a donné des résultats encourageants pour le marquage des larves de *C. P. fatigans*. On peut également utiliser des marqueurs génétiques.

*Nymphes.* Les estimations des effectifs de nymphes ont une grande utilité. La mortalité des stades immatures peut être déterminée d'après les nombres d'œufs et de nymphes. Les méthodes de dénombrement des larves mentionnées plus haut peuvent également être appliquées aux nymphes. Des estimations satisfaisantes ont été faites sur *Ae. aegypti* à Bangkok (Southwood et al., 1972).

*Adultes.* La détermination des paramètres concernant le stade adulte, auquel les moustiques sont le plus souvent vecteurs, peut être envisagée de deux points de vue: la mesure de l'effectif absolu de la population, et la structure de la population par âge. Le taux de survie — paramètre de grande importance dans les modèles épidémiologiques — peut être déterminé soit d'après le taux d'éclosion imaginaire et les estimations successives de la population soit au moyen d'une analyse de la structure de la population par âge.

*Effectif de la population.* La connaissance du nombre de moustiques qui éclosent a toujours une grande utilité pour l'analyse du budget vital, puisque chaque individu ne peut être compté qu'une fois. Les pièges d'émergence, dont il existe de nombreux types (Bradley, 1926; Southwood, 1966) ont été utilisés lors de l'étude sur *Ae. aegypti* à Bangkok.

Pour l'échantillonnage de vecteurs adultes sur la base de l'unité de surface, on a le choix entre de nombreuses méthodes selon le vecteur et l'habitat: on pourra avoir recours à l'extraction et à l'étourdissement ainsi qu'aux méthodes de comportement. L'effectif d'une population de moustiques est souvent estimé d'après les captures après pulvérisation dans un local, mais dans le cas des locaux à toiture de chaume on pourra manquer de 26 à 60 % de la population (Symes & Hadaway, 1947; Vincke, 1946). De nombreux vecteurs s'alimentent dans un habitat et se reposent dans un autre (voir p. 24), ce qui complique encore les méthodes fondées sur une collecte totale dans les unités de sondage de l'habitat.

Parmi les autres méthodes de détermination de l'effectif d'une population, la plus importante est fondée sur la recapture après marquage.<sup>1</sup> L'équation de base servant à estimer la population ( $\hat{P}_i$ ) est:

$$\hat{P}_i = \frac{a_i n_i}{r_i}$$

dans laquelle  $a_i$  est le nombre des insectes initialement marqués,  $n_i$  l'effectif du deuxième échantillon et  $r_i$  le nombre des insectes marqués du deuxième échantillon qui sont recapturés. Les estimations basées sur cette méthode sont donc très sensibles aux erreurs affectant le nombre des insectes recap-

<sup>1</sup> *Org. mond. Santé Sér. Rapp. techn.*, 1967, N° 368

turés. Les expériences doivent être conçues de manière à donner le taux de recapture le plus élevé possible.

Malgré les difficultés de la méthode, la recapture après marquage a été appliquée avec de bons résultats lors d'expériences sur plusieurs espèces de moustiques. La plus ambitieuse de ces expériences a eu lieu dans un petit secteur de Bangkok où des spécimens d'*Ae. aegypti* ont été marqués et lâchés plusieurs jours par semaine pendant un an. Bien que pour l'ensemble de la période le taux de recapture n'ait été que de 4%, on est parvenu à des estimations acceptables de la population totale (Sheppard et al., 1969). A Dar es-Salaam, l'expérience de recapture après marquage faite sur *Toxorhynchites brevialpis* a permis d'atteindre un taux de recapture d'environ 10%. Une expérience faite sur *Ae. aegypti* a montré que cette technique permet de mesurer les intervalles entre des cycles d'alimentation successifs (McClelland & Conway, 1971).

Les données obtenues au moyen des expériences de recapture après marquage peuvent être analysées au moyen de nombreuses techniques. Les différences entre ces techniques tiennent surtout aux hypothèses concernant la survie des individus marqués. La méthode d'analyse que l'investigateur se propose d'appliquer détermine également le choix à faire entre le marquage individuel et le marquage de groupe.

L'avènement des ordinateurs a remis en honneur l'emploi de la méthode originale de Fisher & Ford, comportant une solution en plusieurs temps qui présentait autrefois des difficultés. Cette méthode a toujours l'inconvénient d'admettre un taux de survie supposé constant. La méthode stochastique de Jolly (voir Southwood, 1966), pour laquelle Davies (1971) a publié un programme d'ordinateur, accepte une variation du taux de survie pendant toute la durée de l'expérience, mais elle suppose que la mortalité n'est pas liée à l'âge de l'insecte marqué. Cela est probablement vrai pour de nombreuses populations d'insectes: la mort accidentelle se produit généralement avant que la vitalité ne soit diminuée par l'âge. Néanmoins, dans les expériences de recapture après marquage, la « mortalité » représente essentiellement le « taux de perte », englobant la migration aussi bien que la mort: la migration est surtout le fait d'insectes nouvellement éclos (Johnson, 1969).

Manly & Parr (1968) ont mis au point une méthode nouvelle dans laquelle l'estimation de la population est indépendante de la variation de l'espérance de vie avec l'âge. Selon leur formule, l'effectif total de la population ( $\hat{P}_i$ ) est:

$$\hat{P}_i = \frac{n_i}{p_i}$$

Dans cette équation,  $n_i$  = taille de l'échantillon total et  $p_i$  = taux d'échantillonnage, c'est-à-dire fraction de la population retenue dans l'échantillon.

On obtient une valeur estimative de  $p_1$  en comparant le nombre d'animaux marqués capturés de l'échantillon  $n_1$  avec le nombre total d'animaux marqués dont la présence est connue parce que, ayant été marqués en une occasion précédente, ils ont aussi été capturés ultérieurement. La méthode de Manly & Parr exige un marquage individuel et un grand nombre d'animaux qui doivent être capturés trois fois ou plus.

De nombreuses techniques ont été employées pour marquer les insectes adultes (Southwood, 1966; Sheppard et al., 1969).<sup>1</sup> Récemment, l'Unité de Recherche de New Delhi sur la lutte génétique contre les moustiques en Inde,<sup>2</sup> a mis au point une méthode d'automarquage des moustiques adultes nouvellement éclos au moyen de poudres fluorescentes.

Appliquant la méthode de distorsion de la structure des populations, l'Unité de Recherche de New Delhi a lâché un nombre élevé et connu de *C. p. fatigans mâles* dans la population de moustiques indigènes. La population totale a pu être estimée d'après la distorsion de la proportion des sexes. Cette méthode est particulièrement utile pour les populations chez lesquelles les faibles taux de recapture rendent difficiles les estimations fondées sur la recapture après marquage.

*Structure par âge.* Dans le cas d'une population de moustiques où la distribution des âges est stable, le taux de survie peut être déterminé d'après la structure par âge. La détermination de la structure par âge est souvent appelée classement par âge. Chez beaucoup d'arthropodes, les modifications qui surviennent dans l'appareil reproducteur de la femelle après achèvement d'un ou de plusieurs cycles gonotrophiques permettent d'estimer l'âge physiologique des individus examinés, etc. Il est souvent possible d'en déduire l'âge chronologique. A cet égard, les progrès les plus notables ont été réalisés sur les vecteurs du paludisme (Detinova, 1963). Toutefois, le dénombrement des résidus folliculaires étant très difficile chez de nombreuses espèces, on se contente ordinairement de noter si le moustique est pare ou nullipare en observant soit l'état de l'oviducte soit la présence ou l'absence de résidus folliculaires. Alors qu'un classement correct des individus permet de préciser la structure par âge d'une population, les données plus simples relatives à la proportion des individus pares fournissent un indice qui ne peut être utilisé que pour comparer des populations séparées dans l'espace ou dans le temps. Néanmoins, dans le cas d'une population stable, la connaissance des intervalles entre le repas de sang et la première oviposition permet de calculer le taux de survie quotidien (Coz et al., 1961; Garrett-Jones & Grab, 1964). Ce taux est beaucoup plus instructif que la proportion des individus pares, et devrait être calculé toutes les fois qu'on le peut. La principale difficulté à cet égard est de recueillir un échantillon représentatif de la population (Gillies, 1970).

<sup>1</sup> Voir aussi *Org. mond. Santé Sér. Rapp. techn.*, 1967, N° 368.

<sup>2</sup> Il s'agit d'un projet commun de l'Indian Council of Medical Research et de l'OMS.

Il y a d'autres modifications de structure après métamorphose qui permettent de classer les insectes adultes selon l'âge (Southwood, 1966). La plus générale est celle des couches de croissance quotidienne de la cuticule (Neville, 1963). On n'a observé jusqu'ici un nombre significatif d'anneaux de croissance que chez les insectes exoptérygotes, mais Schlein & Gratz<sup>1</sup> en ont découvert aussi dans les apodèmes thoraciques de plusieurs Diptères.

On a aussi cherché à établir un classement par âge des vecteurs d'après le stade de développement de l'organisme pathogène, ou d'après des mesures comme celle de l'indice sporozoïtique différé chez les anophèles vecteurs (Draper & Davidson, 1953; Davidson, 1955; Laurence, 1963; Van Dikj, 1966).

Les taux de survie quotidiens peuvent également être calculés à partir de données tirées de la recapture après lâchage en utilisant, par exemple, soit le modèle déterministe de Fisher & Ford, soit le modèle stochastique de Jolly. On a constaté, en utilisant la première méthode lors d'une étude sur *Ae. aegypti* à Bangkok, que le taux de survie variait au cours de l'année entre 0,7 et 0,9 (Sheppard et al., 1969). Près de Rangoon, le taux de survie des deux sexes, chez *C. p. fatigans*, a été estimé à 0,9 au cours de la saison sèche et fraîche (Macdonald et al., 1968). Jackson (1940, 1944, 1948) a ouvert des voies nouvelles dans l'étude de la structure des populations de tsé-tsé en utilisant des techniques de recapture après marquage.

### 2.2.3 Analyse du budget vital

L'analyse du budget vital (table de mortalité) permet de déterminer les causes des changements qui surviennent dans la densité des vecteurs. Cette compréhension de la dynamique des populations de vecteurs est particulièrement intéressante pour le choix des méthodes de lutte<sup>2</sup> et peut montrer comment il est possible d'agir sur les facteurs écologiques pour réduire l'effectif d'une population. L'analyse du budget vital permet aussi d'identifier les facteurs de mortalité qui dépendent de la densité et de déterminer le taux net de reproduction. Ce dernier renseignement est d'une importance fondamentale pour toute technique de lutte génétique. Dans certains modèles relatifs à la méthode du lâcher de males stériles, on a supposé un taux net de reproduction de 5 (Knipling, 1964). Sur le terrain, il conviendrait de calculer le taux effectif de reproduction sur une période d'une certaine durée.

L'analyse du budget vital exige que l'on ait fait une estimation absolue de l'effectif de la population. Comme, dans la plupart des méthodes de recensement, le même individu risque d'être compté plus d'une fois, il faut convertir les données du recensement avant d'établir le budget vital.

<sup>1</sup> Document non publié WHO/VBC/71.293.

<sup>2</sup> *Actes off. Org. mond. Santé*, 1970, N° 184, p. 68.

On dispose de diverses techniques applicables aux insectes à générations discrètes (Southwood, 1966); des méthodes ont également été mises au point lors d'études sur *Ae. aegypti* effectuées par l'Unité OMS de Recherches sur *Aedes* à Bangkok (Southwood et al., 1972).

En 1967, un groupe scientifique de l'OMS a souligné le manque de données quantitatives sur la dynamique des populations de vecteurs.<sup>1</sup> Depuis lors, deux études ont été menées à bien. Sept paramètres ont été étudiés pour *Ae. aegypti* à Bangkok (Sheppard et al., 1969; Southwood et al., 1972): natalité potentielle maximale, nombre d'œufs pondus, taux d'éclosion des œufs, nombre de vecteurs immatures, taux de développement des stades immatures, taille de la population adulte et survie de celle-ci. Les résultats obtenus ont montré que les variations des nombres d'adultes qui éclosent suivaient celles de la mortalité plutôt que celles de la natalité, et que les variations de la mortalité totale, depuis le stade de l'œuf jusqu'à celui de la puppe, étaient dues principalement à celles de la survie des larves pendant le quatrième stade et au cours de la période entre le stade de l'œuf et le deuxième stade larvaire. Selon ces études, il y a augmentation du nombre des adultes avant le pic saisonnier de la dengue, cette augmentation résultant d'un fort accroissement de la survie des larves et d'une meilleure survie des adultes. Une étude sur *C. tarsalis* en Californie (Hagstrum, 1971) a fait apparaître de fortes mortalités larvaires entre le troisième et le quatrième stades.

#### 2.2.4 Habitats larvaires

Pour comprendre comment se reproduisent les arthropodes vecteurs et pour savoir comment lutter contre eux, il est essentiel de posséder des connaissances écologiques détaillées sur leurs habitats larvaires. On peut être ainsi amené à étudier leurs microhabitats et à utiliser des techniques spéciales pour étudier l'influence des facteurs écologiques. Pour les moustiques, la chose est relativement simple en ce qui concerne les espèces sténopiques, comme *Ae. aegypti*, qui se reproduisent principalement dans des habitats artificiels. Il en va tout autrement pour les espèces eurypiques, comme *An. quadrimaculatus*, *C. tritaeniorhynchus* et *Ae. vexans*, qui se reproduisent dans des microhabitats très divers à l'intérieur d'une même zone de reproduction. Il convient alors d'établir des classifications écologiques des habitats et notamment des plantes auxquelles est associée la production des larves. On peut classer en catégories quantitatives ces microhabitats écologiques en fonction de leur capacité de production de moustiques (Hess & Hall, 1945). Les renseignements ainsi obtenus peuvent être utilisés: a) pour dresser la carte des zones de gîtes larvaires où des mesures de lutte s'imposent; b) pour effectuer une évaluation épidémi-

<sup>1</sup> *Org. mond. Santé Sér. Rapp. techn.*, 1967, N° 368.

logique, afin de prévoir la production de moustiques qui aura lieu dans des circonstances naturelles ou dans des situations créées par l'homme, par exemple du fait de travaux de mise en valeur des ressources en eau (Hess & Hall, 1970); et *c*) pour choisir les mesures de lutte les plus appropriées. On possède des renseignements détaillés sur les microhabitats larvaires de certains anophèles et culicins, mais des études écologiques approfondies s'imposent encore pour de nombreuses espèces.

#### 2.2.5 *Accouplement*

On étudie depuis un certain nombre d'années le comportement des vecteurs en matière d'accouplement; cependant, certains aspects de ce comportement, intéressants pour la lutte génétique, devraient faire d'urgence l'objet d'études quantitatives. Il est possible, en combinant les observations sur le terrain et les expériences de laboratoire, de déterminer l'âge auquel se fait l'accouplement et la fréquence de celui-ci. En lâchant après marquage des moustiques femelles vierges d'*Ae. aegypti* et de *C. p. fatigans* et en les recapturant ensuite, on a obtenu des renseignements sur l'âge au moment de l'accouplement. A cet égard, des différences saisonnières peuvent revêtir une importance considérable en matière de lutte antivectorielle. Des études sur *C. p. fatigans* entreprises près de Delhi ont montré par exemple que, pendant les saisons chaudes et humides, les femelles s'accouplent généralement à l'âge de 54 à 72 heures, alors que pendant la saison froide l'accouplement a lieu plus tard, à l'âge de 160 heures.

#### 2.2.6 *Contact hôte-vecteur*

Pour comprendre l'épidémiologie de toute maladie transmise par un vecteur, il est essentiel de connaître en détail la manière dont se fait le contact entre le vecteur et l'animal vertébré sur lequel il prélève son repas de sang. Cette connaissance peut aussi fournir une indication sur le potentiel zooprophyllactique des animaux domestiques et d'autres hôtes vertébrés (Hess & Hayes, 1970).

Une connaissance quantitative des contacts vecteur-hôte en un lieu et à un moment donnés permet de prévoir l'apparition de situations épidémiologiquement dangereuses et de prendre des mesures adéquates de prévention et de lutte antivectorielle.

L'étendue des contacts entre le vecteur et l'hôte dépend en grande partie des habitudes alimentaires du vecteur ainsi que de la présence d'hôtes et de leur activité au lieu et au moment où le vecteur est actif.

La préférence trophique du vecteur, c'est-à-dire sa préférence pour certaines espèces de vertébrés en présence d'hôtes concurrents, constitue un aspect important du comportement alimentaire. Il existe de nombreux degrés de préférence trophique, allant par exemple de la stricte préférence des poux pour les hôtes qui leur conviennent jusqu'à l'éclectisme des triatomés, qui se nourrissent sur des hôtes très divers. On observe parfois des

préférences trophiques complètement différentes au sein d'un même groupe d'arthropodes, par exemple *C. tarsalis* s'alimente sur une grande variété d'oiseaux et de mammifères, *Culiseta inornata* choisit de préférence les mammifères, et certaines populations de *C. p. pipiens* s'alimentent presque exclusivement sur les oiseaux (Tempelis et al., 1967). Il peut y avoir, en outre, des différences marquées au sein d'une même espèce selon la région géographique où sont faites les observations; par exemple *Ae. simpsoni* pique volontiers l'homme dans certaines parties de son habitat, mais pas dans d'autres.

Il est également possible d'apprécier les préférences trophiques par la comparaison des taux d'agressivité — compte tenu de la fréquence relative de divers hôtes possibles — en capturant des spécimens qui sont entrés en contact avec l'hôte pour prendre un repas de sang ou en utilisant des pièges dont divers hôtes constituent les appâts (Dow et al., 1957). Le taux d'agressivité pour l'homme des vecteurs infectants est probablement l'indice le plus significatif en ce qui concerne la transmission (Hess & Hayes, 1967). Une autre méthode possible est la détermination des sources des repas de sang faits par des vecteurs capturés dans des habitats naturels, cette détermination étant faite en général au moyen de la réaction des séro-précipitines. Avec cette dernière méthode, l'interprétation est compliquée par le fait qu'il est difficile d'obtenir un échantillon représentatif de la population de moustiques dans ses différents lieux de repos et d'identifier les repas multiples pris sur des hôtes de la même espèce.

Les résultats fournis par ces études ne peuvent être considérés comme l'expression d'une préférence trophique que si l'on tient compte des données concernant la disponibilité relative des hôtes sur lesquels sont pris les repas, et aussi des nombreux autres facteurs écologiques qui sont mentionnés ci-après. Pour calculer la préférence trophique réelle, ou indice de sélectivité, il faut connaître la nature et le nombre des hôtes disponibles au moment où le vecteur se nourrit (Hess, Hayes & Tempelis, 1968). L'indice de sélectivité est le rapport entre le pourcentage des repas de sang pris sur un hôte donné et le pourcentage représenté par cet hôte dans la population totale des hôtes disponibles. Un indice de sélectivité de 1 traduit un comportement alimentaire non préférentiel; un indice inférieur à 1 indique que le vecteur évite l'hôte, et un indice supérieur à 1 indique une véritable préférence trophique. Ce calcul a été notamment appliqué dans l'étude sur *C. fatigans* faite à Hawaï (Hess & Hayes, 1970). La réaction des séro-précipitines pratiquée sur des spécimens gorgés a montré que près des deux tiers des repas provenaient d'oiseaux, ce qui a fait penser que *C. fatigans* était ornithophile; or, le calcul des indices de sélectivité a fait apparaître une préférence trophique réelle pour un mammifère (le chien), avec un indice de sélectivité de 7.

La disponibilité d'hôtes vicariants peut avoir une influence marquée sur l'indice d'anthrophilie d'une espèce vectrice donnée. Cet indice

peut être déterminé à condition que l'on possède également des données sur la disponibilité relative de l'homme et d'autres hôtes (indice de sélectivité). L'estimation de l'indice de sélectivité peut également servir à déterminer la mesure dans laquelle l'insecte préfère s'alimenter à l'intérieur (endophagie) ou à l'extérieur (exophagie).

Il serait souhaitable d'utiliser davantage des indices tels que l'indice de sélectivité pour étudier les capacités vectorielles et le potentiel de zooprophyxie des animaux domestiques et d'autres hôtes vertébrés. Il est parfois possible d'obtenir une mesure directe de la préférence trophique par des expériences de choix systématique au moyen de l'olfactomètre (Gouck, 1972), ou par d'autres techniques de présentation systématique d'hôtes divers (Dow, Reeves & Bellamy, 1957).

Le cycle d'agressivité représente un autre élément important du comportement alimentaire. Ce cycle est l'intervalle entre les repas de sang successifs pris par le vecteur. L'estimation du cycle d'agressivité se fonde en grande partie sur des observations faites au laboratoire, car l'observation directe dans la nature est souvent impossible. Dans le cas des Nematocera, une estimation peut être faite d'après la durée du cycle gonotrophique. On a utilisé l'inverse du cycle gonotrophique du vecteur dans la nature comme l'expression de la fréquence des piqûres (agressivité pour l'homme) pour estimer la capacité vectorielle des vecteurs du paludisme. Il résulte toutefois d'observations faites sur le terrain, et portant sur un certain nombre de populations de vecteurs, que plusieurs repas de sang peuvent être pris au cours d'un seul cycle gonotrophique.

La fréquence des contacts hôtes-vecteurs dépend beaucoup des facteurs écologiques, en particulier de la température et de l'humidité. Les températures basses réduisent en général l'agressivité. Dans des conditions climatiques défavorables, telles que le froid ou la sécheresse, le contact hôte-vecteur peut se trouver fortement diminué ou même complètement interrompu. D'autre part, certains moustiques n'ont que des contacts réduits avec les hôtes à cause de leur autogénèse, c'est-à-dire de leur capacité de pondre la première fois sans repas de sang préalable. L'autogénèse caractérise généralement *C.p. molestus* dans les zones urbaines, et on l'a mise en évidence chez des souches de nombreuses autres espèces. Cette caractéristique est la plupart du temps associée à la sténogamie, ce qui facilite la colonisation de certaines espèces qui, autrement, seraient difficiles à élever — par exemple *Ae. caspius*, *Ae. detritus* et *C. modestus*. L'association de ces caractères présente un intérêt pour la production massive d'insectes en vue de la lutte biologique.

D'autres éléments importants pour le contact hôte-vecteur sont le moment (jour, nuit) et le lieu (intérieur, extérieur) où le vecteur s'alimente, compte tenu de la présence et de l'accessibilité des hôtes. Ces facteurs peuvent varier considérablement suivant les conditions climatiques au

cours de l'année. Les modifications saisonnières du contact hôte-vecteur peuvent avoir une grande importance épidémiologique. Les hôtes de grande taille, qui dégagent de plus grandes quantités de dioxyde de carbone, présentent généralement plus d'attrait pour les vecteurs. D'autre part, à l'intérieur d'une même population hôte, les sujets attirent plus ou moins les vecteurs en fonction de différences individuelles.

Parmi les paramètres biologiques qui interviennent dans le taux de contact hôte-vecteur (par exemple taux de reproduction, modalités de mouvement, longévité, densité), beaucoup subissent à leur tour l'influence des facteurs écologiques, ce qui augmente sensiblement la difficulté d'obtenir des estimations satisfaisantes de ce taux.

Chez beaucoup d'arthropodes vecteurs non volants (par exemple puces, acariens), il existe une relation plus étroite entre le vecteur et l'hôte, la densité du premier dépendant souvent fortement de celle de l'espèce hôte. Les facteurs écologiques qui influent sur les modalités de mouvement ou la densité de l'hôte ont donc de grands effets sur la densité et le taux d'infestation de l'espèce vectrice, et par conséquent sur le taux de contact observé.

### 2.2.7 Sensibilité des vecteurs à l'infection

La sensibilité d'un arthropode à l'infection par un agent pathogène donné est un élément essentiel pour la détermination de sa capacité vectorielle. On n'a guère étudié jusqu'ici l'importance des variations génétiques de l'organisme pathogène (en termes de virulence) et de son vecteur (en ce qui concerne la mesure dans laquelle il se prête à l'installation, à l'incubation et au développement de l'agent pathogène jusqu'au stade où il peut devenir infectant pour son prochain hôte vertébré). Dans le cas du virus de l'encéphalite équine du Venezuela, on sait qu'il existe des souches endémiques et des souches épidémiques; par ailleurs, les espèces et les souches de moustiques sont inégalement aptes à s'infecter et à transmettre l'infection à des hôtes sensibles. Ainsi, on a mis en évidence chez *Ae. aegypti* une base génétique de la sensibilité à l'infection par les filaires *Brugia* et *Wuchereria* (Macdonald & Ramachandram, 1965) et à l'infection par *P. gallinaceum* (Kilama & Craig, 1969).

Les variations génétiques qui s'expriment sur le plan de la sensibilité de l'insecte à l'infection par l'organisme pathogène se manifestent sous la forme de facteurs physiologiques qui régissent la survie, la multiplication et le développement de l'organisme pathogène. On ne saurait envisager des opérations de lutte intégrées et à long terme sans s'efforcer au préalable de comprendre ces facteurs génétiques et physiologiques.

### 2.2.8 Dispersion et distance de vol

La dispersion des vecteurs à partir de leurs habitats larvaires présente une importance considérable pour l'épidémiologie des maladies qu'ils

transmettent. Elle détermine souvent la zone dans laquelle un vecteur donné entrera en contact avec l'homme ou avec d'autres hôtes vertébrés, ainsi que l'étendue du contact. Certains vecteurs se dispersent principalement en volant ou en courant; d'autres ont une dispersion passive, effectuée par les hôtes sur lesquels ils se reposent ou s'alimentent. La plupart des études relatives à la dispersion des vecteurs ont porté sur les diptères et en particulier sur les moustiques.

Dans le cas des arthropodes, il existe deux types fondamentaux de dispersion: migration et appétence. On obtient généralement des données sur les modes de dispersion des moustiques en marquant les insectes immatures ou adultes avec des colorants, des peintures à séchage rapide ou des radio-isotopes et en les recapturant ultérieurement à diverses distances du point de libération. Il a été possible de connaître la distance de vol dans le cas de certaines populations n'ayant qu'un seul gîte larvaire dans une zone donnée. Les marqueurs génétiques — couleur des yeux, marques abdominales et thoraciques — sont également utilisés. On se heurte toujours à une importante difficulté: la collecte des insectes faite selon n'importe quelle technique donne des résultats biaisés, non représentatifs de toute la population étudiée. C'est pourquoi certains chercheurs ont associé plusieurs techniques, utilisant par exemple les pièges lumineux, les pièges appâtés, la capture lors des piqûres, les pièges à dioxyde de carbone et la collecte sur les lieux de repos naturels.

Divers indices de dispersion de vol ont été employés. La distance de vol maximale (DVM) n'a guère d'intérêt car elle est extrêmement variable, difficile à déterminer et sans grande signification épidémiologique. Un indice beaucoup plus utile est fourni par la distance à laquelle on recapture des pourcentages donnés de la population, par exemple 50% ( $DV^{50}$ ) ou 90% ( $DV^{90}$ ). On a obtenu des chiffres de  $DV^{50}$  et de  $DV^{90}$  pour *Ae. taeniorhynchus* en Floride (Provost, 1952) et en Géorgie (Bidlingmayer & Schoof, 1957). Le calcul de ces indices contient des erreurs si l'on ne fait pas entrer en ligne de compte le fait que la superficie de chaque zone concentrique augmente proportionnellement au carré de la distance du centre. Les indices de distance de vol varient aussi considérablement et doivent être déterminés séparément pour chaque situation. Ces indices ne concernent que la fraction de la population qui n'a pas perdu de vue le sol — fraction qui s'est révélée assez élevée dans de nombreuses espèces d'insectes (Johnson, 1969) — et ne comprennent donc pas les insectes qui ont volé à des altitudes supérieures.

La distance de vol efficace est la distance que les femelles d'une espèce donnée franchissent, à partir de l'habitat larvaire, en nombre suffisant pour maintenir la transmission endémique ou épidémique de la maladie. Elle est difficile à mesurer parce qu'elle dépend de la densité de la population, du taux d'infection, du taux d'agressivité et de la distance de dispersion de l'espèce. Cependant, un indice relatif à la distance de vol effective

serait précieux pour déterminer la grandeur de la zone dans laquelle la lutte antivectorielle s'imposerait pour protéger une population humaine de la transmission de la maladie.

### 2.2.9 Lieux de repos

Il importe de connaître les lieux de repos des vecteurs pour établir des indices de population, choisir des mesures appropriées de lutte chimique et recueillir des spécimens pour l'analyse des repas de sang, la détermination des taux d'infection, le classement par âges et les autres analyses concernant la population. On observe de grandes variations dans les lieux de repos des différentes sortes de vecteurs: moustiques, simulies, phlébotomes, puces, poux, punaises. Il reste très difficile de découvrir les lieux de repos naturels de la plupart des vecteurs exophiles tels que *An. balabacensis* et *Simulium damnosum*.

Les données ci-après, relatives à *Glossina morsitans*, fournissent un bon exemple de l'utilité de connaître les lieux de repos des vecteurs:

1) dans une forte proportion (d'environ 70%), les mouches tsé-tsé qui se reposent pendant le jour sont complètement gorgées ou l'ont été récemment;

2) pendant le jour, les mouches gorgées se reposent généralement sur des troncs d'arbre, aussi près du sol que possible;

3) les mouches tsé-tsé non gorgées présentent au cours de la journée un changement de préférence concernant leur lieu de repos: pendant le jour elles se reposent sur les troncs d'arbre, au crépuscule elles gagnent la face supérieure des feuilles, puis retournent aux troncs d'arbre à l'aube.

Comme les tsé-tsé passent une grande partie de leur temps au repos (digérant leur repas ou attendant un hôte), il est important de repérer leurs lieux de repos préférés pour savoir quels sont les endroits où il convient d'appliquer les insecticides. Cette connaissance peut apporter une dimension nouvelle aux études de population visant les diverses espèces de glossines, y compris celles qui ne sont pas fortement attirées par l'homme.

Pour ce qui est des lieux de repos nocturnes, on a cherché à les connaître *a*) en libérant des tsé-tsé marquées avec un colorant fluorescent et en les repérant par la suite au moyen de la lumière ultra-violette ou *b*) en libérant des tsé-tsé sur lesquelles on avait collé de minuscules fragments de verre réfléchissant et en les repérant ultérieurement à la torche électrique.

### 2.2.10 Hibernation et estivation

L'étude de l'hibernation et de l'estivation des vecteurs et des modifications physiologiques que subissent ceux-ci au cours des périodes climatiques défavorables constitue un élément capital de l'écologie des vec-

teurs. On a perfectionné les techniques de collecte des œufs dormants d'*Aedes* (*Ochlerotatus*) et l'on a mis en évidence des facteurs génétiques qui influent sur la survie et la durée d'incubation des œufs d'*Ae. aegypti*.

Ce sont les stades adultes qui présentent le plus d'intérêt et, bien qu'on ne connaisse guère les lieux d'hibernation autres que les maisons et les grottes, il paraît possible de faciliter les recherches à ce sujet en construisant des abris végétaux artificiels, comme on l'a fait en France pour des études sur *C. modestus*. Des tentes en matière plastique ayant été installées au-dessus de ces abris artificiels, on a observé que l'élévation de la température et l'augmentation de la concentration de dioxyde de carbone activaient les femelles en état d'hibernation. Il serait extrêmement utile d'obtenir des données sur l'hibernation de la plupart des vecteurs des zones tempérées, comme par exemple *C. tritaeniorhynchus* en Corée.

La durée du jour est l'un des facteurs qui influent sur l'hibernation et aussi sur la réactivation des insectes au printemps; cependant il conviendrait de rechercher les autres facteurs qui jouent un rôle à cet égard.

Les vecteurs de certaines espèces comme *C. pipiens* ne prennent aucun repas de sang avant ou durant l'hibernation et, avant l'hibernation, ne se nourrissent que de sucres. Cela leur permet de se constituer une réserve de graisse suffisante pour passer l'hiver, leur développement ovarien étant complètement arrêté jusqu'au printemps. D'autres entrent en semi-hibernation en état de dissociation gonotrophique et continuent à se nourrir de sang pendant tout l'hiver, mais en moindres quantités. Cependant, ce régime peut être suffisant pour assurer la transmission des maladies — par exemple, transmission du paludisme par *An. l. atroparvus* en Europe.

Il reste beaucoup à apprendre au sujet des besoins nutritionnels de la plupart des espèces, et en particulier de celles qui hibernent dans la végétation; ces besoins varient peut-être d'une espèce à une autre. Il est particulièrement important de savoir si les vecteurs possibles de maladies prennent ou non un repas de sang. Quelques virus ont été isolés sur des moustiques en hibernation — par exemple le virus WEE sur *C. tarsalis* et le virus Tahyna sur *C. modestus* — mais on n'est pas en mesure de préciser quel est le rôle des moustiques hibernants qui sont à même de conserver un virus durant l'hiver. On a montré expérimentalement que le virus JE survit à l'hiver chez *C. pipiens* au Japon, de même que le virus Tahyna chez *Culiseta annulata* en Tchécoslovaquie.

On est bien moins renseigné sur l'estivation que sur l'hibernation; cependant une récente étude faite au Soudan (Omer & Cloudsley-Thompson, 1970) a montré qu'*An. gambiae* peut survivre durant 9 mois dans une zone subdésertique. Au cours de la saison sèche qui, dans cette zone, est également la saison d'hiver, tous les habitats larvaires possibles disparaissent pendant plusieurs mois. On a observé que les femelles d'*An. gambiae* se reposaient dans des maisons, des terriers et des fissures du terrain. Les repas de sang qu'elles ingéraient à intervalle de plusieurs semaines

étaient moins abondants que d'habitude et elles ne produisaient en plusieurs mois qu'un unique lot d'œufs qu'elles pondaient au début de la saison des pluies. Il ne fait pas de doute qu'il faudrait connaître la fréquence de ce comportement estival aussi bien chez *An. gambiae* que chez d'autres espèces dans les régions à climats extrêmes.

#### 2.2.11 Cycles journaliers et cycles saisonniers

Quand on établit les plans de la collecte de vecteurs, notamment en ce qui concerne les moments où on la fera et les méthodes à utiliser, il faut dûment tenir compte des cycles journaliers d'activité. On possède suffisamment d'éléments concernant les variations des cycles d'agressivité des moustiques vecteurs et, dans le cas des captures sur appâts, il faut veiller avant toute chose à ce qu'elles soient faites en fonction des heures du coucher et du lever du soleil plutôt qu'à heures fixes, de manière à ne pas invalider les comparaisons qui pourraient être faites entre des localités ou des saisons différentes. Un autre élément notable du cycle journalier est la variation sensible que subit, au cours des 24 heures, le choix des lieux de repos, et il convient de tenir compte de la possibilité de cette variation lors de la collecte à la main sur les lieux de repos artificiels.

Les cycles journaliers peuvent être à leur tour influencés par des changements saisonniers. On a observé par exemple en France que *C. modestus*, ayant quitté ses lieux d'hibernation en mai, ne pique pendant le jour. Par contre les générations suivantes, survenant au cours de l'été et au début de l'automne, piquent surtout la nuit, même lorsque la température nocturne est la même qu'en mai.

Il est inutile de souligner l'importance que revêtent pour les populations de vecteurs les changements saisonniers, particulièrement en ce qui concerne les précipitations, la température et l'humidité relative. Tous les paramètres qui déterminent l'importance d'une population sont eux-mêmes directement ou indirectement influencés par les modifications du milieu. Les exemples ci-après illustrent ces effets saisonniers :

*Développement des stades immatures.* Dans les études faites sur le budget vital d'*Ae. aegypti* à Bangkok, on a montré que la capacité d'éclosion des œufs varie selon la saison, le taux d'éclosion étant sensiblement plus faible au cours de la saison fraîche.

Le développement des larves est nettement influencé par la température. Ainsi, près de New Delhi, la durée du stade larvaire de *C.p. fatigans* est en moyenne de 11 jours en saison chaude et de 21 jours en saison fraîche. Dans les régions tempérées, l'effet de la température est plus marqué et le développement des larves peut être complètement interrompu en hiver. D'autres facteurs, qui peuvent être eux-mêmes saisonniers, influencent généralement le taux de croissance des larves, par exemple l'approvision-

nement en nourriture. Les études relatives au budget vital peuvent aider à l'identification de tous ces facteurs.

*Taille de la population adulte.* Les précipitations saisonnières et les fluctuations de la température influent sur la quantité de gîtes larvaires disponibles, et la durée des stades immatures détermine à son tour la taille des populations adultes. Par exemple, la réduction des effectifs de *C. p. fatigans* adultes au cours de la saison humide à Rangoon peut être attribuée aux pluies torrentielles qui inondent de nombreux gîtes larvaires. Il est toutefois plus fréquent que les précipitations augmentent le nombre des gîtes disponibles; aussi les effectifs de vecteurs tels qu'*An. gambiae*, *C. tritaeniorhynchus*, *Ae. simpsoni* et, dans certaines régions de l'Afrique, *Ae. aegypti*, accusent-ils de notables augmentations au début de la saison humide. D'autre part, dans les régions où *Ae. aegypti* est essentiellement une espèce endophile — en Thaïlande, en Indonésie et ailleurs en Asie — la production quotidienne d'adultes est relativement peu affectée par les pluies.

*Taux de survie des adultes.* Les taux de survie des adultes sont étroitement liés à la température et à l'humidité relative. Au cours des mois frais, en Thaïlande et dans certaines parties de l'Inde, aussi bien *Ae. aegypti* que *C. p. fatigans* ont un taux de survie plus faible qu'aux autres saisons. Par contre, la survie peut être considérablement augmentée lorsque le climat est extrême. Au Soudan, par exemple, on a montré qu'*An. gambiae*, probablement de l'espèce B, reste en estivation pendant les neuf mois de la saison des grandes chaleurs et, dans les régions tempérées et froides, la plupart des espèces de *Culex* et d'*Anopheles* hibernent pendant les mois d'hiver les plus rigoureux. L'élévation de la température est le principal facteur qui détermine l'efficacité de *Xenopsylla cheopis* en tant que vecteur du bacille de la peste, alors que l'augmentation de l'humidité est le principal facteur d'accroissement du taux de survie des larves de puces.

*Contact hôte-vecteur.* On connaît maintenant plusieurs exemples probants de changements saisonniers, tenant parfois aux hôtes disponibles, en ce qui concerne le choix de l'hôte par le vecteur. Ainsi, en Californie et au Colorado, *C. tarsalis* s'alimente de plus en plus sur des mammifères et délaisse les oiseaux au cours des mois d'été (Tempelis et al., 1965, 1967). Un changement analogue a été signalé dans des villages proches de Delhi chez *C. p. fatigans* qui, au cours des mois d'été, donne la préférence à l'homme, délaissant les bovins (Kaul & Wattal, 1968). Ces changements saisonniers sont difficiles à mesurer et il conviendrait de les étudier de plus près.

*Autres modifications saisonnières dans les populations de vecteurs.* La fréquence des repas peut elle aussi subir des changements saisonniers et parfois le nombre des repas de sang ne présente aucune relation directe avec le stade de développement ovarien. La fiabilité des méthodes de classe-

ment par âges fondées sur des modifications des organes reproducteurs peut donc être plus ou moins grande selon les saisons. La période d'incubation extrinsèque des germes pathogènes et les taux d'infection des populations de vecteurs varient tous les deux en réponse à des modifications du milieu, et il se peut que la sensibilité intrinsèque des vecteurs varie aussi. De même, on a montré que la dispersion dépend de la température: près de Delhi, *C. p. fatigans* a présenté un taux de dispersion, à partir d'un point de libération, d'environ 4 mètres par jour en hiver et d'environ 80 mètres par jour en été.

Outre les variations dues aux facteurs écologiques qui changent en cours d'année, il y a parfois des variations d'une année à l'autre. On peut en conclure que, toutes les fois que c'est possible, les études écologiques sur les complexes hôte-vecteur-germe pathogène devraient s'étendre sur plusieurs années.

### 3. RELATIONS ENTRE L'ÉCOLOGIE ET LA SURVEILLANCE

L'ensemble de nos connaissances sur les vecteurs de maladies à un moment donné est alimenté à la fois par les enquêtes d'écologie fondamentale menées en des lieux choisis et par la surveillance courante exercée tant sur le plan national que sur le plan international. D'une part, il est souhaitable que les méthodes adoptées pour la surveillance courante soient fondées sur les renseignements et l'expérience acquis lors des enquêtes écologiques, et d'autre part des méthodes valables de surveillance courante ont souvent fourni une base pour l'exécution d'études écologiques. Ecologie et surveillance doivent donc être examinées ensemble.

Les méthodes de surveillance visent principalement les arthropodes vecteurs mais, dans beaucoup de cas, il faut également tenir compte des réservoirs que constituent les vertébrés. Pour les uns et les autres, la surveillance doit porter sur la répartition de l'organisme pathogène aussi bien que sur l'incidence de l'infection. La surveillance des vecteurs a essentiellement pour objet: *a*) de détecter la présence ou d'établir l'absence de vecteurs et *b*) de mesurer, ne serait-ce que de façon empirique, leur densité et/ou le contact homme-vecteur. Etant donné l'importance de la lutte chimique, la détermination des niveaux de sensibilité des vecteurs et des réservoirs aux insecticides, aux acaricides et aux rodenticides fait partie intégrante de la surveillance.

#### 3.1 Réservoirs constitués par des vertébrés

Dans certaines situations, la présence et/ou la densité d'un hôte approprié constituant un réservoir peut déterminer la présence ou l'absence

d'une maladie donnée; il est alors essentiel de surveiller non seulement les vecteurs, mais aussi le réservoir, par exemple dans les programmes de surveillance de la peste, de la leishmaniose zoonotique et de la maladie de Chagas.

Si les recommandations qui précèdent concernent la surveillance des vecteurs, il ne faut pas perdre de vue que, pour les zoonoses dont il vient d'être question et également pour d'autres, le risque épidémiologique d'infection est déterminé par la présence du vecteur et du réservoir et aussi par leur densité. C'est pourquoi, comme on l'a dit plus haut, tout programme de surveillance doit tenir compte à la fois du vecteur et du réservoir.

### 3.2 Surveillance nationale

*Buts.* Les raisons pour lesquelles on crée des réseaux nationaux de surveillance des vecteurs sont multiples. Ces réseaux ont pour objet: 1) de fournir sur le plan local des estimations relatives aux densités et aux répartitions des populations de vecteurs, de manière qu'on puisse en tirer des indications sur le risque de maladie; 2) de fournir la base d'un programme de lutte efficace; 3) de rendre possible une coordination internationale par le truchement de l'OMS. Il peut arriver que les enquêtes nationales entreprises en fonction des besoins et des ressources des pays soient beaucoup plus détaillées que ce n'est nécessaire pour le programme international. Dans le cas de la surveillance nationale, il est particulièrement important que les entomologistes et les épidémiologistes travaillent en étroite collaboration.

*Priorités.* Les gouvernements devront, la plupart du temps, fixer un ordre de priorité en ce qui concerne les vecteurs pouvant faire l'objet de programmes minimaux de surveillance. Quant au choix des zones géographiques qui, dans le pays intéressé, devront être comprises dans les programmes de surveillance permanents, la décision sera prise sur la base de renseignements épidémiologiques montrant où se trouvent des foyers de la maladie transmise par le vecteur et visée par la surveillance. A défaut de ces renseignements, des enquêtes épidémiologiques préalables peuvent se révéler nécessaires. C'est également en fonction des renseignements épidémiologiques qu'on instituera une surveillance continue ou limitée à un certain laps de temps, et qu'on décidera d'y mettre fin.

*Formation du personnel.* L'exécution de tout programme de surveillance courante suppose que l'on possède un personnel national convenablement formé, et il est essentiel qu'un tel programme soit administré et contrôlé par un personnel scientifique national compétent. L'OMS peut fournir une assistance pour la formation du personnel et le lancement des programmes de surveillance, mais ce sont les personnels nationaux qui doivent assurer la poursuite des programmes. Si les techniques à utiliser

dans le programme de surveillance sont nouvelles dans le pays intéressé ou pour le personnel qui doit les appliquer, il convient d'y préparer le personnel.

### 3.3 Surveillance internationale

Un système international de surveillance régulière des vecteurs contribuerait de façon irremplaçable à entretenir sur le plan mondial la conscience des problèmes de santé publique qu'ils posent et jouerait un rôle particulièrement important à notre époque de grand développement des voyages internationaux.<sup>1</sup> La question des maladies transmises par des vecteurs est particulièrement importante pour les pays en voie de développement du fait de ses incidences sur la planification des projets visant à améliorer la situation économique. La surveillance de ce que l'on appelait autrefois les maladies quaranténaires s'exerce sur le plan international depuis de nombreuses années.

La surveillance internationale pourra se contenter de renseignements moins détaillés que ceux qu'utilisent de nombreux programmes nationaux de surveillance des maladies, mais suffisants néanmoins pour permettre une estimation assez approchée de la situation épidémiologique. Il ne conviendra généralement pas d'adopter des méthodes compliquées pour établir l'effectif et la densité des vecteurs, puisqu'il faut que ces méthodes puissent être universellement utilisées dans des pays qui se trouvent à des stades de développement différents. On a besoin en fait de méthodes normalisées, uniformes, permettant de comparer et d'analyser les données à l'échelon central pour l'ensemble du système international de surveillance. Des données relatives à la répartition et à la densité des vecteurs, ainsi que les résultats des épreuves de sensibilité aux insecticides, s'ajouteraient utilement à la masse commune des données rassemblées sur le plan international.

Si la simplicité s'impose en ce qui concerne les méthodes d'enquête, une formation spéciale devra néanmoins être donnée au personnel chargé de la surveillance, qui proviendra des services existants de lutte contre les vecteurs. Il faudra aussi fournir à ce personnel les moyens d'exercer la surveillance, et notamment un matériel et des véhicules adéquats. Enfin, la surveillance ne peut être utile que si le rassemblement et l'analyse ou l'évaluation des données recueillies sont faits rapidement.

### 3.4 Techniques de surveillance

Les techniques de surveillance sont nombreuses et plus ou moins complexes. Une fois fixé l'ordre de priorité comme on l'a dit plus haut,

---

<sup>1</sup> *Vector control in international health*, document non publié WHO/VBC/70.11.

il convient de choisir une technique de surveillance répondant aux conditions suivantes: 1) elle doit être simple et sûre; 2) les paramètres choisis pour les mesures doivent être biologiquement et épidémiologiquement valables; 3) toute technique de surveillance comportant des actions répétées, il faut tenir compte du coût à long terme de la technique choisie par rapport à l'avantage que fournissent les renseignements obtenus grâce à elle. Les diverses techniques qu'il est possible d'appliquer dans le cas des poux de corps, des anophèles et des stégomyies ont été décrites dans les guides techniques de l'OMS (OMS, 1971b, 1971c, 1971d) concernant diverses maladies à vecteurs. L'emploi de n'importe laquelle de ces techniques pour la surveillance nationale fournira aussi à l'OMS les informations dont elle a besoin pour son programme de surveillance internationale. Il serait utile aussi de disposer d'autres guides techniques pour la surveillance des vecteurs, actuels ou potentiels, d'autres maladies. Les techniques en question seront examinées groupe par groupe dans leur contexte écologique. On trouvera ci-après la description des méthodes qui conviennent pour la surveillance internationale des anophèles, d'*Ae. aegypti*, des puces vectrices de la peste, et des principaux autres groupes de vecteurs.

#### 3.4.1 Anophèles

La surveillance des anophèles n'a d'importance qu'à cause de la transmission, par ces moustiques, du paludisme, de certaines formes de filariose et de certaines infections virales. La surveillance du paludisme est fondée sur une méthodologie bien établie en raison de l'existence du programme antipaludique mondial et de l'attention consacrée à ce sujet par le comité OMS d'experts du paludisme lors d'un certain nombre de ses réunions.<sup>1</sup> Dans l'acception actuelle de l'expression, la surveillance du paludisme « a pour objet de dépister tous les cas de paludisme, manifestations d'une transmission persistante, ou traduction d'une rechute, de les traiter et guérir, et d'en rechercher les causes de façon à éliminer avec certitude tous les foyers résiduels de transmission et les derniers réservoirs de parasites humains, afin de parvenir à la réalisation de l'éradication. » (OMS, 1964).

L'institution d'un système de surveillance des principaux vecteurs du paludisme est proposée comme moyen d'apprécier le danger que représente le paludisme dans les pays qui n'ont pas encore entrepris d'opérations antipaludiques nationales. Ce système serait applicable aussi aux régions où des opérations antipaludiques sont en cours ou ont été achevées. La surveillance permettrait de savoir si ces régions sont entomologiquement réceptives vis-à-vis d'une réinstallation de la maladie (OMS, 1971b).

On utilise à l'heure actuelle divers paramètres entomologiques pour déterminer le potentiel de transmission dans les zones impaludées; il n'en

<sup>1</sup> *Org. mond. Santé Sér. Rapp. techn.*, 1957, N° 123; 1959, N° 162; 1961, N° 205; 1964, N° 272; 1968, N° 382; et 1971, N° 467.

existe aucun qui permette à lui seul d'effectuer cette détermination, et chaque paramètre doit être interprété conjointement avec les autres, pour chaque vecteur et chaque zone, et compte tenu de la prévalence de la maladie.

Suivant ce que l'on saura de la situation du paludisme et suivant le degré d'endiguement de la maladie, on pourra avoir besoin de renseignements sur des questions telles que: l'écologie des vecteurs possibles; leurs réactions aux mesures de lutte et notamment leur sensibilité aux insecticides; les raisons pour lesquelles la transmission n'a pas pu être interrompue dans des zones soumises à des mesures de lutte; et la réceptivité, en termes de potentiel vectoriel, des régions où la maladie n'a pour le moment que peu d'importance au point de vue de la santé publique. Dans ce dernier cas il convient de se rappeler que les conditions écologiques peuvent évoluer de manière favorable ou défavorable, autorisant une atténuation de la vigilance dans le premier cas mais exigeant une intensification de celle-ci dans le second cas.

Etant donné la grande diversité que présentent le comportement des différents vecteurs du paludisme et les circonstances écologiques dans lesquelles ils vivent, il n'est pas possible de normaliser complètement les méthodes entomologiques ni d'établir des indices parfaitement comparables dans le monde entier. Par conséquent, s'il convient d'appliquer la technique de surveillance appropriée pour déterminer le potentiel de paludisme d'une région particulière, la plupart des techniques en question ne sont pas utilisables pour l'institution d'un système international de surveillance des vecteurs. Il est donc souhaitable de faire une distinction entre les paramètres mesurables qui ont avant tout une importance épidémiologique et ceux dont l'importance est écologique (Garett-Jones, 1970). Parmi les premiers figurent les deux paramètres qui, se prêtant le mieux à une certaine normalisation, peuvent avoir leur utilité dans des systèmes internationaux de surveillance des vecteurs du paludisme, à savoir l'indice de contact homme-vecteur et l'indice d'infection du vecteur. Calculés d'une manière uniforme, ces deux paramètres peuvent servir à la fois à mesurer le réservoir de maladie dans une région donnée et à apprécier le potentiel de paludisme de la région. Les mêmes principes sont applicables aux foyers de filariose transmise par les anophèles.

Comme le comportement alimentaire des anophèles varie beaucoup selon les espèces, de même que le comportement de leurs hôtes, l'indice de contact homme-vecteur ne peut avoir de valeur épidémiologique qu'à condition d'être normalisé en ce qui concerne le mode de contact homme-vecteur observé dans la région enquêtée. En pratique, cela veut dire que le nombre des appâts et celui des collecteurs de moustiques doivent être fixés en fonction du nombre de personnes qui occupent normalement un local ou une case dans la région, et que les emplacements exacts des collectes, à l'intérieur ou à l'extérieur des habitations, doivent être choisis selon le

mode d'agressivité du vecteur et selon les habitudes de sommeil de la population locale. Autrement dit, les techniques de disposition des appâts et de collecte varieront d'une région à l'autre mais seront normalisées en ce qui concerne le contact homme-vecteur qui a lieu dans chaque région, fournissant ainsi des indices comparables.

### 3.4.2 *Aedes aegypti*

Ce moustique, vecteur de la fièvre jaune et d'autres maladies à arbovirus, fait l'objet d'une surveillance régulière dans les habitats humains et leurs environs depuis un demi siècle, et cette surveillance est obligatoire dans les aéroports et les ports de mer aux termes du Règlement sanitaire international (OMS, 1971a). La surveillance est essentiellement basée sur la recherche des gîtes larvaires du vecteur à l'intérieur et autour des maisons et autres constructions. Cependant, le meilleur moyen de déterminer le degré de contact homme-vecteur est de calculer le « taux d'agressivité », qui donne également une indication de la densité de la population de moustiques adultes.

Plus de 7000 données concernant la répartition et la densité d'*Ae. aegypti* et d'autres stégomyies ont été stockées dans la mémoire d'un ordinateur. On a porté ces données sur des cartes en leur appliquant des facteurs de conversion permettant de donner aux trois indices larvaires obtenus empiriquement un dénominateur commun, à savoir un chiffre de densité choisi dans l'intervalle de 1 à 9. Par exemple, une densité de 4 équivaut généralement à un « indice des habitations » de 18 à 28, à un « indice des récipients » de 10 à 14 et/ou à un « indice Breteau » de 20 à 34 (l'explication de ces indices est donnée plus loin). On étudie maintenant des facteurs de conversion permettant de rapporter à la population adulte les indices larvaires. Les pondoirs-pièges sont particulièrement utiles pour détecter *Ae. aegypti* lorsque les insectes de cette espèce sont peu nombreux — par exemple pour déceler la présence de survivants lors d'une campagne de lutte ou d'éradication. On ne sait toutefois pas encore si les résultats obtenus peuvent être utilisés quantitativement.

Le taux d'agressivité est exprimé par le nombre de femelles capturées sur des appâts humains par heure-homme d'exposition. Les mâles, qui parfois accompagnent les femelles, doivent être comptés à part mais exclus du calcul du taux d'agressivité. Les observations doivent être faites au moment du jour ou de la nuit où les moustiques sont le plus actifs.

On obtient les indices larvaires en examinant tous les récipients remplis d'eau qui se trouvent dans les maisons et leurs environs, y compris les jardins et les trous d'arbres. Dans les petits villages il est possible d'examiner toutes les maisons mais, dans les villages plus importants et les petites villes, il vaut mieux choisir une bonne cinquantaine de maisons représentatives des conditions ethniques, économiques et écologiques.

Dans les villes plus étendues et les grandes agglomérations il faut faire des observations distinctes sur chaque quartier. Les maisons sont déclarées positives ou négatives selon qu'on y a trouvé ou non des gîtes larvaires d'*Ae. aegypti* et on obtient ainsi l'indice des habitations (pourcentage de maisons positives par rapport au total examiné<sup>1</sup>); les récipients sont déclarés à leur tour positifs ou négatifs pour *Ae. aegypti*, ce qui donne l'indice des récipients (pourcentage de récipients infestés) et l'indice Breteau (nombre de récipients positifs pour 100 maisons). De ces trois indices larvaires, c'est l'indice Breteau qui donne le plus d'informations, mais l'indice des habitations est le plus sensible pour la détection des populations qui survivent dispersées.

Il y a une méthode simple et rapide d'enquête larvaire qui consiste à prélever une larve au hasard dans chaque récipient. Cette sorte d'enquête (Sheppard et al., 1969) permet de mesurer la fréquence relative des différentes espèces de moustiques contenues dans les récipients. Quand *Ae. aegypti* prédomine, les résultats obtenus peuvent être utilisés pour le calcul de l'indice Breteau concernant cette espèce.

La surveillance internationale régulière des autres stégomyies en est encore à ses débuts. Pour des espèces telles qu'*Ae. simpsoni*, *Ae. luteocephalus*, *Ae. albopictus*, *Ae. polynesiensis*, le taux d'agressivité est pour le moment la seule mesure qui ait une valeur générale; il a en outre l'avantage de révéler les différences de contact homme-vecteur qui peuvent exister entre les diverses parties de leur habitat. Il est important de choisir pour faire les observations le moment de la journée où l'activité de ces moustiques est la plus intense. On a commencé à élaborer des méthodes permettant d'obtenir les indices larvaires d'espèces qui se développent à l'aisselle des feuilles et dans les trous d'arbres ou les coques de noix de coco, mais elles ne peuvent pas encore être utilisées pour la surveillance internationale.

### 3.4.3 Autres espèces de moustiques

Comme *C. p. fatigans* est de plus en plus abondant dans les villes des tropiques, il est nécessaire d'étudier des méthodes de surveillance de cet insecte qui, dans de nombreuses régions, est non seulement une nuisance mais aussi un vecteur de la filariose de Bancroft. Il importe donc de calculer son taux d'agressivité et de déterminer s'il est infecté par *W. bancrofti*, et, dans l'affirmative, de voir dans quelle mesure il est infectant. On a procédé à des estimations relatives des populations adultes d'après le nombre moyen d'insectes capturés à la main par maison dans leurs abris, pendant un laps de temps fixe, par exemple 15 minutes. La capture par aspersion de pyrèthre permet d'estimer d'une manière plus complète les populations infestant les maisons, mais il serait souhaitable d'ajouter à ces renseignements le taux d'agressivité à l'extérieur. On étudie actuellement

<sup>1</sup> « Indice d'*Aedes aegypti* » dans le Règlement sanitaire international (OMS, 1971a).

la possibilité d'estimer la population larvaire sur la base d'un échantillonnage d'unités de surface, le prélèvement des larves étant effectué avec une louche, ou d'après le pourcentage des sources positives.

Dans le cas de *C. tarsalis* — vecteur de l'encéphalite équine occidentale — une surveillance efficace exercée aux Etats-Unis d'Amérique au moyen de pièges lumineux a permis d'estimer avec précision les effectifs de la population, le danger épidémiologique qu'elle présente et l'efficacité des mesures de lutte contre les moustiques. Des enquêtes menées en Corée et à Taïwan ont montré que pour *C. tritaeniorhynchus* — important vecteur de l'encéphalite japonaise — le taux d'agressivité à l'égard d'animaux domestiques tels que les porcs constitue un instrument sensible d'estimation des populations. De bons résultats ont été obtenus au Japon, en Corée et à Taïwan par l'emploi de pièges lumineux. Diverses autres méthodes, par exemple l'estimation de l'effectif des larves par prélèvement au moyen de récipients, ont été mises au point sur le plan local mais sans parvenir encore au stade de la normalisation internationale.

#### 3.4.4 *Puces*

Aux termes du Règlement sanitaire international (OMS, 1971a), les pays sont tenus d'examiner régulièrement les rongeurs et leurs ectoparasites dans les ports et les aéroports des zones suspectes d'être infectées de peste des rongeurs. Des programmes de surveillance périodique à long terme des vecteurs de la peste sont indispensables dans les régions où il existe des foyers naturels et où il y a eu précédemment des poussées de peste intéressant l'homme. Puisque les données recueillies sont de première importance pour les opérations de lutte, il est essentiel que la collecte des données concernant la surveillance soit faite en fonction de trois activités majeures: *a*) études écologiques visant à préciser l'histoire naturelle des puces vectrices et de leurs hôtes; *b*) études épidémiologiques de base sur la peste chez les rongeurs sauvages, les rongeurs domestiques et les humains ainsi que sur les vecteurs intéressés; *c*) planification de la collecte de données statistiquement valables qui puissent être exploitées par l'analyse des systèmes.

Un trait caractéristique de la peste est que ses foyers sont circonscrits. Pour faire des observations générales, on choisit les zones où auront lieu les opérations de piégeage et de chasse sur la base de l'activité des rongeurs à proximité étroite des habitations et des populations humaines. On prépare des cartes et des descriptions générales de ces zones et on désigne les endroits précis où seront installés les pièges. Des observations de caractère général suffisent habituellement à un opérateur expérimenté pour avoir une bonne idée des catégories de mammifères présents dans la région, ce qui lui permet de choisir la méthode appropriée de piégeage ou de chasse.

A leur arrivée au laboratoire, les spécimens sont dégelés, puis on en détermine soigneusement le genre et l'espèce. Les ectoparasites sont enlevés,

les puces sont identifiées et broyées et le broyat est ensemencé en stries sur des plaques de gélose au sang. Le reste est inoculé à des animaux de laboratoire sensibles.

Les puces reçues au laboratoire sont identifiées puis inoculées à des animaux d'épreuve par injection sous-cutanée. On mélange les puces de la même espèce provenant du même hôte et du même endroit. Il faut toujours noter soigneusement les éléments permettant d'associer les ectoparasites à leurs hôtes.

Les indices suivants sont utiles pour la surveillance des puces :

- 1) indice de puces total (nombre moyen de puces de toutes espèces par rongeur);
- 2) indice spécifique (nombre moyen de puces par espèces et par hôte);
- 3) indice des terriers (nombre moyen de puces libres par espèce et par terrier de rongeur);
- 4) indice des nids (nombre moyen de puces libres par espèce et par nid de rongeur);
- 5) indice des habitations (nombre moyen de *Pulex irritans* ou d'autres puces de l'homme par maison).

On a amélioré l'indice de puces *a*) en calculant le nombre moyen par rongeur infesté seulement et *b*) en ne comptant que les femelles qui (comme c'est le cas de *X. cheopis*) se sont montrées plus constantes que les mâles dans leur association avec l'hôte. On obtient des données plus complètes en déterminant un ou plusieurs des indices précités, ainsi que les pourcentages des diverses espèces de puces et la proportion des différentes espèces d'hôtes infestées par chaque espèce de puces. On obtient ainsi des données sur les relations hôte-puce.

La notion d'« indice de puces absolu » a été en plus utilisée ces dernières années. Cet indice est basé sur un examen des rongeurs, des terriers et des nids, et les données qui résultent de cet examen sont inscrites dans la formule

$$IPA = \frac{PR + PN}{RT}$$

dans laquelle IPA est l'indice de puces absolu, PR la population de puces infestant les rongeurs, PN la population de puces infestant les nids et les terriers et RT la population totale de rongeurs. Le plus souvent, il sera difficile d'obtenir cet indice absolu, mais on devra le considérer comme un objectif.

#### 3.4.5 Autres espèces de vecteurs

Les phlébotomes — insectes du genre *Phlebotomus*, vecteurs de la leishmaniose et de la fièvre à pappataci — doivent être surveillés en raison

de leur recrudescence dans les zones où on a cessé de pratiquer les aspersions de DDT à effet rémanent à l'intérieur des habitations. En Iran, on emploie un système fondé sur le nombre d'insectes capturés à la main en 15 minutes dans des stations représentatives situées dans des villages représentatifs. L'infestation des terriers de rongeurs par *Phlebotomus* peut être estimée quantitativement au moyen de pièges collants.

Pour ce qui est des simulies (*genre Simulium*) dont certaines sont des vecteurs de l'onchocercose, l'indice le plus communément employé pour la surveillance est le taux d'agressivité. Cependant, on n'a pas encore cherché à normaliser cet indice sur le plan international. On se rend compte maintenant que l'identification des populations de simulies est très difficile, car on distingue au moins 17 caryotypes dans le complexe *S. damnosum*.

En ce qui concerne la tsé-tsé (espèces du genre *Glossina*) — qui est un vecteur de la trypanosomiase humaine et animale — des institutions communes à différents Etats africains s'efforcent, depuis plusieurs décennies, de coordonner l'action des chercheurs et des agents qui travaillent sur le terrain. Des cartes de répartition où sont délimités les foyers ont été dressées et évaluées. Les densités des populations de tsé-tsé ont été estimées par divers procédés tels que la capture à la main au cours de tournées faites le long de lignes tracées sur le terrain ou à des postes fixes, à intervalles réguliers. En raison des différences marquées qui existent entre les caractères écologiques des diverses espèces, aucun de ces procédés n'est d'un emploi général. Le niveau de transmission de la trypanosomiase humaine est généralement estimé sur la base de données épidémiologiques parce que, chez la mouche tsé-tsé, le taux d'infection est très faible.

Une technique susceptible d'un emploi général pour estimer les populations de mouches domestiques (*Musca domestica*) consiste à dénombrer les mouches posées à un instant donné sur une grille de Scudder. Un procédé fondé sur le même principe et employé au Danemark consiste à utiliser des porcs comme appât et à compter les mouches au moyen de photographies instantanées. La densité d'une population de mouches peut également être estimée au moyen de bandes de papier collant exposées pendant 24 heures. Ce procédé présente l'avantage de ne pas être affecté par les variations du comportement de repos des insectes pendant le cycle quotidien.

Dans le cas du pou du corps (*Pediculus humanus*) — vecteur du typhus et de la fièvre récurrente — les activités de surveillance sont généralement limitées aux foyers connus de transmission et aux conditions socio-écologiques qui favorisent l'infestation par les poux. Ces activités comprennent des enquêtes visant à déterminer la prévalence des poux du corps par l'estimation des pourcentages de personnes dont les vêtements et les cheveux sont infestés. On s'inquiète de l'incidence croissante des infestations par les poux dans les régions tempérées.

Pour contribuer à la surveillance des tiques (familles des *Ixodidae* et des *Argasidae*) qui sont des vecteurs de nombreuses maladies de l'homme

et du bétail, l'OMS a commencé, avec le concours de la FAO, une étude par ordinateur sur leur biologie et leur répartition. A l'heure actuelle, cette étude porte principalement sur les relations des diverses espèces de tiques avec divers hôtes, leur habitat et leur répartition géographique.

La surveillance des triatomés — vecteurs de la maladie de Chagas — porte aussi essentiellement sur les rapports des diverses espèces avec leur habitat et leur localisation géographique. Il est important, là encore, de déterminer les taux d'infection des espèces domestiques, péri-domestiques et selvatiques ainsi que leurs contacts avec les hôtes humains et les vertébrés qui sont des réservoirs de la maladie de Chagas. Il faudrait mettre au point une méthode permettant d'estimer les densités des populations de triatomés, en particulier pour appuyer les études en cours (enquêtes épidémiologiques et études sur les méthodes de lutte).

### 3.5 Evaluation et diffusion des données

Le lancement de tout programme national de surveillance des vecteurs suppose que des dispositions ont été prises au préalable pour l'analyse, l'évaluation et la diffusion des données recueillies. De même, il convient de créer un mécanisme permettant de prendre rapidement des décisions sur la base des données disponibles. Ces décisions peuvent porter, selon les cas, sur un renforcement de la surveillance, une intensification des enquêtes ou le déclenchement d'opérations de lutte dans un secteur donné.

Qu'il s'agisse de surveillance internationale ou nationale, une fois les données évaluées et les résultats interprétés, les uns et les autres doivent être largement diffusés auprès des autorités de la santé publique. Cela peut se faire au moyen des instruments existants de l'OMS tels que le Relevé épidémiologique hebdomadaire et les rapports périodiques, les bureaux régionaux et les représentants de l'OMS. Il est essentiel à cet égard de maintenir l'intérêt des groupes qui fournissent des données recueillies sur le terrain, en veillant à ce qu'ils soient parfaitement tenus au courant de l'utilisation et de l'interprétation des données qu'ils ont fournies.

Quand on examine les indices proposés pour la surveillance des vecteurs énumérés plus haut, il faut tenir dûment compte des grandes différences qui existent entre les étiologies des diverses maladies transmises. La valeur des indices de vecteur utilisés comme instruments de surveillance doit donc être considérée dans chaque cas par rapport à l'épidémiologie de la maladie.

On peut penser que les résultats fournis par une surveillance régulière, exprimés en chiffres obtenus grâce à une méthode normalisée, alerteront les autorités sanitaires lorsque l'activité ou la densité du vecteur, considérées dans le contexte de la situation épidémiologique, seront suffisamment élevées pour indiquer un risque de transmission de la maladie. Les paludo-

logues ont beaucoup étudié au cours des années la notion de densité-seuil, mais on constate généralement que ces seuils varient beaucoup selon l'espèce d'anophèles en cause et la situation écologique générale. Il convient de mentionner à cet égard les seuils approchés qui ont été établis en épidémiologie de la fièvre jaune et qui, sous certaines réserves, ont leur utilité. Il y a vingt ans, on a choisi un indice d'infestation des habitations (indice de *Stegomyia*) de 1 % comme objectif des opérations de lutte visant à créer une bonne marge de sécurité pour les villes et les ports d'une zone d'endémicité<sup>1</sup>, les centres où l'indice est supérieur à ce pourcentage devant être considérés comme demeurant dans la zone de danger.<sup>2</sup> L'étude de l'épidémie de fièvre jaune qui a sévi en 1965 au Sénégal a amené à conclure que la transmission est peu probable aux endroits où l'indice Breteau est inférieur à 5, alors qu'un indice supérieur à 50 indique un risque élevé de fièvre jaune transmise par *Ae. aegypti* (Chambon et al., 1971).

#### REMERCIEMENTS

Le Groupe scientifique remercie de la collaboration qu'ils ont apportée à ses délibérations les membres du personnel de l'OMS dont les noms suivent: D<sup>r</sup> A. A. Arata, Ecologie; D<sup>r</sup> K. Dietz, Mathématiques-Statistiques; M. R. F. Fritz, Biologie des vecteurs et lutte anti vectorielle; D<sup>r</sup> B. Grab, Méthodologie des statistiques sanitaires; D<sup>r</sup> N. G. Gratz, Biologie des vecteurs et lutte antivectorielle; D<sup>r</sup> J. Haworth, Recherches et informations techniques sur le paludisme; D<sup>r</sup> L. Kartman, Maladies parasitaires; D<sup>r</sup> R. Pal, Biologie des vecteurs et lutte antivectorielle; et D<sup>r</sup> M. Yasuno, Biologie des vecteurs et lutte antivectorielle.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bidlingmayer, W. L. & Schoof, H. F. (1957) *Mosquito News*, **17**, 202  
 Bradley, G. H. (1926) *Amer. J. trop. Med.*, **6**, 283  
 Cambournac, F. J. C. (1939) *Riv. Malar.*, **18**, 17  
 Chambon, L. et al. (1967) *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 114  
 Christie, M. (1954) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **48**, 271  
 Conway, G. R. (1970) *Misc. Publ. ent. Soc. Amer.*, **7**, 181  
 Conway, G. R. & Murdie, G. (1972) *Symp. Brit. ecol. Soc.* (sous presse)  
 Coz, J., Gruchet, H., Chauvet, G. & Coz, M. (1961) *Bull. Soc. Path. exot.*, **54**, 1353  
 Cuellar, C. B. (1969) *Bull. Org. mond. Santé*, **40**, 205  
 Curtis, C. F. & Hill, W. G. (1971) *Theor. Popul. Biol.*, **2**, 71  
 Cvjetanović, B., Grab, B. & Uemura, K. (1971) *Bull. Org. mond. Santé*, **45**, 53

<sup>1</sup> *Org. mond. Santé Sér. Rapp. techn.*, 1950, N° 19.

<sup>2</sup> *Org. mond. Santé Sér. Rapp. techn.*, 1971, N° 479.

- Davidson, G. (1955) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **49**, 339
- Davies, R. G. (1971) *Computer programming in quantitative biology*, New York & London, Academic Press
- Detinova, T. S. (1963) *Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les diptères présentant une importance médicale*, Genève, Organisation mondiale de la Santé (Série de Monographies N° 47)
- Dow, R. P., Reeves, W. C. & Bellamy, R. E. (1957) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **6**, 294
- Draper, C. C. & Davidson, G. (1953) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **47**, 522
- Garby, L., Yasuno, M. & Phurivethaya, Y. (1966) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **60**, 136
- Garrett-Jones, C. (1970) *Misc. Publ. ent. Soc. Amer.*, **7**, 168
- Garrett-Jones, C. & Grab, B. (1964) *Bull. Org. mond. Santé*, **31**, 71
- Gillies, M. T. (1970) *Misc. Publ. ent. Soc. Amer.*, **7**, 156
- Goodwin, M. H. & Eyles, D. E. (1942) *Ecology*, **25**, 376
- Gouck, H. K. (1972) *Bull. Org. mond. Santé*, (sous presse)
- Graham, H. M. & Mangum, C. L. (1971) *J. econ. Ent.*, **64**, 376
- Hagstrum, D. W. (1971) *Ann. ent. Soc. Amer.*, **64**, 1074
- Hamon, J., Pichon, G. & Cornet, M. (1971) *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. méd. Parasit.*, **9**, 3
- Heron, R. J. (1968) *Canad. Ent.*, **100**, 470
- Hess, A. D. (1941) *Limnol. Soc. Amer. Spec. Pub. No. 6*
- Hess, A. D. & Hall, T. F. (1945) *J. nat. Malar. Soc.*, **4**, 20
- Hess, A. D., Harmston, F. C. & Hayes, R. O. (1970) *CRC Crit. Rev. Env. Control*, Nov. 1970
- Hess, A. D. & Hayes, R. O. (1967) *Amer. J. med. Sci.*, **253**, 109
- Hess, A. D. & Hayes, R. O. (1970) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **19**, 327
- Hess, A. D., Hayes, R. O. & Tempelis, C. H. (1968) *Mosquito News*, **28**, 386
- Jackson, C. H. N. (1940) *Ann. Eugen. (Lond.)*, **10**, 332
- Jackson, C. H. N. (1944) *Ann. Eugen. (Lond.)*, **12**, 176
- Jackson, C. H. N. (1948) *Ann. Eugen. (Lond.)*, **14**, 91
- Johnson, C. G. (1969) *Migration and dispersal of insects in flight*, London, Methuen
- Kaul, H. N. & Wattal, B. L. (1968) *Bull. Indian Soc. Malar. comm. Dis.*, **5**, 45
- Kelker, G. H. (1940) *Proc. Utah Acad. Sci.*, **17**, 65
- Keuls, M., Over, J. H. & Wit, C. T. de (1963) *Statistica Neerlandica*, **17**, 71
- Kilama, W. L. & Craig, G. B. (1969) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **63**, 419
- Knipling, E. F. (1964) In: *Proceedings of the 12th International Congress on Entomology*, London, 8-14 July 1964, London, Royal Entomological Society, p. 251
- Laurence, B. R. (1963) *Bull. Org. mond. Santé*, **23**, 229
- McClelland, G. A. H. & Conway, G. R. (1971) *Nature (Lond.)*, **232**, 485
- Macdonald, G., Cuellar, C. B. & Foll, C. V. (1968) *Bull. Org. mond. Santé*, **38**, 743
- Macdonald, W. W. & Ramachandram, C. P. (1965) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **59**, 64

- Macdonald, W. W., Sebastian, A. & Tun, M. M. (1968) *Ann. trop. Med. Parasit.*, **62**, 200
- Manly, B. F. J. & Parr, H. J. (1968) *Trans. Soc. Brit. Ent.*, **18**, 81
- Mills, A. R. (1969) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **63**, 591
- Moor, P. P. de & Steffens, F. E. (1970) *Trans. roy. Soc. trop. Med. Hyg.*, **64**, 927
- Neville, A. C. (1963) *Oikos*, **14**, 1
- Omer, S. M. & Cloudsley-Thompson, J. L. (1970) *Bull. Org. mond. Santé*, **42**, 319
- OMS (1964) *Terminologie du paludisme et de l'éradication du paludisme*, Genève
- OMS (1971 a) *Règlement sanitaire international* (1969), *Première édition anotée*, Genève
- OMS (1971 b) *Guide technique pour l'établissement d'un système de surveillance du typhus à poux*, *Relevé épidém. hebd.*, **46**, 273
- OMS (1971 c) *Guide technique pour l'établissement d'un système de surveillance du paludisme*, *Relevé épidém. hebd.*, **46**, 329
- OMS (1971 d) *Guide technique pour l'établissement d'un système de surveillance de la fièvre jaune*, *Relevé épidém. hebd.*, **46**, 493
- Patten, B. C. (1971) *Systems analysis and stimulation in ecology*, New York & London, Academic Press, Vol. 1
- Provost, M. W. (1952) *Mosquito News*, **12**, 174
- Sheppard, P. M., Macdonald, W. W. & Tonn, R. J. (1969) *Bull. Org. mond. Santé*, **40**, 467
- Sheppard, P. M., Macdonald, W. W., Tonn, R. J. & Grab, B. (1969) *J. Anim. Ecol.*, **38**, 661
- Southwood, T. R. E. (1966) *Ecological Methods*, London, Methuen
- Southwood, T. R. E., Murdie, G., Yasuno, M., Tonn, R. J. & Reader, P. M. (1972) *Bull. Org. mond. Santé*, **46**, 211
- Symes, C. B. & Hadaway, A. B. (1947) *Bull. ent. Res.*, **37**, 399
- Tempelis, C. H., Francy, D. B., Hayes, R. O. & Lofy, M. F. (1967) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **16**, 111
- Tempelis, C. H., Reeves, W. C., Bellamy, R. E. & Lofy, M. F. (1965) *Amer. J. trop. Med. Hyg.*, **14**, 170
- Van Dijk, W. J. O. M. (1966) *Trop. geogr. Med.*, **18**, 53
- Vincke, I. (1946) *Ann. Soc. belge Léd. trop.*, **26**, 385
- Wada, Y. (1962a) *Endem. Dis. Bull. Nagasaki Univ.*, **4**, 22
- Wada, Y. (1962b) *Endem. Dis. Bull. Nagasaki Univ.*, **4**, 141
- Welch, H. E. (1960) *Ecology*, **41**, 228