



Marais saumâtre du littoral, gîte principal d'*Aedes caspius*

Par Thomas Balenghien Sauf mention contraire les clichés sont de Jean-Baptiste Ferré

Les moustiques vecteurs de **la Fièvre du Nil occidental** en Camargue

Chez beaucoup d'espèces de moustiques (Diptères Nématocères de la famille des Culicidés, environ 3 500 espèces décrites), les femelles sont hématophages : elles se nourrissent du sang de vertébrés pour assurer l'apport protéique nécessaire à la maturation de leurs œufs. Certains pathogènes, ayant évolué conjointement au système moustique/vertébré piqué, assurent ainsi leur transmission, que l'on qualifie alors de vectorielle. Les moustiques constituent le groupe de vecteurs le plus important en santé publique, transmettant entre autres le paludisme, les filaires lymphatiques, la dengue et la fièvre jaune. Au début des années 2000, une maladie vectorielle a occupé le devant de la scène scientifique et médiatique : c'est la Fièvre du Nil occidental (*West Nile fever* en anglais).

■ UNE MALADIE ANCIENNE, AUJOURD'HUI D'ACTUALITÉ

Cette maladie (d'une fièvre bénigne à une encéphalite) est due à un virus (Flaviviridé), appelé *West Nile vi-*

rus (WNV)¹, isolé en 1937 en Ouganda dans le *West Nile* (un district au nord du pays, à l'ouest du

Nil Albert) et dont le cycle de transmission a été décrit dans les années 1950. Les oiseaux en sont les hôtes naturels et les moustiques s'infectent en piquant un oiseau viremique. Le virus passe alors de la lumière du tube digestif à celle des glandes salivaires et, après les quelques jours nécessaires à cette évolution, le moustique devient infectant. Lors d'un nouveau repas sanguin il peut, en injectant de la salive, transmettre le virus à un oiseau naïf ou à un mammifère, parmi lesquels l'homme et le cheval sont les principaux hôtes sensibles (pouvant développer la maladie).

¹ Les virus échappent (après une tentative avortée) à la dénomination linnéenne et sont nommés par l'acronyme de leur nom en anglais.



Femelle de *Culex pipiens* au cours d'un repas sanguin

Pendant plus de 50 ans, le WNV a été considéré comme peu pathogène pour l'homme², mais son regain d'activité dans le Bassin méditerranéen depuis 1990 et sa naturalisation aux Amériques, avec des conséquences sanitaires importantes aux États-Unis depuis 1999, expliquent l'intérêt qu'on lui porte aujourd'hui.

En France, le WNV est sans doute présent de longue date. En Camargue et dans les zones voisines, le mot «lourdigé», déjà usité au XIX^e siècle, nomme un syndrome parésique du cheval. On parle aussi dans la région de «fièvres d'été» ou de «fièvres des marais» pour évoquer un syndrome grippal estival chez l'homme et on trouve, avant la Seconde Guerre mondiale, des descriptions d'encéphalites sévères sans étiologie connue. Ces indices suggèrent une circulation ancienne du WNV. En 1962, une épizootie d'encéphalites équine (environ 80 cas) éclate en Camargue associée à une dizaine de cas d'encéphalite chez l'homme. Puis, après 35 ans d'absence apparente de la maladie, la fièvre du Nil occidental provoque une nouvelle épizootie équine à la fin de l'été 2000, touchant au total 76 équins – dont un tiers sont morts. Un vent de panique souffle alors sur la Camargue. Les titres des journaux sont alarmants : «Moustique tueur. Il arrive en France!» (*Le Point*,

22/09/2000) ; les mouvements de chevaux sont limités par arrêté préfectoral dans l'Hérault, le Gard et les Bouches-du-Rhône provoquant l'annulation de nombreuses manifestations équestres en pleine période touristique ; les sorties scolaires et les centres aérés sont interdits ; en octobre, 200 personnes se réunissent à Arles pour réclamer la dé-moustication de la Camargue... Depuis, le virus provoque occasionnellement des épizooties équine en Camargue (38 cas en 2004) et sporadiquement des cas humains et/ou équine ailleurs sur le littoral méditerranéen.

■ QUI TRANSMET LE WNV EN FRANCE ?

Connaître les espèces vectrices d'un virus est déterminant dans toute action de prévention et de lutte. L'identification d'une espèce comme vecteur repose sur la réunion de différents indices. Une espèce vectrice doit 1) piquer les hôtes impliqués dans les cycles de transmission, 2) entrer en contact avec le virus en conditions naturelles, c'est-à-dire qu'on doit trouver des moustiques sauvages porteurs du virus, et 3) être capable d'amplifier



Femelle de *Culex modestus* au repos

Les moustiques

Les moustiques* sont des Diptères nématocères de la famille des Culicidés, qui comporte environ 3 500 espèces réparties en 3 sous-familles (Toxorhynchitidés, Anophelinés et Culicidés). Chez les Toxorhynchitidés, les adultes ne sont pas hématophages.

En France, on recense environ 50 espèces de moustiques appartenant principalement aux genres *Aedes*, *Anopheles*, *Culex*, *Coquillettidia* et *Culiseta*. Entre espèces, les différences sont d'une part morphologiques et d'autre part biologiques : période d'activité (dans la saison ou le nyctémère), hôtes piqués (mammifères, oiseaux, ou batraciens...), gîtes de ponte.

Les adultes sont aériens. Leur corps et leurs ailes sont recouverts de poils, le bord postérieur des ailes est frangé d'écaillures ; les antennes (de 14 articles) sont plumeuses chez le mâle, verticillées (et de 15 articles) chez la femelle. Si les mâles et les femelles se nourrissent de jus sucré, seules les femelles sont hématophages (le sang constituant un apport protéique pour la maturation des œufs).

Les œufs sont pondus sur l'eau, disposés en nacelle chez les *Culex* ou individuellement chez les *Anopheles*. En revanche, les œufs d'*Aedes* sont pondus individuellement sur un substrat humide, s'accumulent et éclosent de manière synchrone suite à leur mise en eau.

Larves et nymphes sont aquatiques. Les larves, aquatiques, mobiles, phytophages, zoophages ou saprophages, se nourrissent du plancton ; des soies recourbées portées par les prémandibules amènent les aliments vers la bouche. Elles subissent 4 mues. Elles respirent l'air atmosphérique via un siphon caudal ; les larves d'*Anopheles* n'en possèdent pas et donc restent en permanence à la surface de l'eau.

La nymphe, nageuse (4 palettes caudales), ne se nourrit pas. Elle respire l'air au moyen de trompettes portées par son « céphalothorax ».

L'accouplement a lieu généralement rapidement après l'émergence. Les femelles fécondées entrent dans une phase de recherche d'hôte, puis de maturation des œufs, et enfin de recherche d'un gîte de ponte. Après la ponte, un nouveau cycle, nommé trophogonique, reprend... Les mâles ont une vie plus courte que les femelles qui vivent quelques semaines. Chez les *Culex* et les *Anopheles*, les femelles peuvent cependant entrer plusieurs mois en diapause pour passer l'hiver, alors que le stade hivernant, chez les *Aedes*, est l'œuf.

* Maringouins, outre-Atlantique.

² NDLR : d'après certains historiens, il a été la cause de la mort d'Alexandre le Grand, en juin -323, en Mésopotamie. D'autres accusent le paludisme mais, dans les deux cas, un moustique est dans le coup.

Des scientifiques mobilisés

Depuis 2000, l'équipe Environnement et prédiction de la santé des populations (UMR 5525, CNRS/École nationale vétérinaire de Lyon, www-timc.imag.fr/eps) s'intéresse à l'épidémiologie du WNV en Camargue en collaboration avec, principalement, la Station biologique de la Tour du Valat, l'Institut Pasteur de Paris et de Lyon (CNR Arbovirus), et l'EID-Méditerranée. Le cycle de transmission est abordé dans sa globalité, avec l'étude des hôtes naturels et des vecteurs (identification des oiseaux et moustiques impliqués dans la transmission), mais aussi des hôtes sensibles (étude des facteurs environnementaux favorables à l'infection des équidés). De plus, un travail de modélisation mathématique permet de caractériser la dépendance des mécanismes de transmission à l'environnement, pour *in fine* aboutir à l'obtention de cartes de risque. Plus récemment, en 2005, a débuté le projet européen EDEN (*Emerging Diseases in a changing European eNvironment*; www.eden-fp6project.net/), dont le but est d'évaluer l'impact des changements environnementaux sur la distribution et la dynamique d'agents pathogènes émergents pour l'homme en Europe. Concernant la Fièvre du Nil occidental, ce projet se focalise sur l'écologie des cycles naturels de transmission (oiseaux/moustiques), et dans une approche globale, les mêmes protocoles sont réalisés dans différents foyers d'Europe (dont la Camargue), mais aussi au Maroc et au Sénégal. En France, sont impliqués l'Institut Pasteur, le Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD) et l'EID-Méditerranée

et de transmettre le virus en conditions de laboratoire.

Dans le Sud de la France, les oiseaux sont piqués principalement par ces deux espèces : *Culex modestus* Ficalbi 1890 et *Culex pipiens* L. 1758.

■ CULEX MODESTUS

L'imago est sombre, de petite taille (d'où son nom). L'espèce, paléarctique, est présente de l'Europe à la Chine, principalement dans les zones deltaïques et les zones humides. Les larves se développent dans les roselières (phragmitaie et scirpaie) et les rizières. En Camargue, les femelles hibernent de mi-octobre à mi-février, dans la végétation serrée des roselières, puis recommencent à piquer et à pondre. En mars-avril, le développement larvaire est long (température basse) et les femelles dispa-

raissent pratiquement en avril avant que les nouveaux adultes n'émergent. À partir de mai, les densités augmentent progressivement et, fin juin, la végétation du riz couvre la surface des rizières, qui deviennent des gîtes colonisables et très productifs. Les populations de *C. modestus* atteignent alors des densités importantes en août et au début de septembre, avant de disparaître avec l'arrivée d'octobre.

C. modestus, principalement ornithophile, est donc un vecteur potentiel du WNV au sein des populations d'oiseaux. Le WNV avait été isolé d'individus de *C. modestus* capturés sur le terrain dans les années 1960 en Camargue, mais aussi plus récemment en Russie. De plus, les populations de *C. modestus* de Camargue semblent hautement « compétentes » pour le WNV au laboratoire, c'est-à-dire aptes à multiplier, disséminer et transmettre le virus. Cette espèce est donc vraisemblablement le principal vecteur naturel du WNV en Camargue. Ce moustique, qui n'a qu'une très faible capacité de vol en milieu découvert, pique agressivement les mammifères (hommes, chevaux...) qui pénètrent dans ses gîtes de repos, pouvant ainsi leur inoculer le WNV. Néanmoins, vu les faibles densités humaines et des chevaux dans ces zones rurales humides, le risque d'infection pourrait être limité aux individus exposés : chasseurs, pêcheurs, etc., et chevaux élevés dans les marais.



Femelle d'*Aedes caspius* au cours d'un repas sanguin - Cliché Elsa Jourdain et Océane Grège

■ CULEX PAPIENS

L'adulte est de taille moyenne, globalement brun clair, avec des bandes antérieures claires sur les tergites abdominaux. C'est un moustique extrêmement commun dans l'ensemble des zones tempérées d'Europe, d'Afrique, d'Asie, d'Amérique du Nord et du Sud, et de l'Australie. Très ubiquiste, ses gîtes larvaires sont très variés, souvent d'origine anthropique (vide sanitaire, petit bassin, conteneur abandonné, fossé, rizière, marais...). *C. pipiens* montre une remarquable adaptabilité à des environnements très différents, qui se traduit par des variations biologiques importantes. À l'exception de celles de zones urbaines, potentiellement actives toute l'année, les femelles hibernent de mi-octobre à mi-février, se réfugiant dans les grottes, granges, ou troncs creux... La dynamique saisonnière est semblable à celle de *C. modestus* déjà décrite.

C. pipiens est essentiellement ornithophile, ce qui en fait un vecteur potentiel du WNV chez les oiseaux. Le WNV a été souvent isolé



Radeau d'œufs de *Culex pipiens* - Cliché Paul Starosta, extrait de son livre Insectes (Éd. Du Chêne, 2003)



chez des individus sauvages en Europe, dans le Bassin méditerranéen et aux États-Unis, mais pas en France. Il est démontré expérimentalement que les *C. pipiens* de Camargue sont moyennement compétents pour le WNV. Dans les zones humides rurales, cette espèce peut transmettre le WNV au sein des populations d'oiseaux, à un niveau sans doute moindre que *C. modestus*. Dans ces zones, la transmission par *C. pipiens* du WNV aux hommes et aux chevaux doit être exceptionnelle. En revanche, contrairement à *C. modestus*, *C. pipiens* est présent sur l'ensemble du littoral méditerranéen, notamment en dehors des zones humides. Prenons le cas d'un centre équestre implanté en zone sèche. Des gîtes à *C. pipiens* très productifs peuvent être présents : fossé d'évacuation du lisier, abreuvoir automatique, récipients divers abandonnés... Les densités du moustique atteignent alors des valeurs très élevées et les nombreux chevaux présents sont souvent piqués. Si le virus est introduit dans ce système par l'arrivée d'oiseaux infectés (pies, moineaux...), des cas cliniques peuvent alors apparaître. Ainsi, *C. pipiens* est responsable de l'apparition des cas équins ou humains sur le littoral méditerranéen et dans les zones sèches de Camargue, là où *C. modestus* est absent. Les cas des zones humides

(ou à proximité) peuvent être liés à *C. modestus* et/ou à *C. pipiens*.

Pendant l'été, lorsqu'un vacancier, venu admirer les innombrables oiseaux de Camargue, s'arrête au bord de la route pour se reposer à l'ombre d'un bosquet d'arbres, il ne tarde pas à être assailli par des dizaines de moustiques. Il s'agit à coup sûr d'*Aedes caspius*. Ce moustique est globalement roux, reconnaissable à ses bandes longitudinales claires sur le thorax, à ses pattes annelées de blanc et à son ornementation des tergites abdominaux en forme d'X. Cette espèce est largement répartie dans toute la région paléarctique. En Camargue, *A. caspius* est actif de mars à novembre ; l'œuf est la phase quiescente. Les pluies de printemps inondant ses gîtes larvaires (marais à jonc maritime ou à salicorne buissonnante) permettent l'éclosion des œufs et l'émergence des premières générations par vagues successives. Au cours de l'été, les mises en eau sont plus rares, et les œufs s'accumulent. Les pluies d'automne, souvent importantes, provoquent des émergences massives. Ce moustique est alors responsable de nuisances exceptionnelles, à cause de sa capacité de dispersion (rayon de vol d'environ 20 km) et de sa grande agressivité en particulier envers l'homme. Le développement touristique du littoral ouest méditerranéen n'a été possible qu'après la



De haut en bas, larve 3 (de profil), larve 4 (de face) et nymphe de *Culex pipiens*. À droite, émergence.



Eau stagnante dans une roubine provençale, petit canal d'assainissement ou destiné à l'irrigation, exemple de gîte anthropique de *Culex pipiens*



Mâle de *Culex pipiens* adulte après émergence

mise en place de l'entente interdépartementale pour la démoustication (EID-Méditerranée) effectuant des traitements anti-larvaires réguliers dans toutes les zones humides à l'ouest de la Camargue. Savoir si cette espèce est capable de transmettre le WNV est donc extrêmement important. Bien qu'il soit capable de se gorger sur oiseau, *A. caspius* est quasi exclusivement mammophile. La probabilité qu'il s'infecte (gorgement sur un oiseau virémique) est donc extrêmement faible. De plus, les populations d'*A. caspius* de Camargue, exposées au WNV en laboratoire, assurent une multiplication et une dissémination virales à un niveau très faible. Cette espèce ne joue donc aucun rôle dans la transmission de la Fièvre du Nil occidental dans le Sud de la France.

■ COMMENT EXPLIQUER LA RECRUESCENCE DE LA MALADIE EN CAMARGUE ?

En Camargue, les cas humains et les épizooties équine importantes des années 1960 et 2000 peuvent s'expliquer par l'évolution des populations de *C. modestus*, le principal vecteur naturel du WNV en France. Au début du XX^e siècle, ce moustique est extrêmement rare en Camargue. Après la Seconde Guerre mondiale, la riziculture se développe. Les populations de *C. modestus* augmentent en même

temps que la surface des rizières, qui sont des gîtes très prolifiques pour cette espèce. Les années 1960 sont marquées par une grande abondance de *C. modestus*. À partir de 1971, la Pyrale du riz, *Chilo suppressalis* (Lép. Pyralidé), sévit en Camargue, ce qui pousse les riziculteurs à appliquer des insecticides pendant l'été, période où les larves de *C. modestus* y pullulent. On assiste alors à une chute des populations du moustique, accélérée par la diminution des surfaces en riz. Dans les années 1990, les rizières redeviennent importantes, les traitements insecticides continuent et *C. modestus* reste rare. À partir de 2000, l'emploi d'insecticides régresse suite à l'implantation d'une variété de riz résistante à la Pyrale et au durcissement de la législation phytosanitaire, suite aussi à un abandon des primes agricoles indexées sur la production à l'hectare : les populations de *C. modestus* s'accroissent constamment. Ainsi, depuis plus d'un demi-siècle, l'évolution du contexte politique, environnemental et social a entraîné de profondes modifications de la riziculture en Camargue, et en même temps des populations de *C. modestus*. Même si le lien n'est pas direct, les périodes de fortes densités de *C. modestus* dans les années 1960 et 2000 correspondent aux épizooties équine de Fièvre du Nil

occidental. Cette évolution illustre la complexité épidémiologique et l'aspect multifactoriel des systèmes vectoriels. Elle montre aussi que l'influence de l'homme sur l'environnement est responsable, bien plus souvent que le changement climatique, de la recrudescence des maladies vectorielles. ■

Bibliographie

- Balenghien T., 2006. *De l'identification des vecteurs du virus West Nile à la modélisation du risque d'infection en Camargue*. Thèse d'Université en ligne à <http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00129514>
- Jourdain E., 2006. *Oiseaux sauvages et virus West Nile : étude éco-épidémiologique en Camargue*. Thèse d'Université en ligne à <http://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00144110/fr/>
- Schaffner F., Angel G., Geoffroy B., Hervy J.P., Rhaïem A., Brunhes J. ; 2001. *Les moustiques d'Europe : logiciel d'identification et d'enseignement*. Cédérom, Montpellier, IRD/Éditions.

L'auteur

Thomas Balenghien a réalisé sa thèse d'Université sur les vecteurs du WNV dans l'équipe Environnement et prédiction de la santé des populations, laboratoire TIMC-IMAG, UMR525, CNRS/École nationale vétérinaire de Lyon. Il est actuellement entomologiste médical au Centre de coopération internationale de recherche agronomique pour le développement (CIRAD). Contact : thomas.balenghien@cirad.fr