



ENJEUX SCIENCES

LE MOUSTIQUE, ENNEMI PUBLIC N° 1 ?

S. LECOLLINET, D. FONTENILLE, N. PAGÈS, A.-B. FAILLOUX

éditions
Quæ

LE MOUSTIQUE, ENNEMI PUBLIC N° 1 ?

SYLVIE LECOLLINET, DIDIER FONTENILLE, NONITO PAGÈS,
ANNA-BELLA FAILLOUX

Dans la même collection

Feux de végétation

Comprendre leur diversité et leur évolution

Thomas Curt, Christelle Hély, Renaud Barbero, Jean-Luc Dupuy,

Florent Mouillot, Julien Ruffault

2022, 136 p.

Les zoonoses

Gwenaël Vourc'h, François Moutou, Serge Morand, Elsa Jourdain

2020, 172 p.

Les mondes de l'agroécologie

Thierry Doré, Stéphane Bellon

2019, 176 p.

Biodégradation des matériaux

Quels risques pour la santé et l'environnement ?

Jean Guézennec, coord.

2017, 120 p.

L'édition de cet ouvrage a bénéficié du soutien financier de la Direction pour la science ouverte (DipSO) d'INRAE et de la Délégation à l'information scientifique et technique (Dist) du Cirad. Ses versions électroniques sont diffusées sous licence CC-by-NC-ND.

© Éditions Quæ, 2022

ISBN (papier) : 978-2-7592-3597-1

ISBN (pdf) : 978-2-7592-3598-8

ISBN (epub) : 978-2-7592-3599-5

Éditions Quæ

RD 10

78026 Versailles Cedex

www.quae.com

www.quae-open.com

Sommaire

Remerciements	5
Introduction	7
Histoire naturelle des moustiques	11
Origine des moustiques	11
Diversité et taxonomie des moustiques	14
Évolutions des populations et des espèces de moustiques.....	48
Des moustiques qui ont fait l'histoire.....	58
Les moustiques, seulement des nuisibles ?	65
Les nuisances et les réponses à la piqûre des moustiques	65
Les moustiques comme vecteurs d'agents pathogènes.....	67
Les maladies transmises par les moustiques et affectant l'homme	72
Les zoonoses affectant l'homme et l'animal.....	94
La transmission vectorielle	104
Les moustiques, nos alliés.....	115
Apprenons à vivre avec les moustiques	117
La lutte antivectorielle	117
Vers une utilisation raisonnée des insecticides et des larvicides	123
Lutte biologique et génétique	144
Autres méthodes innovantes de lutte antivectorielle.....	159
Se débarrasser des moustiques <i>Aedes albopictus</i> et <i>Aedes aegypti</i> : possible, mais après ?	160
Perspectives	163
Pour en savoir plus	165

Remerciements

Nous souhaitons remercier en premier lieu nos relecteurs, Thierry Baldet, entomologiste, et Lise Fiacre, doctorante en entomologie et en virologie au Cirad, pour leur temps précieux passé à enrichir le manuscrit initial. Merci à vous deux pour votre aide et votre disponibilité.

Un grand merci à Christelle Fontaine et Véronique Vêto, éditrices aux éditions Quæ, pour leur accompagnement et leur soutien dans la conception de ce livre.

Tous nos remerciements à Nil Rahola, ingénieur à l'IRD, qui nous a propulsés au cœur du monde fascinant des moustiques grâce à ses incroyables clichés proposés en couverture d'ouvrage et dans le livre (planche intérieure).

Merci à Nicolas Pocquet et Arnaud Cannet pour les informations sur les moustiques de Nouvelle-Calédonie, Isabelle Dusfour pour ceux de Guyane, Fabrice Sonor pour ceux de Martinique, Vincent Robert pour ceux d'Europe, Gilbert Legoff pour ceux de Mayotte et de l'Hexagone, et pour la relecture complète de la liste des moustiques de France, Diego Ayala pour les informations sur le complexe *An. gambiae*, Katia Grucker et Philippe Bousses pour certaines figures.

Sylvie Lecollinet remercie celles et ceux qui lui ont permis d'intégrer et d'évoluer dans le domaine passionnant des arbovirus et des moustiques, et tout particulièrement Stéphan Zientara et Jennifer Richardson au sein de son premier collectif de recherche, l'UMR 1161 Virologie INRAE-Anses-ENVA, et Philippe Desprès (université de la Réunion), alors responsable de l'unité Interactions moléculaires flavivirus-hôtes à l'Institut Pasteur à Paris.



INTRODUCTION

Depuis leur apparition il y a environ 270 millions d'années, les moustiques ont colonisé tous les milieux, de l'équateur aux cercles polaires, et ce grâce à une extraordinaire diversification avec plus de 3 600 espèces répertoriées à ce jour. Leurs grandes capacités de vol, de reproduction ainsi que leurs facultés d'adaptation leur permettent de coloniser la plupart des environnements naturels ou créés par l'homme. Un plus grand nombre d'espèces se rencontre cependant sous les tropiques et à l'équateur.

Lorsque les premiers hominidés apparurent sur la Terre, les moustiques l'avaient déjà conquise depuis plus de 200 millions d'années. Avec l'implantation des sociétés humaines de façon durable dans de nouveaux environnements, l'homme a été de plus en plus régulièrement confronté aux moustiques, aux nuisances occasionnées par leurs piqûres et à la transmission d'agents pathogènes qui leur sont associés. L'intensification des activités humaines et des échanges commerciaux ces dernières décennies a largement participé et continuera de participer à la « libre » circulation des moustiques et des agents pathogènes en lien avec celle des personnes. Ces phénomènes contribuent à rebattre les cartes de répartition des espèces invasives de moustiques, comme celle du moustique tigre *Aedes albopictus*, une espèce tropicale désormais bien implantée dans les zones tempérées du globe. Ils favorisent par ailleurs la survenue d'épidémies majeures associées à l'infection de l'homme par des agents pathogènes portés par les moustiques, comme l'épidémie récente de Zika.

Malgré l'accélération des découvertes scientifiques dans des domaines très variés, le moustique reste mal connu, et ce probablement en raison de sa mauvaise presse. De tout temps, les moustiques ont été perçus comme des animaux agressifs et dangereux, contre lesquels il fallait lutter et se protéger. Le développement des premiers insecticides de synthèse dans la deuxième moitié du xx^e siècle a conduit à une utilisation intense et non raisonnée de ces produits en agriculture et en santé publique ; l'apparition d'insectes résistants et l'accumulation de résidus d'insecticides

dans les sols et les chaînes trophiques nous ont poussés à repenser les stratégies de lutte contre les moustiques. Malgré des efforts toujours plus intenses déployés par les hommes pour les éliminer, les moustiques gagnent du terrain.

Dans cet ouvrage au titre volontairement provocateur, *Le moustique, ennemi public n° 1 ?*, nous avons cherché à présenter le moustique sous toutes ses facettes : son histoire, sa biologie, sa diversité morphologique, génétique ou encore comportementale, sa contribution à la transmission d'agents pathogènes et à l'équilibre de nos écosystèmes et de nos sociétés, ainsi que les stratégies de lutte que l'homme a élaborées à leur rencontre. Nous avons fait le choix d'ancrer cet ouvrage sur les territoires français, métropolitain et ultramarins, pour répondre aux questionnements et aux préoccupations des lecteurs sur les moustiques de ces territoires. Un premier chapitre traite de l'histoire naturelle des moustiques, le deuxième des nuisances, des maladies vectorielles et des rôles positifs associés aux moustiques, quand le troisième chapitre est consacré aux stratégies de lutte développées par l'homme contre les moustiques.

« Si vous pensez que vous êtes trop petit pour faire une différence, essayez de dormir avec un moustique », Dalai-Lama.

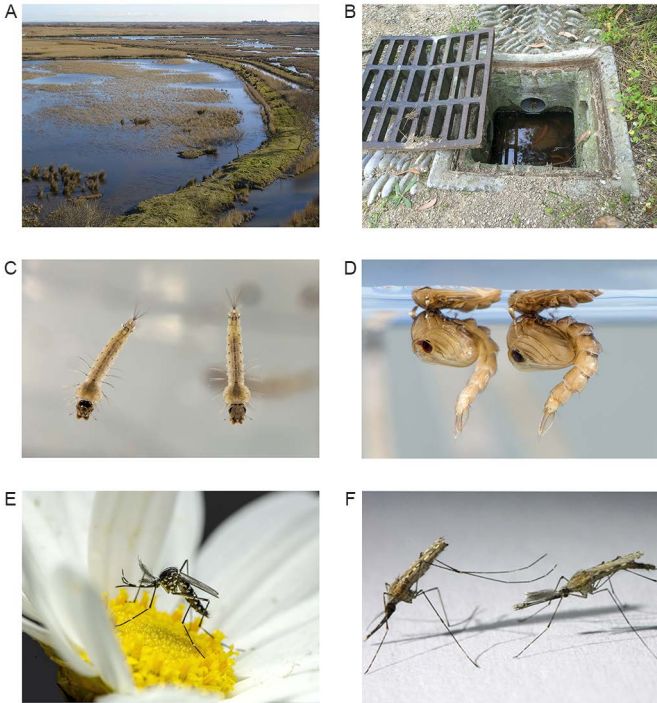


Planche d'illustrations.

- A. Vue de gîtes larvaires en Camargue, France, en particulier *Aedes caspius* (© IRD/Fontenille).
- B. Regard d'eau pluviale, gîte larvaire à *Aedes albopictus*, Nice, France (© IRD/Fontenille).
- C. Larves d'*Anopheles gambiae* (© IRD/Rahola).
- D. Nymphe d'*Aedes albopictus* (© IRD/Rahola).
- E. Mâle d'*Aedes albopictus* (© IRD/Rahola).
- F. Femelle et mâle d'*Anopheles gambiae* (© IRD/Rahola).



HISTOIRE NATURELLE DES MOUSTIQUES

DIDIER FONTENILLE

ORIGINE DES MOUSTIQUES

Les moustiques, Culicidae de leur nom scientifique, sont des diptères nématocères. Les diptères sont des insectes (Hexapoda) appartenant à l'embranchement des arthropodes. La figure 1 présente un arbre phylogénétique très simplifié, positionnant les principaux ordres d'arthropodes, y compris certains d'intérêt médical ou vétérinaire.

Les plus vieux fossiles d'arthropodes connus datent du Cambrien, et les premiers insectes semblent apparaître au Silurien, il y a plus de 400 millions d'années.

Les plus anciens fossiles de moustiques connus ont été retrouvés inclus dans de l'ambre du Crétacé (environ 90-100 millions d'années) au Myanmar, mais les moustiques étaient apparus plusieurs dizaines de millions d'années auparavant.

De récentes études de l'ADN mitochondrial de nombreuses espèces de moustiques et d'autres insectes concluent que la divergence entre les Culicidae et les drosophiles, un autre groupe de diptères, daterait du Permien, il y a environ 273 millions d'années. Au sein des moustiques, la divergence entre les deux sous-familles, Culicinae et Anophelinae, remonterait au Jurassique, il y a environ 182 millions d'années.

L'immense majorité des moustiques femelles est hématophage, c'est-à-dire se nourrissant de sang de vertébrés. Trois conditions au moins doivent être réunies pour assurer le succès d'un repas sanguin : pouvoir accéder à un hôte vertébré, pouvoir accéder au sang du vertébré et pouvoir digérer son sang.

Les moustiques ont acquis au cours de l'évolution de très nombreux mécanismes morphologiques (récepteurs, comme les sensilles situées sur les pièces buccales), physiologiques (analyse



des *stimuli*, digestion du sang) et comportementaux pour reconnaître, atteindre et piquer les vertébrés.

Chez les moustiques, l'appareil buccal complexe (la trompe, ou proboscis), constitué du labium, du labre, de l'hypopharynx, des maxilles et des mandibules, est très adapté à la prise de sang. L'observation de la trompe chez les moustiques fossiles ne permet pas d'inférer de leur caractère hématophage ou non, et évidemment on ne connaît rien des enzymes permettant de digérer le sang chez ces moustiques ancestraux.

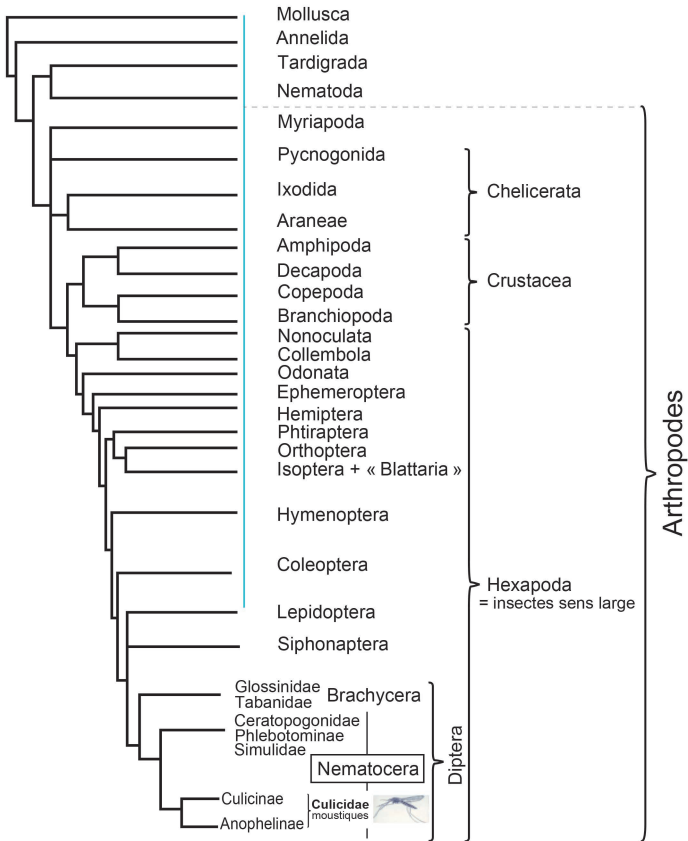


Figure 1. Arbre taxonomique des arthropodes, dont insectes, diptères et Culicidae (source : Meusemann et al., 2010).

La période et les mécanismes évolutifs ayant conduit à l'hématophagie sont mal connus. Les spécialistes considèrent que l'hématophagie n'est pas un caractère plésiomorphe (ancestral) des nématocères. Lehane (2005) suggère que l'hématophagie a pu apparaître indépendamment à plusieurs reprises au cours de l'évolution à partir d'insectes entomophages ou phytophages, qui avaient un appareil buccal pré-adapté pour percer les surfaces (cuticule, peau, parois de plantes). Si les moustiques primitifs étaient hématophages, il est probable qu'ils se gorgeaient sur des dinosaures, les hôtes vertébrés les plus abondants à cette période.

Les moustiques actuels, mâles mais aussi femelles, se nourrissent de liquides sucrés de plantes (nectar, sève, fruits), parfois d'hémolymphe ou d'exsudats d'insectes, comme les espèces du genre africain *Malaya* qui se nourrissent de miellat de fourmis. Cette capacité conforte l'hypothèse d'une évolution de la phytophagie à l'hématophagie. Comme nous le verrons plus loin, certaines rares espèces sont également non hématophages et peuvent se passer de sang.

Harbach¹ considère que la grande famille des Culicidae est monophylétique, c'est-à-dire issue d'un ancêtre commun, mais les évolutions en sous-familles sont encore mal comprises. Les Anophelinae (avec entre autres le genre *Anopheles*, qui comprend des vecteurs de *Plasmodium*) sont monophylétiques, ainsi que les Culicinae, qui ont donné naissance à de nombreuses tribus (Culicini, Sabethini, Aedini, etc.) aux liens phylogénétiques mal appréhendés pour le moment.

Une fois les premières espèces culicidiennes apparues, une spéciation intense a dû se produire permettant aux Culicidae de s'adapter aux différents biotopes : gîtes de développement larvaire, hôtes disponibles, climats très variés. Cette évolution adaptative se poursuit de nos jours, comme nous le verrons ci-après avec des exemples chez les groupes ou complexes d'espèces *Aedes aegypti*, *Aedes albopictus*, *Culex pipiens* et *Anopheles gambiae*.

1. Visiter le site de classification des Culicidae à l'adresse suivante : <https://mosquito-taxonomic-inventory.myspecies.info/simpletaxonomy/term/6045>.



DIVERSITÉ ET TAXONOMIE DES MOUSTIQUES

Un moustique se reconnaît facilement par des caractères morphologiques communs à toutes les espèces de la famille. L'identification au niveau spécifique se fait encore majoritairement sur des critères morphologiques et, pour des espèces morphologiquement proches, par des caractères génétiques². Le nombre d'espèces décrites dépend des efforts d'échantillonnage, des régions prospectées, du nombre de systématiciens en entomologie et de l'évolution des techniques d'analyse génétique.

Suivant le code international de nomenclature zoologique, tous les animaux sont identifiés par un nom de genre et d'espèce. C'est la classification binominale. Le premier moustique décrit sous sa forme moderne l'a été par Carolus Linnaeus (ou Linné) en 1758. Il s'agit de *Culex pipiens*.

Les espèces de moustiques ont des tailles, des formes, des biologies, des biotopes très différents, comme nous le verrons ci-après.

Les bases de données informatiques et les nombreuses monographies par groupes taxonomiques, par régions ou par pays donnent des informations concernant la biologie et la distribution des espèces, notamment celles d'intérêt médical et vétérinaire.

Caractéristiques morphologiques des moustiques

Tous les moustiques ont un cycle de vie et des stades de développement similaires : aquatiques pour les œufs, les larves et les nymphes (stades pré-imaginaux), aériens pour les adultes mâles et femelles (stade imaginal) (figure 2). Ce sont des insectes holométaboles, soit à métamorphose complète, avec de très grandes différences morphologiques entre les stades.

Les deux grandes sous-familles de Culicidae, Anophelinae et Culicinae, se différencient sur quelques critères morphologiques faciles à observer à tous les stades (tableau 1). Un œil entraîné reconnaîtra assez aisément sous loupe binoculaire les genres

2. Le site <https://mosquito-taxonomic-inventory.myspecies.info/>, créé et maintenu par Ralph Harbach, répertorie 3 614 espèces valides en août 2022.

de Culicidae, et souvent les espèces, à l'exception des espèces jumelles dans les complexes d'espèces.

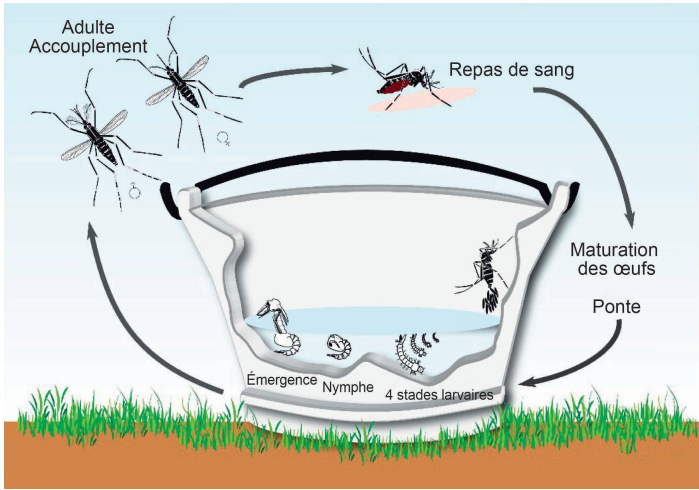


Figure 2. Cycle de vie d'un moustique (Katia Grucker © MIVEGEC).

La morphologie interne des moustiques (appareil digestif, appareils génitaux des deux sexes, système nerveux, système circulatoire, système excréteur, système endocrine, système immunitaire, système musculaire, système trachéen, corps gras) n'est pas abordée dans cet ouvrage. Les livres de Clements (*Biology of Mosquitoes*, volumes édités en 1992, 1999 et 2012) et le livre d'*Entomologie médicale et vétérinaire* aux éditions Quæ-IRD, coordonné par Duvallet, Fontenille et Robert, abordent ces aspects.

Morphologie des œufs

Selon les espèces, les femelles pondent un nombre variable d'œufs, souvent entre 40 et 80 par ponte, tous les 3 à 6 jours. Sauf exception, comme pour le complexe *Anopheles maculipennis*, les œufs ne sont pas utilisés pour l'identification des espèces. À la ponte, ils sont blanchâtres puis s'assombrissent.

Ils mesurent environ 0,5 mm. L'embryon et le vitellus sont protégés par 3 membranes, dont la plus externe, l'exochorion, a des ornements caractéristiques. Les œufs d'anophèles, pondus



individuellement à la surface de l'eau, possèdent le plus souvent des flotteurs latéraux. Les œufs de Culicinae sont pondus soit groupés, soit individuellement, à la surface ou en bordure de l'eau.

Selon les genres, les œufs résistent plus ou moins bien à la dessiccation et aux températures extrêmes. Les œufs d'*Aedes*, grâce à l'exochorion, peuvent survivre hors du milieu humide durant plusieurs mois, permettant aux moustiques de résister à la saison sèche ou froide.

Tableau 1. Différences majeures entre Anophelinae et Culicinae.

	Anophelinae	Culicinae
Femelle adulte	Position inclinée au repos ; palpes longs ; ailes souvent ornées de taches caractéristiques d'écailles claires et sombres	Position parallèle au support au repos ; palpes courts ; ailes de couleur uniforme ou avec des écailles de différentes couleurs et formes
Mâle adulte	Palpes longs, avec une extrémité renflée	Palpes longs, avec une extrémité non renflée
Nymphe	Trompettes respiratoires courtes, coniques et élargies	Trompettes respiratoires cylindriques et étroites
Larve	Pas de siphon, position horizontale à la surface de l'eau	Siphon présent, position inclinée par rapport à la surface de l'eau
Œufs	Le plus souvent avec des flotteurs latéraux. Pondus individuellement à la surface de l'eau	Pas de flotteur. Parfois pondus en radeau ou nacelle (<i>Armigeres</i> , <i>Coquillettidia</i> , <i>Culex</i> , <i>Culiseta</i> , <i>Trichoprosopon</i> , <i>Uranotaenia</i>)
Arguments génétiques	Chromosomes polytènes bien visibles chez certaines espèces ; séquences génétiques spécifiques	Chromosomes polytènes difficiles à observer et peu spécifiques. Taille de génome en général plus grande que chez les Anophelinae. Séquences génétiques spécifiques
Arguments protéomiques	Séquences protéomiques spécifiques	Séquences protéomiques spécifiques

Morphologie des larves

Les larves sont aquatiques, nageuses, le plus souvent détritiphages par microphagie. Elles ont quatre stades, et occupent des milieux extrêmement variés, ce qui génère une très grande diversité morphologique, mise à profit par les entomologistes pour les identifier. Les stades larvaires durent en général de 5 à 10 jours, mais parfois plusieurs mois. La taille des larves varie entre 1 et 15 mm, en fonction de l'espèce, du stade et de leur physiologie. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel visible chez les larves.

Le corps est divisé en trois parties : la tête plutôt large, le thorax et un abdomen de 9 segments (figure 3).

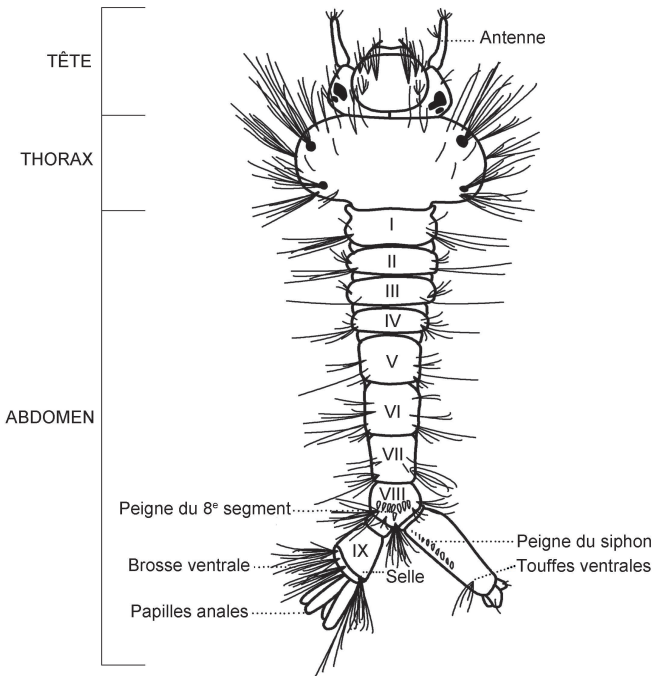


Figure 3. Morphologie des larves (source : Duvallet et al., 2017).



Les larves n'ont pas de pattes. Chaque partie porte des soies dont la forme, le positionnement et le nombre sont caractéristiques de chaque espèce. Chaque larve peut porter jusqu'à 200 paires de soies.

Les larves de Culicinae ont un siphon respiratoire bien visible, contrairement aux larves d'Anophelinae, qui n'ont pas de siphon et respirent par leurs stigmates situés sur l'avant-dernier segment abdominal. Les larves de Culicinae se positionnent perpendiculairement à la surface de l'eau pour respirer, et les larves d'Anophelinae horizontalement.

Morphologie des nymphes

Les nymphes, issues d'une métamorphose des larves de stade 4, sont aquatiques et ne se nourrissent pas. Le stade nymphal dure en général de 1 à 3 jours. La taille de la nymphe, de quelques millimètres, varie en fonction de l'espèce. La tête et le thorax sont fusionnés en un céphalothorax volumineux. L'abdomen a 10 segments et se termine par une paire de palettes nataires. Les nymphes obtiennent l'oxygène de l'air à l'aide de leurs trompettes respiratoires situées sur le céphalothorax. Les trompettes respiratoires sont en général moins évasées et plus longues chez les Culicinae que chez les Anophelinae. Il existe un dimorphisme sexuel discret chez les nymphes. Les nymphes sont très peu utilisées pour le diagnostic d'espèce, en raison de difficultés d'observation et de manque de critères diagnostiques.

Morphologie des adultes

La taille de l'adulte des Culicidae est d'environ 5 mm, variant selon les espèces entre 3 mm pour certains *Hodgesia* et 20 mm pour certains *Anopheles* et *Toxorhynchites*. Les figures 4A, 4B et 4C montrent quelques caractères morphologiques de la tête, du thorax, des ailes, des pattes et de l'abdomen segmenté, utilisés pour l'identification. Il existe un dimorphisme sexuel. Des descriptions détaillées de la morphologie externe sont disponibles dans l'ouvrage de Harbach et Knight (1980) *Taxonomists' Glossary of Mosquito Anatomy*.

Les Culicidae ont souvent des écailles et des soies de différentes formes et couleurs, disposées selon des motifs caractéristiques des genres, sous-genres et espèces, permettant leur identification.