

ASPECTS EPIDEMIOLOGIQUES DE LA TRANSMISSION VECTORIELLE *

François Rodhain ¹

RESUME

Un système vectoriel est constitué de trois éléments : le micro-organisme, son (ou ses) vecteur (s), son (ou ses) hôte(s) vertébré(s). Les relations nouées entre ces trois éléments sont complexes. De plus, dans les conditions de la nature, les facteurs de l'environnement interviendront sur le fonctionnement de ces systèmes, selon des modalités qui, pour un même agent infectieux, varieront dans le temps comme dans l'espace. L'environnement lui-même se modifiant en permanence, notamment à la suite des activités humaines, l'épidémiologie des maladies à vecteurs évolue également. Comment, dès lors, évaluer les risques infectieux, comment concevoir la prévention ? Ces questions dépassent de loin les seules compétences des médecins ou des vétérinaires et il est indispensable d'instaurer une véritable coopération entre les spécialistes oeuvrant dans des domaines très différents pour adopter une approche réellement écologique de l'épidémiologie. Pour ce faire, nous devons disposer de moyens et de compétences, et donc renforcer la formation de spécialistes dans plusieurs disciplines délaissées comme l'entomologie, la systématique, l'écologie.

Mots-clés : Vecteurs, épidémiologie, transmission vectorielle, entomologie médico-vétérinaire, maladies infectieuses.

SUMMARY

A vectorial system is composed of three elements : the pathogen, its arthropod vector(s), its vertebrate host(s). The relationships between these three components are complex. Moreover, in nature, environmental factors will act on those systems according to modalities which vary in time and space. As the environment is perpetually changing, primarily as a result of human activities, the epidemiology of vector-borne diseases is also evolving. So, how to assess the infectious risks, how to imagine preventive measures ? These questions far exceed the competence of medical and/or veterinary physicians and call for a thorough collaboration of specialists leading to a true ecological approach of epidemiology. To this end, teaching and training of specialists in deserted fields like entomology, systematics and ecology must be improved.

Keywords : Vectors, Epidemiology, Vector transmission, Medical and veterinary entomology, infectious diseases.



* Texte de la conférence présentée lors des Journées AEEMA, 22-23 mai 2008

¹ 132 boulevard du Montparnasse, 75014 Paris, France

L'intervention d'un arthropode vecteur constitue un mode très répandu de transmission d'agents infectieux, et donc de maladies pour les hommes comme pour les animaux.

Comment s'est mise en place cette transmission vectorielle, qui implique des relations privilégiées entre micro-organismes infectieux et arthropodes ? Comment se sont constitués ces systèmes vectoriels si originaux et si complexes ?

A la faveur d'une longue cohabitation de quelques millions d'années entre agents infectieux et arthropodes, les rencontres étaient inévitables. Des liens se sont créés, et donc des échanges et des ajustements. Beaucoup des premiers (les micro-organismes) ont pu nouer des relations privilégiées avec quelques-uns des seconds (les arthropodes) ; des associations très variées, les unes assez lâches et temporaires, d'autres très étroites au point de devenir parfois obligatoires pour la survie de l'un au moins des partenaires. Et si, entre

temps, des vertébrés sont apparus, certains micro-organismes auront été assez habiles pour se faire transmettre d'un vertébré à un autre par des arthropodes qui leur servent ainsi de vecteurs.

On connaît aujourd'hui quelque 14 500 espèces d'arthropodes hématophages ; c'est dire que les agents infectieux désireux de s'associer à des arthropodes ont eu tout à la fois l'embaras du choix, et du temps pour choisir. Ainsi se sont progressivement constitués les « systèmes vectoriels », des systèmes biologiques particuliers, qui évoluent en permanence, se perfectionnent sans cesse.

Le résultat est que nous nous trouvons aujourd'hui devant un grand nombre de systèmes vectoriels, qui sont autant de pièces à trois personnages : le « parasite » (terme utilisé ici dans son acception la plus large), un ou plusieurs vertébrés, un ou plusieurs arthropodes vecteurs.

Comment fonctionnent de tels systèmes ?

I - LE FONCTIONNEMENT DES SYSTEMES VECTORIELS

Imaginons tout d'abord, une situation purement théorique : celle d'un système vectoriel supposé isolé de son environnement. Pour en comprendre le fonctionnement, on peut, par la pensée, le décomposer en quatre systèmes élémentaires intervenant successivement :

- un système **vertébré-parasite**, avec les éventuels phénomènes pathologiques et immunologiques qui l'accompagnent parfois ; le bon fonctionnement de ce système doit permettre le développement du parasite jusqu'à un stade infectant pour le vecteur ;
- un système **vertébré-arthropode**, c. à d., en pratique, la prise d'un repas de sang, ce qui suppose un contact entre vertébré infectant et arthropode réceptif, vecteur potentiel, ceci étant étroitement lié aux particularités écologiques de l'un et de l'autre et à la dynamique de leurs populations respectives ;
- un système **parasite-vecteur**, dont le bon fonctionnement doit permettre le développement du parasite et l'amener ainsi au stade infectant pour l'hôte

vertébré. Cette phase ne peut se dérouler que si l'arthropode en question appartient à une espèce capable d'assurer le développement du parasite. Dans cette éventualité, après infection de l'arthropode, le parasite subira, selon les cas, une (ou des) multiplication(s), un (ou des) changement(s) de stade, tous phénomènes se déroulant en des sites particuliers de l'organisme de l'arthropode et selon une séquence précise en fonction du système considéré. La durée nécessaire à la réalisation de cette phase constitue l'incubation extrinsèque, une donnée qui revêt une très grande importance pour les épidémiologistes ;

- un autre système **vecteur-vertébré** enfin, mettant en contact l'arthropode devenu infectant et un vertébré réceptif, non préalablement immun vis-à-vis du parasite en question.

En fait, la complexité des phénomènes mis en jeu dans ce mode de transmission est telle que, le plus souvent, le système ne fonctionne pas correctement. Le déroulement des

évènements se trouve bloqué à une étape ou une autre.

A chacune de ces étapes, en effet, interviennent des processus complexes, de nature mécanique ou physico-chimique, s'exerçant aux niveaux cellulaire ou moléculaire, assurant un contrôle qualitatif et quantitatif de l'infection ; leur action s'exerce au niveau de différentes "barrières" dont le mécanisme et le siège sont variables. Au niveau du système parasite-vecteur, en particulier, ces barrières déterminent la « **compétence vectorielle** », un élément qu'il est essentiel de pouvoir apprécier pour comprendre la circulation du micro-organisme. Et c'est la raison pour laquelle il faut bien faire la distinction entre « arthropode infecté »

(trouvé infecté dans la nature) d'une part, et « vecteur » d'autre part.

De plus, les arthropodes mettent en jeu des défenses immunitaires selon des mécanismes qui leur sont propres. Il arrive aussi parfois que les arthropodes souffrent de leur infection, et ces effets pathogènes éventuels ne sont évidemment pas sans conséquence épidémiologique.

Ces phénomènes commencent à être bien connus, même si nous sommes loin de comprendre tous les mécanismes impliqués.

Mais il ne faut jamais perdre de vue que c'est dans la nature que se passent les phénomènes qui nous intéressent.

II - LES SYSTEMES VECTORIELS DANS LA NATURE

Si maintenant, nous examinons le fonctionnement du système vectoriel dans les conditions de la nature, nous allons observer, sur chacun des trois éléments du système et sur chaque étape du phénomène, l'action des facteurs environnementaux. Ainsi, interviendront des particularités tenant à la bio-écologie, notamment la dynamique des populations, des différents organismes impliqués, ce qui conditionnera les contacts. Par exemple, pour ce qui est du vecteur, il doit non seulement être compétent, mais encore faut-il que sa population soit abondante (en retenant toutefois qu'il n'y a pas nécessairement proportionnalité entre densité du vecteur et intensité de la transmission, ni entre intensité de transmission et incidence de la maladie) ; encore faut-il également que sa longévité soit suffisante (une notion extrêmement importante), que ses préférences trophiques permettent des contacts avec les vertébrés réservoirs et les vertébrés réceptifs, *etc.* Tout ceci conditionne sa « **capacité vectorielle** » vis-à-vis d'un agent infectieux donné. Une notion bien différente de celle de la compétence vectorielle, ce qui explique, par exemple, la nécessité de bien faire la distinction entre « vecteur expérimental » d'une part, et « vecteur naturel » d'autre part.

Cette capacité vectorielle, bien entendu, pourra varier, dans un même lieu, avec la saison puisque chacun des facteurs en cause varie lui-même avec les conditions climatiques.

De la même façon, pour comprendre le fonctionnement du système, il convient aussi de bien connaître la bio-écologie de chacun des vertébrés impliqués, qu'il s'agisse des réservoirs naturels, des amplificateurs, des disséminateurs, des détecteurs, *etc.* (le volume de leurs populations, leur vitesse de reproduction, leurs territoires et leurs migrations, leur état immunitaire, ...), tous éléments variables, eux aussi, en fonction de la saison. On comprend bien que les lieux, les moments, l'intensité et le rythme des contacts entre ces éléments du système dépendent directement de tous ces facteurs. Et les modalités de la circulation des agents infectieux sont évidemment conditionnées par ces contacts.

Mais ces considérations ne sont pas suffisantes. Il faut aller plus loin. Les choses sont rendues plus complexes encore quand on réalise que ce ne sont pas les espèces des uns et des autres qu'il convient de prendre en compte, mais bien leurs populations naturelles. C'est, en effet, au niveau des populations en présence que tout se joue : populations du parasite, populations de ses vecteurs, populations de ses hôtes vertébrés. Ainsi, pour ne considérer que le vecteur, les différentes populations qui représentent l'espèce dans l'ensemble de son aire de répartition ne présentent pas nécessairement la même compétence vis-à-vis d'un micro-organisme donné. Cela signifie notamment qu'un résultat établi en un lieu n'est pas nécessairement applicable ailleurs où prévaut

une autre population de l'arthropode. L'approche fournie par la génétique des populations de vecteurs prend ici toute son importance.

Il en est de même, bien entendu, pour ce qui est des vertébrés impliqués à des titres divers dans la circulation du germe et qui présentent leur propre polymorphisme génétique. Ainsi, on sait depuis longtemps qu'existe une « prédisposition » génétique à l'infection, ce qu'autrefois on appelait le « terrain » (et souvent improprement appelé « susceptibilité »). Cette prédisposition peut, en premier lieu, s'exprimer au niveau de la « réceptivité », c'est-à-dire l'aptitude à s'infecter avec un micro-organisme donné; elle peut encore s'exprimer au niveau de la

« sensibilité », c'est-à-dire l'aptitude à développer ou non une maladie une fois que l'on est infecté. Parmi les individus infectés, il est fréquent que certains présentent une infection cliniquement inapparente, ce qui ne les empêche pas d'avoir une grande importance épidémiologique car ces sujets peuvent néanmoins, au moins dans certains cas, être à l'origine de l'infection de vecteurs. En revanche, des sujets bel et bien malades peuvent s'avérer incapables d'infecter des vecteurs potentiels se gorgeant sur eux. Tous ces phénomènes sont sous la dépendance de facteurs d'ordre génétique ; ils concernent tous les vertébrés, y compris bien sûr l'espèce humaine.

III - LES DIFFERENTS ROLES EPIDEMIOLOGIQUES JOUES PAR LES VECTEURS

Quels sont les différents rôles épidémiologiques joués par les arthropodes vis-à-vis des agents infectieux ?

Le simple rôle de vecteur est déjà, en lui-même, complexe : il permet au « parasite » de trouver un hôte, de pénétrer dans cet hôte, de le quitter ensuite. Par ailleurs, pour un même agent infectieux, les différentes espèces de vecteurs impliquées ne jouent pas toujours le même rôle : certaines espèces assurent la circulation du parasite parmi les hôtes réservoirs, au sein de cycles sauvages (par exemple, en milieu forestier, les uns interviennent au niveau de la canopée, d'autres au niveau du sol, d'autres espèces encore assurant le passage d'un type de cycle à un autre); certains sont à l'origine de l'infection d'hôtes inhabituels ou accidentels alors que d'autres sont responsables de la transmission à l'homme, ou à tel animal domestique, parfois même en milieu urbain pour peu que leur écologie péri-domestique s'y prête.

Cependant, le plus souvent, les arthropodes impliqués ne se contentent pas d'être des vecteurs au sens de « transmetteurs ». Leur

intervention permet aussi d'éviter une perte de parasites dans le milieu extérieur. Elle permet leur propagation en dépit de l'immobilisation de l'hôte par une maladie aiguë. Ce sont les vecteurs qui, par le jeu de leurs préférences trophiques, aident à franchir les barrières écologiques entre espèces. D'autres, capables d'effectuer épisodiquement des déplacements plus ou moins importants, vont jouer un rôle de disséminateurs de parasites. Par leur longévité et, parfois, par l'existence d'une transmission verticale, ils peuvent constituer un réservoir naturel efficace (souvent plus efficace que le vertébré : une tique peut vivre bien plus longtemps qu'un petit rongeur qui, de toute façon, ne sera impliqué que le temps de sa virémie [ou parasitémie], soit quelques jours, avant d'être immun). En cas de co-infection par des agents phylogénétiquement proches (notamment à la suite de repas successifs mais il faudrait se pencher également sur l'importance, probablement grande, des repas interrompus qui favorisent ces co-infections), ils peuvent permettre enfin aux agents infectieux (au moins aux virus) d'évoluer par recombinaisons ou réassortiments.

IV - UN ENVIRONNEMENT QUI SE MODIFIE

Mais en outre, comme s'il fallait encore compliquer les choses, tout ceci évolue avec le temps parce que l'environnement se transforme en permanence.

Notre monde change. La plupart des paysages que nous contemplons aujourd'hui ont été modelés ou créés par l'homme. Aucun écosystème n'a été épargné.

Les altérations des milieux naturels (déforestations, reforestations, assèchement des zones humides, nouvelles pratiques en matière de gestion des eaux de surface, etc.), le développement de l'agriculture (avec notamment la pratique de l'irrigation), la domestication des animaux, sont autant de bouleversements qui ont des conséquences majeures sur les systèmes vectoriels qui ont dû s'adapter. La domestication des animaux, notamment, est à l'origine d'une véritable cohabitation qui s'est progressivement instaurée entre populations humaines et animales et beaucoup de vecteurs zoo-anthropophiles se sont mis à proliférer ; le cheptel constituant à la fois des réservoirs, des sources de sang pour les hématophages, des disséminateurs par les transhumances et le transport international d'animaux vivants, d'autres zoonoses sont apparues et sont rapidement devenues fréquentes. Ainsi, de nouvelles associations se sont créées, de nouveaux cycles se sont mis à fonctionner.

A cela, il convient d'ajouter trois impacts majeurs, que nous n'évoquerons que très rapidement : l'urbanisation, les déplacements, le changement climatique.

1. L'URBANISATION

Adaptant son habitat pour tenir compte des contraintes climatiques, de l'augmentation de la population et de l'exode rural, l'homme a petit à petit créé ces écosystèmes urbains et péri-urbains. Bien des organismes en ont profité : des vertébrés (rats, pigeons, ...) et des insectes ou acariens (moustiques, triatomés, tiques, ...) s'y sont adaptés et prolifèrent, au point qu'aujourd'hui un nombre sans cesse croissant de maladies à vecteurs (que l'on a souvent tendance, à tort, à considérer comme des maladies uniquement rurales) s'observent désormais en ville, parfois avec une particulière fréquence : filariose lymphatique, paludisme, dengue et fièvre jaune, maladie de Lyme, maladie de Chagas, ... et bien d'autres.

Le milieu urbain est avant tout caractérisé par la densité de population, un facteur très favorable à la diffusion des agents infectieux.

2. LES DEPLACEMENTS

Qu'il s'agisse d'hommes voyageurs, de commerce d'animaux vivants, de transports de marchandises. Les progrès technologiques dans les moyens de déplacement ont aboli les distances et fait tomber les barrières géographiques et écologiques qui, autrefois, nous protégeaient. La rapidité et la fréquence des déplacements sont à l'origine d'un nombre sans cesse croissant de bio-invasions. Nombre de vecteurs en profitent pour accroître leur aire de répartition. Il peut en résulter des émergences à plus ou moins long terme.

3. LE CHANGEMENT CLIMATIQUE

Un phénomène dont la réalité n'est plus guère contestable. On conçoit facilement que les systèmes vectoriels soient sensibles aux variations du climat. Au sein de ces systèmes, chacun des éléments qui le composent va devoir s'adapter pour son propre compte ; les relations qu'ils ont tissées entre eux, qui sont à la base même du fonctionnement du système, vont s'en trouver changées ; le système vectoriel lui-même va donc devoir évoluer pour s'ajuster au mieux à cette nouvelle ambiance.

Pour ce qui est du vecteur, les variations du climat peuvent avoir différentes conséquences : modification, en plus ou en moins, de distribution et/ou de densité du vecteur, modification de sa longévité, de la durée de son cycle de développement (et donc du nombre annuel de générations), modification de la durée de l'incubation extrinsèque du parasite, modification de la fréquence d'une éventuelle transmission verticale, etc.

La température est loin d'être le seul facteur en cause. Il est clair que tous ces effets ne se manifesteront pas avec la même intensité suivant l'évolution présentée par l'humidité (un facteur peut-être plus important que la température pour les vecteurs), ou bien suivant que l'on se trouve en zone rurale ou en zone urbaine. Pour de multiples raisons, les effets ne seront donc pas les mêmes partout.

Sur la transmission des maladies, les conséquences pourraient être :

- des modifications des répartitions des zones d'endémie et/ou de la dissémination d'épidémies,
- des variations des saisons de transmission, avec des conséquences sur les niveaux d'immunité dans les populations,
- des variations des intensités de transmission, avec des conséquences sur les incidences et aussi sur l'immunité.

Indiscutablement, bien des choses vont s'en trouver changées, de manière durable, dans le fonctionnement des systèmes à vecteurs.

Devant ces situations, nous devons faire preuve de beaucoup de discernement dans nos approches et nos prévisions et de beaucoup de prudence dans nos annonces, en évitant les raisonnements simplistes du genre : « augmentation de la température → introduction d'un vecteur → introduction de maladies ». Même s'il est nécessaire, le vecteur n'est généralement pas suffisant. Il est rare qu'il soit le seul facteur limitant.

V - QUELQUES CONSIDERATIONS GENERALES SUR LA TRANSMISSION VECTORIELLE

Au total, l'expression « écologie des systèmes vectoriel » est bien le reflet de la complexité d'une épidémiologie liée avant tout à un mode original de transmission d'agents infectieux. On s'aperçoit vite de l'énorme quantité de facteurs qu'il convient de prendre en considération pour comprendre l'éco-épidémiologie d'une maladie à transmission vectorielle. Les modèles mathématiques, pour le moment du moins, ne peuvent prendre en compte tous ces facteurs.

Comment, dès lors, concevoir la prévention, comment prévoir avec quelques chances raisonnables de succès les évolutions des situations, les risques infectieux ? Comment faire pour éviter de nous trouver du jour au lendemain confrontés, comme c'est si souvent le cas aujourd'hui, à une évolution imprévue, à une émergence inattendue, et d'avoir à réagir dans l'urgence, *a posteriori*, c'est-à-dire trop tard ?

Ceci impose d'abord une approche écologique et pluridisciplinaire de l'épidémiologie. Pour en bien comprendre les mécanismes, les maladies infectieuses, et pas seulement les maladies à transmission vectorielle, doivent être replacées dans leur contexte naturel.

Pour faire face aux risques que nous font courir, et continueront de nous faire courir, les maladies à vecteurs dans cet environnement que nous modifions en permanence, il est indispensable de surveiller d'une manière particulièrement attentive les populations des uns et des autres et les évolutions de leurs relations. Nous ne manquons pas d'armes

pour ce faire, des armes que nous perfectionnons chaque jour un peu plus : la biologie moléculaire permet des diagnostics précis et rapides ; encore loin d'être parfaits, les modèles mathématiques s'affinent, les techniques de télédétection progressent, etc. Mais tout ceci ne doit pas nous faire perdre de vue l'absolue nécessité des études sur le terrain, ne serait-ce que pour valider ces outils.

Il convient de réaliser que ces questions dépassent de loin les seules compétences des médecins ou des vétérinaires et que, même si cette tendance se fait sentir de plus en plus clairement, il est indispensable de faire tomber les barrières traditionnelles encore bien trop fortes qui persistent entre les disciplines, pour laisser place à une véritable coopération entre les spécialistes oeuvrant dans des domaines aussi différents que la microbiologie, l'entomologie, la climatologie, l'écologie, ... mais aussi les techniques d'agriculture et d'élevage, l'urbanisme, les sciences de la communication, l'économie politique et le développement, etc.

Quoi qu'il en soit, on ne peut que regretter que l'entomologie médico-vétérinaire ait été si négligée ces dernières années ; c'est aujourd'hui une discipline sinistrée, en voie d'extinction. Il conviendrait, au contraire, en améliorant la formation de spécialistes expérimentés, de promouvoir des disciplines qui, comme l'entomologie, mais aussi comme la systématique ou même l'écologie, constituent des domaines déterminants pour notre avenir.

